



Издатель

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

Научный электронный журнал

ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИИ

<http://ecopri.ru>

№ 3 (41). Сентябрь, 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 № 3. 2021

От редакции

Продолжение следует

3

Оригинальные исследования

- | | | |
|---|---|----------|
| Барбазюк Е. В. | <i>Влияние метеорологических параметров на встречаемость семейных групп серых куропаток в южном предуралье</i> | 4 – 24 |
| Ивантер Э. В. | <i>К популяционной экологии лесной мышовки (<i>Sicista betulina</i> pall.) На северном пределе ареала. Сообщение ii. Размножение, экологическая структура популяции, динамика численности</i> | 25 – 41 |
| Истомин А. В.,
Михалап С. Г. | <i>Анализ пространственной внутривидовой организации мелких млекопитающих с использованием градиентного подхода и многомерного шкалирования</i> | 42 – 53 |
| Коросов А. В.,
Литвинов Н. А.,
Ганюшина Н. Д.,
Четанов Н. А. | <i>Параметры терморегуляции обыкновенной гадюки (<i>Vipera berus</i> L.) В разных частях ареала</i> | 54 – 63 |
| Рафиков Р. Р. | <i>Фенотипическое разнообразие и темп роста леща <i>Abramis brama</i> (Linnaeus, 1758) в северо-восточной части нативного ареала</i> | 64 – 73 |
| Филоненко И. В.,
Комарова А. С.,
Ивичева К. Н. | <i>Анализ факторов, значимых для зообентоса озера Белое Вологодской области</i> | 74 – 86 |
| Фомичева Е. М.,
Шугладзе Я. В. | <i>Влияние пониженных температур на оборонительное поведение брюхоногих моллюсков на примере <i>Helisoma duryi</i> (Wetherby, 1879)</i> | 87 – 98 |
| Хедаири Т. М.,
Охапкин А. Г. | <i>Диатомовые водоросли альгоценозов бентали как показатели качества воды устья р. Оки (россия)</i> | 99 – 115 |

Синописис

- | | | |
|-------------|----------------------------------|-----------|
| Илюха В. А. | <i>Здоровье в эпоху пандемии</i> | 116 – 118 |
|-------------|----------------------------------|-----------|



научный электронный журнал
ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИИ

<http://ecopri.ru>

ПЕТРОЗАВОДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ
УНИВЕРСИТЕТ



<http://petrsu.ru>

Выпуск № 3

От редакции

ПРОДОЛЖЕНИЕ СЛЕДУЕТ

Уважаемые читатели, авторы и рецензенты!

За истекший период ничего существенного не произошло.
Мы по-прежнему ждем от авторов статей – хороших и разных.

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



УДК 598.2:502.4

ВЛИЯНИЕ МЕТЕОРОЛОГИЧЕСКИХ ПАРАМЕТРОВ НА ВСТРЕЧАЕМОСТЬ СЕМЕЙНЫХ ГРУПП СЕРЫХ КУРОПАТОК В ЮЖНОМ ПРЕДУРАЛЬЕ

БАРБАЗЮК

Евгений Владимирович

к. б. н., Институт степи УрО РАН, argentatus99@yandex.ru

Ключевые слова:

Perdix perdix robusta
сроки миграций
погодные условия
потепление климата
степные ландшафты
температура
осадки

Аннотация: На фоне устойчивого роста температуры воздуха, снижения количества осадков и увлажнения в районе исследования (Буртинская степь заповедника «Оренбургский», Южное Предуралье) выявлено несколько зависимостей между датами встреч семейных групп серых куропаток и метеопараметрами на разных отрезках сезона. В общей сложности за период 1992–2019 гг. зафиксировано 1332 встречи серых куропаток в Буртинской степи, в большинстве случаев это были выводки с сопровождающими их взрослыми птицами (семейные группы). Повышенные средние температуры в мае – июне способствовали более ранней средней и медианной дате встреч семейных групп куропаток на отрезках сезона до конца осени (июнь – ноябрь) и до конца года (июнь – декабрь) (максимальные значения: корреляция Спирмена $R = -0.55$, $p < 0.01$, $n = 26$). Повышенное количество осадков в апреле – июне приводило к значимому смещению средней и медианной даты встреч семейных групп куропаток на более поздние сроки в сезон ($R = 0.59$, $p < 0.01$, $n = 26$). Как и в случае с осадками, повышенное увлажнение в мае – июле приводило к смещению средней и в меньшей степени медианной даты встреч семейных групп на более поздний период ($R = 0.49$, $p < 0.05$, $n = 26$). Выявлена также слабая тенденции расширения размаха встреч семейных групп в период с июня по ноябрь – декабрь в наиболее теплые годы. Эта тенденция проявлялась в положительной корреляции размаха встреч семейных групп на маршруте до конца осени (июнь – ноябрь) со средней температурой воздуха за тот же период ($R = 0.46$, $p < 0.05$, $n = 25$), а также в линейной регрессии размаха встреч семейных групп до конца календарного года на маршруте и средней температурой за тот же период ($B = 0.44$, $R^2 = 0.19$, $F(1,23) = 5.51$, $p < 0.05$, $n = 25$). Расширение размаха встреч в сезоны с повышенной средней температурой воздуха подтверждается и достоверной положительной корреляцией между количеством встреч семейных групп в июне – июле с температурами в этот и предшествующие периоды ($R = 0.52$, $p < 0.01$, $n = 27$), а также корреляцией между количеством встреч в ноябре – декабре с температурами в этот и предшествующие периоды ($R = 0.44$, $p < 0.05$, $n = 27$). Повышенное количество осадков в апреле – мае приводило к снижению количества встреч куропаток в июне – июле ($R = -0.43$, $p < 0.05$, $n = 27$), однако сумма осадков осенью значимо не влияла на количество встреч куропаток в ноябре – декабре. Отрицательная связь осадков с количеством встреч повышается в декабре, но остается недостоверной. Кроме того, выявлена линейная зависимость средней и медианной даты встреч от времени (количества лет наблюдений), которая усиливается при рассмотрении отрезков сезона в направлении июнь – ноябрь (до конца осени), июнь – декабрь (до конца года), июнь – апрель (до конца встреч семейных групп) ($B = 0.46$, $R^2 = 0.21$, $F(1,23) = 6.07$, $p < 0.05$, $n = 25$). Обсуждаются причины всех выявленных за-

висимостей. Предполагается, в частности, что все указанные выше линейные зависимости связаны с потеплением климата и расширением срока комфортного пребывания куропаток в заповеднике. Теплая погода, снижающееся количество осадков и увлажнение не только ускоряли появление семейных групп в июне, но и способствовали все большей задержке птиц на участке до конца года и даже зимовке незначительной части птиц в заповеднике. Это, в свою очередь, связано, по-видимому, с ускорением процесса размножения в начале сезона и с повышением доступности кормовой базы в осенне-зимний сезон

© Петрозаводский государственный университет

Рецензент: А. А. Минин

Получена: 02 августа 2021 года

Подписана к печати: 10 октября 2021 года

Введение

Серая куропатка *Perdix perdix* (L., 1958) – широко распространенный вид курообразных, численность которого в большинстве стран Западной и Восточной Европы, а также в Северной Америке неуклонно сокращается (Kuijper et al., 2009; BirdLife International, 2015; Johnsgard, 2017). На сегодняшний день известно, что одним из главных факторов, регулирующих численность популяции и определяющих в целом границы ареала птиц, в том числе реинтродуцированной в США серой куропатки, являются погодные условия и климат (Potts, 1980; McCrow, 1982; Böhning-Gaese, Lemoine, 2004). При этом достаточно хорошо описан эффект влияния погоды на выживаемость птенцов серой куропатки, начиная с момента их вылупления (Gates, 1973; Panek, 1992; Potts, 2012; Potts, Aebischer, 1995; Kuijper et al., 2009; Aebischer, Ewald, 2012). Однако практически отсутствуют работы, посвященные влиянию погодно-климатических условий на сроки размножения, пребывания и весенне-осенних сезонных перемещений (региональных миграций) серых куропаток. Подобные исследования единичны и лишь косвенно подтверждают эту связь (Montagna, Meriggi, 1991). Так или иначе, серая куропатка не фигурирует в перечнях из нескольких десятков видов птиц, анализируемых с позиций долгосрочного влияния погоды и климата на сроки размножения (обзоры: Dunn, Winkler, 2010; Halupka, Halupka, 2017).

Погодные условия, в первую очередь температура и осадки, вносят существенные коррективы в ежегодные флуктуации численности серых куропаток (Potts, 1970; Panek, 1992; Гайдук, Абрамова, 2009; Faragó et al., 2012; Bro et al., 2014; Gruychev, Angelov, 2019), проявляются локально, имеют различную интенсивность и региональные особенности, например, даже на уровне стран Западной и Восточной Европы по мере на-

растания континентальности с запада на восток (Tryjanowski et al., 2011). Следовательно, аналогичные региональные различия следует ожидать и при анализе влияния весенних метеопараметров на сроки размножения серых куропаток в различных частях ареала, причем не только в долготном, но и, по-видимому, в широтном направлении (Parmesan, 2007). Так, в Великобритании, по некоторым оценкам, низкие весенние температуры задерживают гнездовой цикл куропаток максимум на 3 дня (Potts, 1970). В то же время данные, полученные на севере Италии, указывают, что в некоторые годы низкие весенние температуры значительно отсрочивают начало откладки яиц и, соответственно, сроки вылупления птенцов (Montagna, Meriggi, 1991).

Мало что известно также о влиянии температуры и осадков на длительность пребывания серых куропаток в районе размножения и на сроки начала их сезонных перемещений в осенний период, что, очевидно, связано с оседлостью серых куропаток в большей части ареала, в частности на территории Европы. Между тем данные по другим группам птиц указывают на неоднозначность влияния потепления климата в Европе на длительность пребывания в районе размножения. Например, мигранты, преимущественно из отряда Воробьинообразные, в фазы потепления климата прибывали раньше в Англию и Прибалтику, но и отлетали осенью раньше, тем самым длительность пребывания в районе размножения существенно не менялась (Cotton, 2003; Соколов, 2006). Другие мигранты, наоборот, в теплые годы прилетали раньше и оставались в районе размножения в Центральной Европе дольше обычного (Berthold, 2001).

Целью настоящей работы является рассмотрение влияния весенних, летних, осенних и частично зимних погодных условий на сроки и длительность пребывания семейных групп серых куропаток, принадлежащих

к малоизученному в экологическом отношении подвиду *Perdix perdix robusta*, в степях Южного Предуралья за долгосрочный период. Для этого была выбрана Буртинская степь – один из участков ФГБУ «Заповедники Оренбуржья» (Оренбургский и Шайтан-Тау), по которому накоплен многолетний статистический материал.

Буртинская степь – это место размножения серых куропаток. Уже с июня здесь начинают встречаться почти исключительно выводки и сопровождающие их взрослые птицы (семейные группы). Рассматриваемый в настоящей работе подвид *Perdix perdix robusta* (Hornmeyer et Tancre, 1883), населяющий район исследования (Потапов, 1987), является частично перелетным, и в ноябре начинаются откочевки птиц из данной местности предположительно в южные районы. В малоснежные теплые зимы на участке возможна зимовка лишь незначительной части птиц (Barbazyuk, Chibilyov, 2018). Предполагается, что со второй половины лета идет активное движение выводков через участок в силу его большей биотопической привлекательности, поэтому учетные маршруты отражают ситуацию с ежегодным обилием куропаток не только в Буртинской степи, но и в окружающей местности в целом.

Материалы

Буртинская степь площадью 45 км² (4500 га) находится в степной зоне Оренбургского Предуралья (координаты кордона 51.228783 N, 56.666500 E), примерно в 30 км от границы с Казахстаном. В 1989 г. вошла в состав заповедника «Оренбургский». Климат – выраженный континентальный с холодной суровой зимой (средняя температура января -15.8 °C) и сухим жарким летом (средняя температура июля +22 °C). Среднегодовое количество осадков 327 мм. Устойчивый снежный покров высотой от 10 до 120 см держится примерно с декабря по конец марта. Участок лежит в подзоне разнотравно-типчаково-ковыльных (настоящих) степей на южных черноземах. Участок представляет собой холмистую открытую степь с мелкими березово-осиновыми рощицами в складках холмов и черноольшаниками по поймам ручьев. Максимальная абсолютная высота на плато Муюлды в центре участка составляет 420.9 м над уровнем моря (Чибилев, 2014). Участок окружают безлесные равнинные пастбища и сельскохозяйственные угодья, значительная часть которых представлена залежами.

Данные по численности серой куропатки в Буртинской степи получены за период 1992–2019 гг. с пропуском 1993 г. Учеты куропаток проводили и проводят до настоящего времени несколько постоянных и бессменных хорошо подготовленных учетчиков, которые являются инспекторами участка.

Методы

Учетные маршруты представляют собой полевые дороги, которые проходят по степным ландшафтам через гнездовые и кормовые станции куропаток. Кроме того, учеты проводили по всему периметру участка, который выделен на местности опашкой. Весь участок находится в условиях строгого заповедного режима, и по полевым дорогам передвигается только патрульная машина.

Интенсивные учеты куропаток на постоянном и второстепенных маршрутах представляли собой комбинацию автомобильных учетов с остановками в постоянных пунктах наблюдения (кордон, ручей Кайнар, плотины Белоглинка и Таволгасай) (рис. 1). Периметр осматривали несколько раз за сезон во время опашки участка. Данная схема учетов не менялась и продолжает сохраняться до настоящего времени. Многолетние личные наблюдения автора в Буртинской степи показали, что малопосещаемые полевые дороги и опашка на заповедном участке, по которым проходили учетные маршруты, являлись местом притяжения выводков серых куропаток. Возможно, это связано с большей доступностью кормов в придорожной полосе, лучшим обзором и контролем выводка взрослыми, более безопасными условиями пребывания с позиций своевременного обнаружения наземных хищников (повышается дистанция обнаружения).

Все данные, полученные для настоящего исследования, представлены в двух наборах. Первый набор данных включает в себя только основной учетный маршрут протяженностью 14.9 км (рис. 1), который целиком осматривается с периодичностью 3–5 раз в неделю с ранней весны до конца года. Второй набор содержит данные с основного маршрута плюс данные с второстепенных полевых дорог (обследуются фрагментарно периодичностью 3–5 раз в неделю, общая протяженность 12.3 км), весь периметр участка (полный осмотр за день осуществляется 2–3 раза в год, общая протяженность 33.5 км), а также другие места Буртинской степи (отдельные встречи). Зимой количество посещений заповедника резко сокра-

щало до нескольких в месяц. Таким образом, в первом наборе данных учитывались встречи только с основного маршрута, а во втором наборе – все имеющиеся встречи на участке. Основная масса встреч получена в ходе учетов на основном маршруте. Тем не менее данные с других мест участка в отдельные годы дополняли и уточняли общую

картину пребывания куропаток на участке, например, существенно расширяя размах встреч куропаток за счет единичных более ранних или более поздних встреч по периферии участка. В статье приводятся отдельно эти два набора данных под названием «маршрут» и «участок».

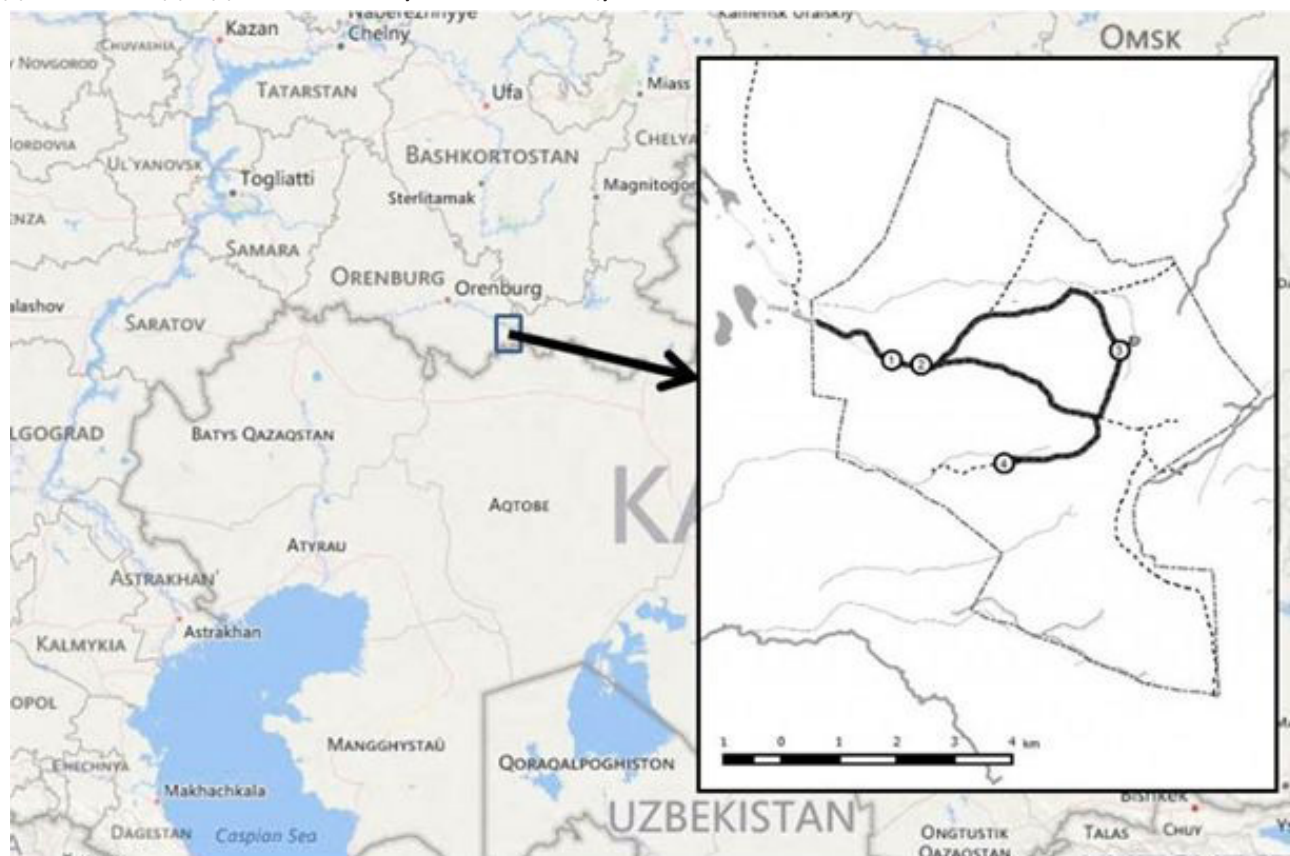


Рис. 1. Район исследования. Толстая черная линия – многолетний основной дорожный маршрут с остановками (протяженность 14.9 км); пунктир – границы заповедника, или периметр (33.5 км), и второстепенные дорожные маршруты в его пределах (12.3 км). Остановки на основном маршруте: 1 – кордон, 2 – ручей Кайнар, 3 – плотина Белоглинка, 4 – плотина Таволгасай

Fig. 1. Study area: Burtinskaya Steppe, Orenburg Nature Reserve, Southern Cis-Urals, Russia. Thick black line indicates the primary main road route with stops (length 14.9 km); dotted line represents the boundaries of Burtinskaya Steppe, or the perimeter (33.5 km), and secondary road routes within its boundaries (12.3 km). Stops on the main route: 1 – ranger station, 2 – Kaynar Spring, 3 – Beloglinka Dam, 4 – Tavgasay Dam

Ширина учетной полосы не превышала 100 м, по 50 м в каждую сторону от дороги. Во время учетов встреченных птиц подсчитывали на земле или в воздухе при вспугивании стаи с дороги, опашки или в пункте остановки. Фиксировали следующие параметры: количество особей (одиночки, пары или группы более 2 птиц), дата, время и место встречи, по возможности пол, возраст, состояние молодых (бегают, подлетывают, в пуху, оперенные). В зимние месяцы дополнительно фиксировались следы куропаток на снегу и их количество. За один дневной учет могло быть 1–3 и более встреч куропаток. В общей сложности за период 1992–

2019 гг. зафиксировано 1332 встречи серых куропаток в Буртинской степи, включая одиночек весной, стаи в зимний сезон и следы птиц на снегу. В настоящей работе акцент сделан на рассмотрении сроков встреч серых куропаток в Буртинской степи, а не на анализе численности птиц. Тем не менее в целях демонстрации общей картины динамики численности за многолетний период в качестве примера приводится средняя численность птиц с июня по декабрь на основании дневных учетов семейных групп на маршруте и на всем участке в перерасчете на квадратный километр от общей площади Буртинской степи.

В исследовании применялся исключительно корреляционный анализ. В связи с распределением дат встреч куропаток по закону, отличному от нормального, использовался непараметрический коэффициент корреляции Спирмена.

В пределах сезона встречи куропаток анализировали на периодах июнь – ноябрь и июнь – декабрь, которые соответствовали началу появления выводков и концу календарной осени, года. Еще один анализируемый период сезона представлял собой полный межгодовой цикл встреч семейных групп куропаток в Буртинской степи: с июня и до конца апреля следующего года (до конца цикла), т. е. до полного прекращения встреч семейных групп в районе исследования, до майского гэта и начала встреч новых семейных групп в июне.

При построении линейных регрессий метеопараметров и других переменных с указанием коэффициента регрессии (B) проверяли распределение остатков тренда на нормальность по критерию хи-квадрат и Колмогорова – Смирнова, а отсутствие автокорреляции в остатках, в частности, по критерию Дарбина – Уотсона для временных рядов. Непараметрический корреляционный анализ и построение регрессий осуществлялись в программе Statistica 10.

Посуточные метеоданные за 1992–2019 гг. получены в государственной метеостанции (пункт Беляевка), расположенной в 25 км к северо-западу от Буртинской степи.

Для оценки влияния засухи на даты встреч серых куропаток использовался один из отечественных количественных показателей засухи – гидротермический коэффициент Г. Т. Селянинова (ГТК), близкий аналог стандартизованного индекса осадков (SPI) и стандартизованного индекса осадков и испаряемости (SPEI) (Черенкова, Золотокрылин, 2016). ГТК представляет собой относительный показатель увлажненности территории – отношение суммы осадков (R) в мм со средней температурой воздуха выше 10°C ($T > 10^\circ\text{C}$) к сумме средних суточных температур, уменьшенных в 10 раз, за этот же период:

$$\text{ГТК} = \frac{\sum R}{0.1 \sum T_{>10^\circ\text{C}}}$$

Расчет ГТК, характеризующего соотношение тепла и влаги, производился на основе отбора среднесуточных температур воздуха выше 10°C и суточных сумм осадков в эти

даты за каждый месяц с мая по август за 28 лет. Согласно Г. Т. Селянинову, для упрощенной оценки режима увлажнения «внутри» вегетационного периода за засушливый период принимается ГТК, равный менее 1.0, а за сухой – менее 0.5 (Грингоф, Павлова, 2013).

Результаты

Многолетнее изменение средней температуры воздуха, осадков и гидротермического коэффициента

В целом можно утверждать, что за исследуемый период времени средняя температура воздуха росла, а количество осадков и ГТК снижались. При этом тенденции были неодинаковые. При анализе изменения средней температуры за отдельные сезоны года линейно устойчиво росли только летние температуры ($y = -145.899 + 0.0832x$, $B = 0.44$, $R^2 = 0.19$, $F_{1,26} = 6.13$, $p = 0.020$, $n = 28$; нормальное распределение остатков, $DW = 1.89$: автокорреляция отсутствует) и весенние температуры ($y = -189.694 + 0.0973x$, $B = 0.39$, $R^2 = 0.15$, $F_{1,26} = 4.55$, $p = 0.04$, $n = 28$; нормальное распределение остатков, $DW = 2.66$: автокорреляция не определена) (рис. 2). Наилучшая связь средней температуры воздуха со временем наблюдалась при объединении нескольких периодов года, максимальная связь зафиксирована в апреле – октябре ($y = -118.9085 + 0.0667x$, $B = 0.50$, $R^2 = 0.24$, $F_{1,26} = 8.39$, $p = 0.008$, $n = 28$; нормальное распределение остатков, $DW = 1.77$: автокорреляция отсутствует). Достоверная линейная зависимость осадков от времени весной и осенью отсутствовала (см. рис. 2) и оказалась достоверной только в июне – августе ($y = 125.1675 - 2.5103x$, $B = -0.40$, $R^2 = 0.16$, $F_{1,26} = 4.82$, $p = 0.04$, $n = 28$; нормальное распределение остатков, $DW = 1.81$: автокорреляция отсутствует). В 1992–2019 гг. наблюдалось устойчивое снижение ГТК за весь рассчитываемый период, т. е. с мая по август ($y = 118.3481 - 0.0579x$, $B = -0.38$, $R^2 = 0.15$, $F_{1,26} = 4.49$, $p = 0.04$, $n = 28$; нормальное распределение остатков, $DW = 2.12$: автокорреляция отсутствует) (см. рис. 2).

Распределение количества встреч по месяцам, изменение средней плотности птиц и средней даты встреч семейных групп

В 1992–2019 гг. серые куропатки в Буртинской степи в целом встречались на протяжении всех месяцев года. В апреле и мае это были преимущественно одиночки и пары птиц. В июне появлялись первые выводки.

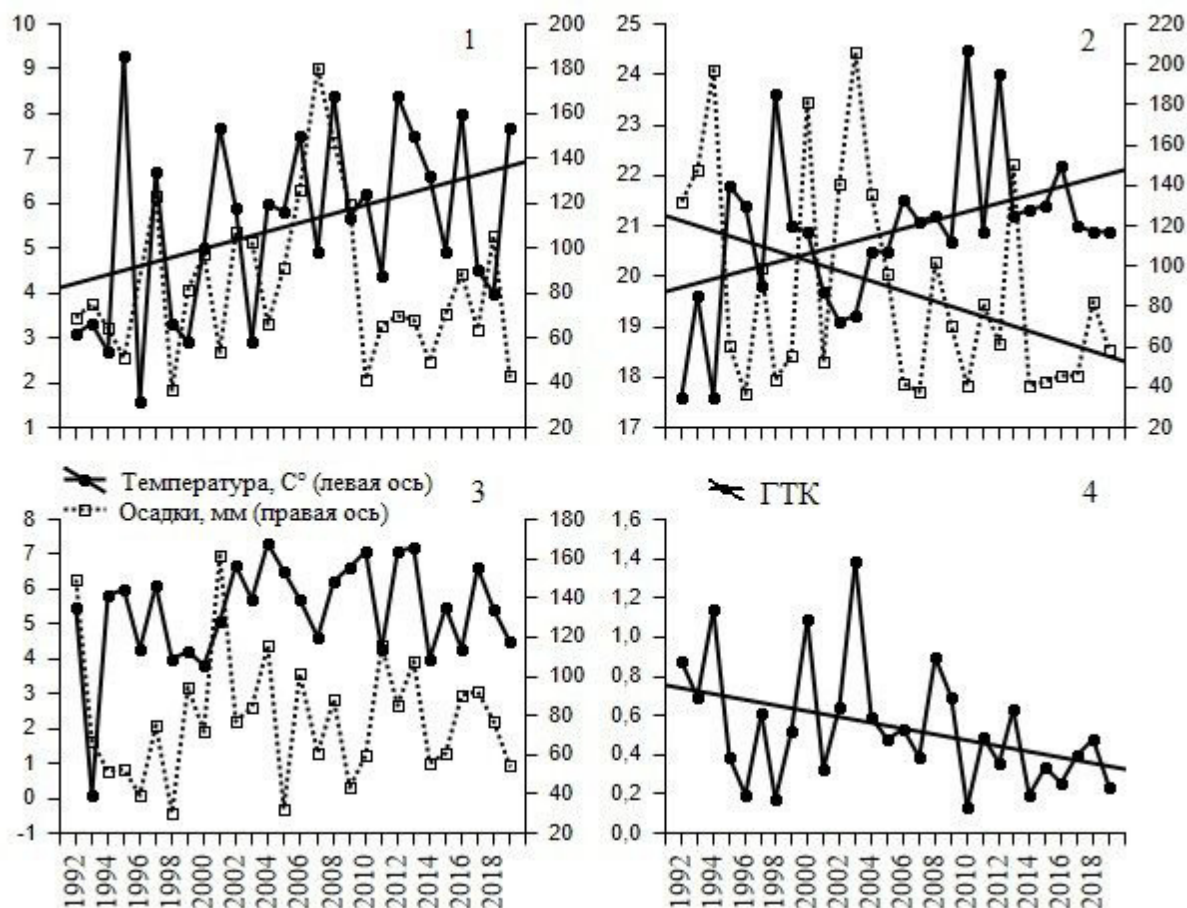


Рис. 2. Средняя температура воздуха (°C) и сумма осадков (мм) за март – май (1), июнь – август (2), сентябрь – ноябрь (3), а также ГТК за май – август (4) в 1992–2019 гг. в Буртинской степи заповедника «Оренбургский». Для значимых линейных регрессий показан тренд

Fig. 2. Average air temperature (°C) on left axis and precipitation (mm) on right axis March – May (1), June – August (2), September – November (3), and also HTC May – August (4) in 1992–2019 in Burtinskaya Steppe, Orenburg Nature Reserve. Trend is shown for significant linear regressions

Количество встреч семейных групп (выводков со взрослыми) нарастало до октября, затем в ноябре и декабре резко падало: птицы покидали участок. В отдельные теплые годы мелкие группы куропаток (подросшие выводки) держались до февраля – марта, в двух случаях – до первой декады апреля. В мае семейные группы отсутствовали (рис. 3). После появления первых выводков одиночных птиц и пары регистрировали очень редко. Это были имитирующие травму особи, которые отводили опасность от гнезда, птенцов либо, вероятно, особи, иным образом связанные с семейными группами.

Средняя плотность серых куропаток в Буртинской степи в перерасчете на площадь участка сильно варьировалась по годам от 0 (1999) до 0.51 ± 0.08 (1997) особи/км² на маршруте и от 0.15 ± 0.03 (2000) до 0.51 ± 0.08 (1997) особи/км² на всем участке. Максимальные расхождения численности птиц на маршруте и на всем участке зафиксированы в 1999 г.: на маршруте птицы отсутство-

вали, а за его пределами встретились всего две семейные группы. В 2019 г. на маршруте зафиксировано лишь единичное наблюдение семейной группы в количестве 18 птиц, при этом на всем участке средняя численность составляла 15.6 ± 2.46 ($n = 5$), или 0.35 ± 0.05 особи/км² (рис. 3). При этом наблюдалась слабая понижающаяся, статистически недостоверная линейная динамика средней плотности серых куропаток в Буртинской степи.

За исследуемый период средняя дата встреч серых куропаток до конца календарного года варьировалась в пределах 13 августа (1998) – 2 декабря (2016) на маршруте и в пределах 14 августа (1998) – 14 ноября (2016) на всем участке (см. рис. 3). Как уже отмечено выше, на маршруте в 1999 г. птиц не регистрировали, а в 2019 г. 13 августа зарегистрирована единичная встреча семейной группы. В целом на участке птиц регистрировали во все годы, количество встреч за год было всегда больше одной (см. рис. 3).

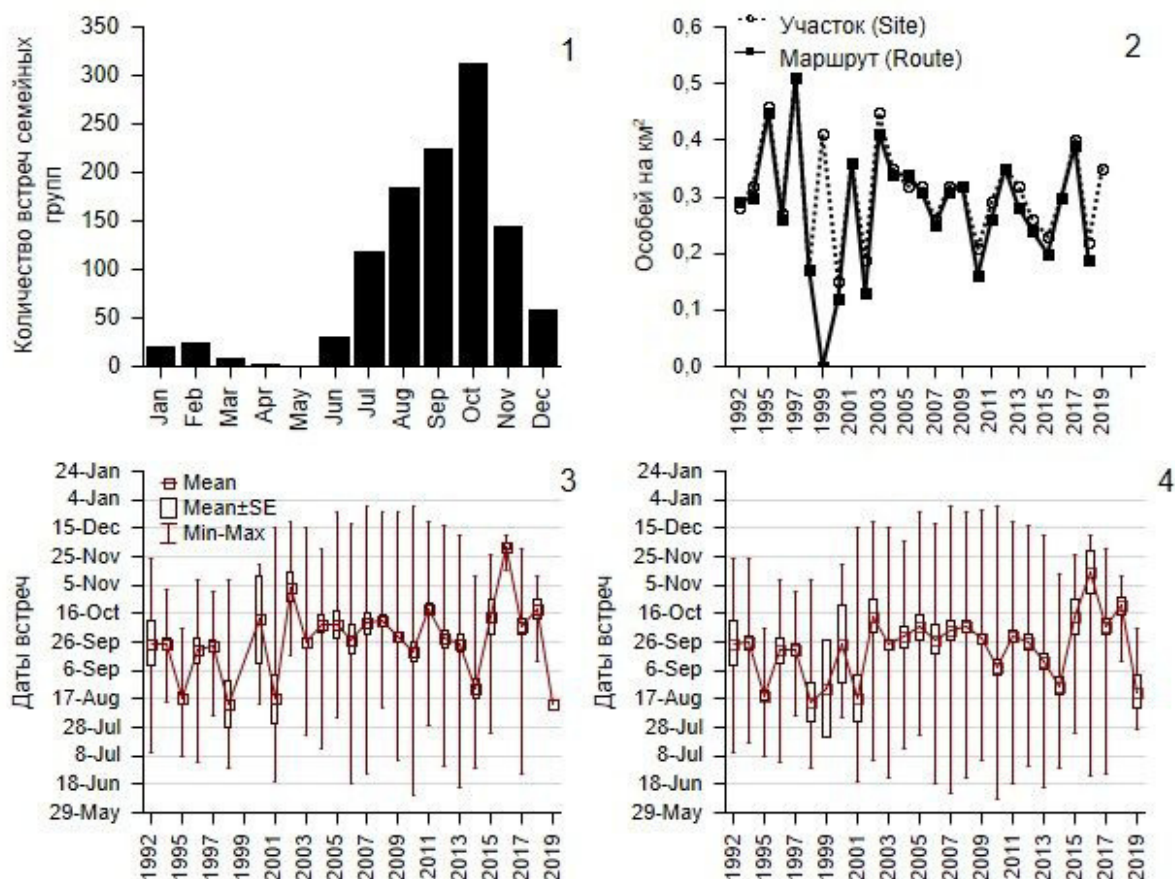


Рис. 3. Распределение количества встреч семейных групп в течение года (с января по декабрь) на участке в 1992–2019 гг. (1). Средняя численность птиц на маршруте и на участке с июня по декабрь в перерасчете на км² (2). Даты встреч семейных групп на маршруте с июня по декабрь (3). Даты встреч семейных групп на участке с июня по декабрь (4). Данные учетов в Буртинской степи заповедника «Оренбургский», 1992–2019 гг.

Fig. 3. Annual distribution of family group sightings (January–December) for the entire site (1). Average bird density per square kilometer on the route and the entire site from June to December (2). Dates of family group sightings on the route from June to December (3). Dates of family group sightings for the entire site June – December (4). Census data in Burtinskaya Steppe, Orenburg Nature Reserve, 1992–2019

Влияние весенне-летних температур, осадков и ГТК на среднюю и медианную дату встреч семейных групп

В табл. 1 и 2 представлены корреляции метеопараметров за разные периоды времени со средней датой встреч и медианой встреч семейных групп серых куропаток на маршруте и на всем участке до конца осени и до конца календарного года.

При рассмотрении связи средней температуры воздуха с датами встреч семейных групп до конца осени и года ключевым периодом был май – июнь. Повышенные средние температуры в мае – июне способствовали более ранней средней дате встреч куропаток на участке. И наоборот, более прохладный май – июнь приводил к смещению средней даты встреч на более поздние сроки (см. табл. 1). Для медианы получались более строгие значения (см. табл. 2).

Наиболее важным с позиции влияния осадков на средние и медианные даты встреч куропаток оказался период с середины весны до начала лета: апрель – июнь. Именно в этот период наблюдалась самая высокая и достоверная положительная корреляция сумм осадков со средней датой встреч семейных групп серых куропаток в Буртинской степи. Дождливые середина весны и начало лета приводили к смещению средней даты встреч семейных групп куропаток на более поздний период. Начиная с периода апрель – май в таблице значимость и значение корреляции снижаются слева направо. Хорошо заметно, что без весеннего периода летние суммы осадков перестают коррелировать со средней датой встреч (см. табл. 1). Особенно это заметно на примере медианы (см. табл. 2).

Таблица 1. Значения корреляции Спирмена между средней температурой воздуха, суммой осадков и ГТК Селянинова и средней датой встреч семейных групп на маршруте ($n = 26$) и на всем участке ($n = 27$) до конца осени и до конца года. Данные учетов в Буртинской степи заповедника «Оренбургский», 1992–2019 гг.

Средняя дата встреч, дней с июня	Период														
	Апрель	Апрель – Май	Апрель – Июнь	Апрель – Июль	Апрель – Август	Май	Май – Июнь	Май – Июль	Май – Август	Июнь	Июнь – Июль	Июнь – Август	Июль	Июль – Август	Август
До конца года		Средняя температура воздуха (°C)													
Маршрут	0.15	-0.13	-0.28	-0.17	-0.12	-0.34	-0.46	-0.32	-0.24	-0.42	-0.19	-0.12	0.08	0.06	0.08
Участок	-0.03	-0.10	-0.23	-0.15	-0.13	-0.20	-0.32	-0.23	-0.14	-0.40	-0.18	-0.12	-0.01	-0.01	0.00
До конца осени															
Маршрут	0.01	-0.30	-0.42	-0.34	-0.30	-0.51	-0.55	-0.43	-0.35	-0.48	-0.25	-0.21	-0.02	-0.02	-0.05
Участок	-0.14	-0.26	-0.39	-0.33	-0.30	-0.36	-0.44	-0.37	-0.27	-0.49	-0.28	-0.21	-0.10	-0.01	-0.06
До конца года		Сумма осадков (мм)													
Маршрут	0.31	0.57	0.59	0.47	0.45	0.39	0.48	0.37	0.39	0.47	0.28	0.23	-0.06	0.01	-0.05
Участок	0.37	0.56	0.52	0.38	0.39	0.35	0.36	0.26	0.34	0.31	0.13	0.15	-0.08	0.01	-0.01
До конца осени															
Маршрут	0.23	0.52	0.56	0.52	0.49	0.38	0.44	0.44	0.43	0.46	0.41	0.30	0.13	0.15	-0.06
Участок	0.25	0.53	0.54	0.49	0.46	0.41	0.38	0.39	0.40	0.37	0.32	0.21	0.15	0.11	-0.10
До конца года		ГТК													
Маршрут	-	-	-	-	-	0.34	0.46	0.33	0.36	0.49	0.30	0.24	-0.07	0.04	-0.07
Участок	-	-	-	-	-	0.28	0.33	0.22	0.27	0.32	0.15	0.15	-0.08	0.03	-0.03
До конца осени															
Маршрут	-	-	-	-	-	0.37	0.46	0.44	0.42	0.48	0.41	0.31	0.12	0.17	-0.06
Участок	-	-	-	-	-	0.39	0.38	0.37	0.35	0.38	0.31	0.23	0.15	0.13	-0.10

Примечание. Средняя дата встреч рассчитывалась с 1 июня до конца календарного года (июнь – декабрь: с 1-го по 214-й день) и с 1 июня до конца осени (июнь – ноябрь: с 1-го по 183-й день). Корреляции, отмеченные полужирным шрифтом, значимы на уровне $p < 0.05$, а отмеченные полужирным шрифтом и курсивом значимы на уровне $p < 0.01$ (то же для табл. 2).

При рассмотрении связи гидротермического коэффициента с датами встреч семейных групп куропаток выявлен ключевой период май – июль. Как и в случае с осадками, повышенное увлажнение в мае – июле приводило к смещению средней даты встреч семейных групп на более поздний период (см. табл. 1). При анализе корреляции медианы даты встреч с гидротермическим коэффициентом значимым оказался только июнь. Майские значения корреляции лишь немного не достигли значимого уровня 0.05 (см. табл. 2).

При рассмотрении связи средней температуры воздуха с датами встреч семейных групп до конца осени и года ключевым периодом был май – июль. Повышенные средние температуры в мае – июне способ-

ствовали более ранней средней дате встреч куропаток на участке. И наоборот, более прохладный май – июль приводил к смещению средней даты встреч на более поздние сроки (см. табл. 1). Для медианы получались более строгие значения (см. табл. 2).

Наиболее важным с позиции влияния осадков на средние и медианные даты встреч куропаток оказался период с середины весны до начала лета: апрель – июнь. Именно в этот период наблюдалась самая высокая и достоверная положительная корреляция сумм осадков со средней датой встреч семейных групп серых куропаток в Буртинской степи. Дождливые середина весны и начало лета приводили к смещению средней даты встреч семейных групп куропаток на более поздний период. Начиная с

Таблица 2. Значения корреляции Спирмена между средней температурой воздуха, суммой осадков и ГТК Селянинова и медианой даты встреч семейных групп на маршруте ($n = 26$) и на всем участке ($n = 27$) до конца осени и до конца года. Данные учетов в Буртинской степи заповедника «Оренбургский», 1992–2019 гг.

Медиана даты встреч, дней с июня	Период														
	Апрель	Апрель – Май	Апрель – Июнь	Апрель – Июль	Апрель – Август	Май	Май – Июнь	Май – Июль	Май – Август	Июнь	Июнь – Июль	Июнь – Август	Июль	Июль – Август	Август
До конца года	Средняя температура воздуха (°C)														
Маршрут	0.28	-0.08	-0.13	-0.06	-0.01	-0.37	-0.33	-0.22	-0.13	-0.23	-0.01	0.05	0.16	0.18	0.18
Участок	-0.03	-0.14	-0.23	-0.17	-0.16	-0.30	-0.30	-0.27	-0.16	-0.35	-0.17	-0.08	-0.06	-0.01	0.01
До конца осени															
Маршрут	0.20	-0.14	-0.20	-0.13	-0.09	-0.44	-0.39	-0.29	-0.20	-0.28	-0.07	-0.03	0.08	0.12	0.11
Участок	-0.07	-0.21	-0.30	-0.25	-0.23	-0.37	-0.36	-0.33	-0.23	-0.39	-0.23	-0.14	-0.11	-0.05	-0.05
До конца года	Сумма осадков (мм)														
Маршрут	0.31	0.44	0.49	0.42	0.37	0.33	0.40	0.36	0.28	0.40	0.29	0.16	-0.01	-0.04	-0.13
Участок	0.37	0.57	0.53	0.44	0.40	0.42	0.38	0.34	0.33	0.29	0.17	0.11	-0.03	-0.02	-0.09
До конца осени															
Маршрут	0.23	0.46	0.48	0.46	0.41	0.32	0.35	0.38	0.32	0.33	0.31	0.19	0.09	0.06	-0.11
Участок	0.25	0.59	0.56	0.48	0.44	0.44	0.39	0.37	0.36	0.29	0.21	0.13	0.03	0.02	-0.10
До конца года	ГТК														
Маршрут	-	-	-	-	-	0.27	0.38	0.32	0.27	0.41	0.27	0.13	-0.02	-0.04	-0.15
Участок	-	-	-	-	-	0.35	0.36	0.31	0.29	0.30	0.17	0.10	-0.02	-0.01	-0.10
До конца осени															
Маршрут	-	-	-	-	-	0.31	0.37	0.37	0.32	0.35	0.29	0.17	0.09	0.06	-0.12
Участок	-	-	-	-	-	0.38	0.38	0.36	0.32	0.30	0.20	0.13	0.04	0.04	-0.10

периода апрель – май в таблице значимость и значение корреляции снижаются слева направо. Хорошо заметно, что без весеннего периода летние суммы осадков перестают коррелировать со средней датой встреч (см. табл. 1). Особенно это заметно на примере медианы (см. табл. 2).

При рассмотрении связи гидротермического коэффициента с датами встреч семейных групп куропаток выявлен ключевой период май – июль. Как и в случае с осадками, повышенное увлажнение в мае – июле приводило к смещению средней даты встреч семейных групп на более поздний период (см. табл. 1). При анализе корреляции медианы даты встреч с гидротермическим коэффициентом значимым оказался только июнь. Майские значения корреляции лишь немного не достигли значимого уровня 0.05 (см. табл. 2).

Связь температур, осадков и гидротермического коэффициента с размахом встреч, а также с количеством встреч

семейных групп в июне –июле и ноябре–декабре

На графике (см. рис. 3) заметно некоторое расширение размаха встреч в период с 2001 по 2013 г. за счет все большего наращивания ранних июньских и поздних ноябрьских встреч, появления декабрьских встреч. За исследуемый период 1992–2019 гг. первые несколько декабрьских встреч появились только в 2001 г., и до 2013 г. включительно птицы встречались в декабре регулярно. В дальнейшем декабрьские встречи были зарегистрированы только в 2016 г.

Прослеживается некоторая связь размаха с температурой. Размах встреч на маршруте до конца осени (июнь – ноябрь) положительно коррелирует со средней температурой воздуха за тот же период ($R = 0.46$, $p = 0.021$, $n = 25$). Достоверность связи между размахом встреч на всем участке до конца осени (июнь – ноябрь) и средней температурой воздуха за тот же период несколько не достигла минимального критического уровня

($R = 0.38$, $p = 0.052$, $n = 27$). На других отрезках сезона (июнь – декабрь, июнь – апрель) корреляция была низкой и недостоверной. Связь размаха встреч с осадками за различные периоды сезона также оказалась низкой и недостоверной.

В пользу увеличения размаха встреч в сезоны с повышенной средней температурой воздуха говорит и достоверная положительная связь количества встреч семейных групп в июне – июле с температурами в эти и предшествующие периоды, а также положительная связь количества встреч в ноябре

– декабре с температурами в эти и предшествующие периоды (табл. 3). Для начала периода появления семейных групп наилучшим результатом оказалась положительная корреляция средних температур в мае – июне с количеством встреч в июне – июле на маршруте: $R = 0.52$, $p = 0.0052$, $n = 27$. В ноябре количество встреч также было выше, если осень была теплой. Наибольшая достоверная связь зафиксирована между средней температурой в сентябре – ноябре и количеством встреч на всем участке в ноябре – декабре: $R = 0.44$, $p = 0.023$, $n = 27$ (см. табл. 3).

Таблица 3. Значения корреляции Спирмена между средней температурой воздуха и количеством встреч семейных групп на краевых периодах размаха встреч (июнь – июль, ноябрь – декабрь) до конца года, на маршруте ($n = 27$) и на всем участке ($n = 27$). Данные учетов в Буртинской степи за поведенника «Оренбургский», 1992–2019 гг.

Температура	Количество встреч: маршрут/участок				
	Июнь	Июнь – Июль	Ноябрь	Ноябрь – Декабрь	Декабрь
Апрель	0.07/0.14	-0.02/0.11	–	–	–
Апрель – Май	0.26/0.31	0.28/ 0.42	–	–	–
Апрель – Июнь	0.29/0.20	0.39/0.42	–	–	–
Апрель – Июль	–	0.31/ 0.39	–	–	–
Май	0.26/0.20	0.41/0.45	–	–	–
Май – Июнь	0.32/0.12	0.52/0.44	–	–	–
Май – Июль	–	0.43/0.42	–	–	–
Июнь	0.24/0.01	0.42/0.31	–	–	–
Июнь – Июль	–	0.27/0.25	–	–	–
Сентябрь	–	–	0.36/ 0.38	0.33/0.37	0.16/0.25
Сентябрь – Октябрь	–	–	0.15/0.21	0.14/0.21	0.17/0.24
Сентябрь – Ноябрь	–	–	0.40/0.41	0.41/0.44	0.34/ 0.41
Сентябрь–Декабрь	–	–	–	0.20/0.22	0.04/0.10
Октябрь	–	–	-0.15/-0.09	-0.17/-0.12	-0.02/-0.02
Октябрь – Ноябрь	–	–	0.26/0.27	0.27/0.29	0.25/0.30
Октябрь – Декабрь	–	–	–	0.24/0.23	0.10/0.15
Ноябрь	–	–	0.38/0.37	0.41/0.41	0.31/0.36
Ноябрь – Декабрь	–	–	–	0.23/0.21	0.03/0.07
Декабрь	–	–	–	–	-0.17/-0.16

Примечание. Корреляции, отмеченные полужирным шрифтом, значимы на уровне $p < 0.05$, а отмеченные полужирным шрифтом и курсивом значимы на уровне $p < 0.01$. То же для табл. 4.

На фоне слабой связи размаха встреч с осадками за весь период наблюдений в 1992–2019 гг. сумма осадков отрицательно влияла на количество встреч куропаток только в начале сезона (табл. 4). Так, выпадение повышенного количества осадков в апреле – мае приводило к снижению количества встреч куропаток в июне – июле на маршруте ($R = -0.40$, $p = 0.037$, $n = 27$) и на всем участке ($R = -0.43$, $p = 0.023$, $n = 27$). Количество выпавших осадков осенью значимо не влияло на количество встреч куропаток в данный

период. Отрицательная связь осадков с количеством встреч повышается в декабре ($R = -0.26$ на маршруте и $R = -0.23$ на участке), но остается недостоверной (см. табл. 4).

Линейные зависимости средней даты, медианы, размаха встреч от времени и метеопараметров в различные периоды сезона

Следствием описанных выше явлений, в первую очередь, вероятно, устойчивого роста температуры, являются выявленные некоторые слабые линейные зависимости

Таблица 4. Значения корреляции Спирмена между суммой осадков и количеством встреч семейных групп на краевых периодах размаха встреч (июнь – июль, ноябрь – декабрь) до конца года, на маршруте ($n = 27$) и на всем участке ($n = 27$). Данные учетов в Буртинской степи заповедника «Оренбургский», 1992–2019 гг.

Осадки	Количество встреч: маршрут/участок				
	Июнь	Июнь – Июль	Ноябрь	Ноябрь – Декабрь	Декабрь
Апрель	-0.01/-0.06	-0.23/-0.26	–	–	–
Апрель – Май	-0.30/-0.16	-0.40/-0.43	–	–	–
Апрель – Июнь	-0.31/-0.11	-0.36/-0.32	–	–	–
Апрель – Июль	–	-0.41/-0.33	–	–	–
Май	-0.28/-0.13	-0.22/-0.25	–	–	–
Май – Июнь	0.32/-0.12	-0.26/-0.21	–	–	–
Май – Июль	–	-0.35/-0.25	–	–	–
Июнь	-0.34/-0.09	-0.26/-0.16	–	–	–
Июнь – Июль	–	-0.39/-0.24	–	–	–
Сентябрь	–	–	0.11/0.04	0.20/0.14	0.22/0.22
Сентябрь – Октябрь	–	–	0.18/0.12	0.21/0.17	0.12/0.15
Сентябрь – Ноябрь	–	–	0.21/0.19	0.24/0.21	0.13/0.18
Сентябрь – Декабрь	–	–	–	-0.01/-0.04	-0.06/-0.01
Октябрь	–	–	0.15/0.15	0.15/0.16	0.03/0.08
Октябрь – Ноябрь	–	–	0.15/0.18	0.14/0.15	0.01/0.06
Октябрь – Декабрь	–	–	–	-0.17/-0.17	-0.22/-0.17
Ноябрь	–	–	-0.07/-0.01	-0.01/0.01	0.06/0.08
Ноябрь – Декабрь	–	–	–	-0.27/-0.25	-0.18/-0.15
Декабрь	–	–	–	–	-0.26/-0.23

изучаемых параметров от времени и температуры.

Линейная зависимость средней и медианной даты встреч от времени усиливается при рассмотрении отрезков сезона в направлении: июнь – ноябрь (до конца осени), июнь – декабрь (до конца года) и становится достоверной в июне – апреле (до конца цикла). Коэффициент регрессии был достоверным только для средней даты встреч на всем участке: $B = 0.43$, $R^2 = 0.18$, $F_{1,23} = 5.20$, $p = 0.03$, $n = 25$ (распределение остатков нормальное, $DW = 1.96$: автокорреляция отсутствует) и для медианной даты встреч на всем участке $B = 0.46$, $R^2 = 0.21$, $F_{1,23} = 6.07$, $p = 0.02$, $n = 25$ (распределение остатков нормальное, $DW = 2.10$: автокорреляция отсутствует). Для других периодов сезона значимость коэффициента линейной регрессии немного не достигала уровня значимости 0.05 (рис. 4, табл. 5).

В то же время линейная зависимость размаха встреч от времени на различных отрезках сезона не подтверждается. Она оказалась слабой и недостоверной (см. табл. 5). Линейная связь между средней датой встреч и средней температурой воздуха также оказалась слабой и недостоверной; ана-

логичные результаты получены и для медианы. Линейная связь между размахом встреч и температурой снижается от осени к зиме и к концу цикла, т. е. влияние температуры на размах встреч резко падает к зиме и далее. При этом коэффициент линейной регрессии оказался значимым только для пары переменных «Размах встреч до конца года на маршруте & температура» ($B = 0.44$, $R^2 = 0.19$, $F_{1,23} = 5.51$, $p = 0.03$, $n = 25$) (см. табл. 5).

Линейная связь между средней датой встреч и количеством осадков на различных отрезках сезона отсутствует (см. табл. 5). Для медианы получаются похожие значения. Линейная связь между количеством осадков и размахом встреч отсутствует на всех отрезках сезона. Как и в случае с осадками, линейная связь между ГТК и средней датой встреч, а также между ГТК и размахом встреч отсутствует (см. табл. 5).

Обсуждение

Полученные данные указывают на то, что серые куропатки подвида *Perdix perdix robusta* реагируют как на температуру, так и осадки в первой половине сезона размножения. Жаркая погода в мае – июне способ-

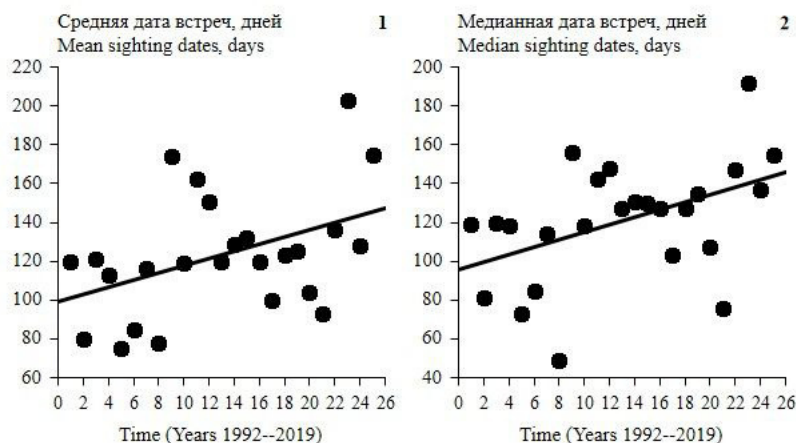


Рис. 4. Линейная зависимость средней (1) и медианной (2) даты встреч от времени в июне – апреле (до конца цикла) на всем участке. Средняя и медианная дата встреч рассчитывалась с 1 июня по 30 апреля следующего года (до конца встреч семейных групп). Данные учетов в Буртинской степи заповедника «Оренбургский», 1992–2019 гг.

Fig. 4. Linear dependence of average (1) and median (2) sighting dates on time, June – April (until the end of the cycle) for the entire site. Average and median sighting dates were calculated from June 1 to April 30 of the following year (until the end of family group sightings). Census data in Burtinskaya Steppe, Orenburg Nature Reserve, 1992–2019

ствуется более ранним встречам выводков в Буртинской степи, т. е. способствует ускорению всего процесса размножения: более ранней откладке яиц, более раннему вылуплению птенцов. В то время как повышенное количество осадков в апреле – июне и повышенное увлажнение в мае – июле приводят к смещению средней даты встреч семейных групп на более поздние сроки, т. е., другими словами, затягивают вылупление птенцов.

Предполагается, что холода в конце весны и начале лета приводят либо к повторным кладкам и затягиванию всего процесса размножения, либо птицы приступают к размножению позже, ожидая более комфортных условий. Полученные данные согласуются с общими тенденциями реакции птиц на повышение температуры в начале сезона размножения. Сейчас хорошо известно, что большинство птиц северного умеренного пояса приступают к откладке яиц раньше в теплые весны, чем в холодные, как следствие глобального изменения климата (Crick, Sparks, 1999; Both, Artemyev et al., 2004; Соколов, 2006; Carey, 2009; Dunn, Winkler, 2010). Серые куропатки проявляют чувствительность к экстремальным погодным условиям во время откладки яиц. В теплые годы скорость откладки яиц в сутки у серых

куропаток увеличивается (Potts, 1980). Одним из объяснений возможной задержки гнездового сезона может быть то, что низкие температуры весной замедляют рост травы, что приводит к плохой маскировке гнезд с кладками и высокой доле их разорения хищниками (Meriggi et al., 1990).

Аналогичным образом дожди в середине весны и начале лета могут препятствовать стадиям размножения, вызывать оставление кладок самками или приводить к гибели недавно вылупившихся птенцов, что, в свою очередь, также, возможно, затягивает появление выводков в районе исследования. Так, во Франции сильный дождь в летнее время иногда приводил к оставлению кладок самками серых куропаток, но лишь в отдельных случаях (Bro et al., 2014). На северо-востоке США у воробыинообразных большее количество дождевых осадков обычно было связано с более поздним появлением молодых и более поздней готовностью самок к размножению (McDermott, 2016).

Как показали исследования, средняя температура воздуха может оказывать и другое воздействие. Намечились некоторые тенденции расширения размаха встреч в период с июня по ноябрь в наиболее теплые годы. Раннее тепло в середине весны и начале лета способствует появлению выводков

Таблица 5. Некоторые линейные регрессии, описывающие влияние метеопараметров (средняя температура, осадки, ГТК) и времени T (годы) на среднюю дату, медиану и размах встреч семейных групп серых куропаток на маршруте и на всем участке за различные периоды сезона. Данные учетов в Буртинской степи заповедника «Оренбургский», 1992–2019 гг.

Линейная регрессия (зависимая и независимая переменные)	Статистические параметры
Средняя дата встреч до конца осени на маршруте & время T	$B = 0.27, R^2 = 0.07, F_{1,24} = 1.91, p = 0.18, n = 26$
Средняя дата встреч до конца осени на участке & время T	$B = 0.31, R^2 = 0.10, F_{1,25} = 2.72, p = 0.11, n = 27$
Средняя дата встреч до конца года на маршруте & время T	$B = 0.25, R^2 = 0.06, F_{1,24} = 1.62, p = 0.22, n = 26$
Средняя дата встреч до конца года на участке & время T	$B = 0.33, R^2 = 0.11, F_{1,25} = 3.08, p = 0.09, n = 27$
Средняя дата встреч до конца цикла на маршруте & время T	$B = 0.37, R^2 = 0.14, F_{1,22} = 3.57, p = 0.07, n = 24$
Средняя дата встреч до конца цикла на участке & время T	$B = 0.43, R^2 = 0.18, F_{1,23} = 5.20, p = 0.03, n = 25$
Медиана даты встреч до конца осени на маршруте & время T	$B = 0.26, R^2 = 0.07, F_{1,24} = 1.69, p = 0.21, n = 26$
Медиана даты встреч до конца осени на участке & время T	$B = 0.30, R^2 = 0.09, F_{1,25} = 2.52, p = 0.12, n = 27$
Медиана даты встреч до конца года на маршруте & время T	$B = 0.27, R^2 = 0.07, F_{1,24} = 1.89, p = 0.18, n = 26$
Медиана даты встреч до конца года на участке & время T	$B = 0.33, R^2 = 0.11, F_{1,25} = 3.06, p = 0.09, n = 27$
Медиана даты встреч до конца цикла на маршруте & время T	$B = 0.35, R^2 = 0.13, F_{1,22} = 3.17, p = 0.09, n = 24$
Медиана даты встреч до конца цикла на участке & время T	$B = 0.46, R^2 = 0.21, F_{1,23} = 6.07, p = 0.02, n = 25$
Размах встреч до конца осени на маршруте & время T	$B = 0.09, R^2 = 0.01, F_{1,23} = 0.18, p = 0.68, n = 25$
Размах встреч до конца осени на участке & время T	$B = 0.17, R^2 = 0.03, F_{1,25} = 0.75, p = 0.40, n = 27$
Размах встреч до конца года на маршруте & время T	$B = 0.10, R^2 = 0.01, F_{1,23} = 0.23, p = 0.64, n = 25$
Размах встреч до конца года на участке & время T	$B = 0.15, R^2 = 0.02, F_{1,25} = 0.55, p = 0.46, n = 27$
Размах встреч до конца цикла на маршруте & время T	$B = 0.21, R^2 = 0.04, F_{1,22} = 0.99, p = 0.33, n = 24$
Размах встреч до конца цикла на участке & время T	$B = 0.16, R^2 = 0.03, F_{1,24} = 0.66, p = 0.42, n = 26$
Средняя дата встреч до конца осени на маршруте & температура	$B = -0.01, R^2 = 0.00, F_{1,24} = 0.01, p = 0.94, n = 26$
Средняя дата встреч до конца осени на участке & температура	$B = -0.01, R^2 = 0.00, F_{1,25} = 0.00, p = 0.95, n = 27$
Средняя дата встреч до конца года на маршруте & температура	$B = -0.15, R^2 = 0.02, F_{1,24} = 0.58, p = 0.45, n = 26$
Средняя дата встреч до конца года на участке & температура	$B = -0.16, R^2 = 0.03, F_{1,25} = 0.69, p = 0.41, n = 27$
Средняя дата встреч до конца цикла на маршруте & температура	$B = -0.17, R^2 = 0.03, F_{1,22} = 0.64, p = 0.43, n = 24$
Средняя дата встреч до конца цикла на участке & температура	$B = -0.19, R^2 = 0.03, F_{1,23} = 0.82, p = 0.38, n = 25$
Размах встреч до конца осени на маршруте & температура	$B = 0.39, R^2 = 0.15, F_{1,23} = 4.03, p = 0.06, n = 25$
Размах встреч до конца осени на участке & температура	$B = 0.33, R^2 = 0.11, F_{1,25} = 3.07, p = 0.09, n = 27$
Размах встреч до конца года на маршруте & температура	$B = 0.44, R^2 = 0.19, F_{1,23} = 5.51, p = 0.03, n = 25$
Размах встреч до конца года на участке & температура	$B = 0.18, R^2 = 0.03, F_{1,25} = 0.80, p = 0.38, n = 27$

Таблица 5. Продолжение

Линейная регрессия	Статистические параметры
Размах встреч до конца цикла на маршруте & температура	$B = 0.15$, $R^2 = 0.02$, $F_{1,22} = 0.48$, $p = 0.49$, $n = 24$
Размах встреч до конца цикла на участке & температура	$B = -0.12$, $R^2 = 0.01$, $F_{1,23} = 0.33$, $p = 0.57$, $n = 25$
Средняя дата встреч до конца осени на маршруте & осадки	$B = 0.20$, $R^2 = 0.04$, $F_{1,24} = 1.05$, $p = 0.32$, $n = 26$
Средняя дата встреч до конца осени на участке & осадки	$B = 0.15$, $R^2 = 0.02$, $F_{1,25} = 0.59$, $p = 0.45$, $n = 27$
Средняя дата встреч до конца года на маршруте & осадки	$B = 0.18$, $R^2 = 0.03$, $F_{1,24} = 0.83$, $p = 0.37$, $n = 26$
Средняя дата встреч до конца года на участке & осадки	$B = 0.10$, $R^2 = 0.01$, $F_{1,25} = 0.27$, $p = 0.61$, $n = 27$
Средняя дата встреч до конца цикла на маршруте & осадки	$B = 0.08$, $R^2 = 0.01$, $F_{1,22} = 0.15$, $p = 0.71$, $n = 24$
Средняя дата встреч до конца цикла на участке & осадки	$B = 0.06$, $R^2 = 0.00$, $F_{1,23} = 0.08$, $p = 0.78$, $n = 25$
Размах встреч до конца осени на маршруте & осадки	$B = -0.13$, $R^2 = 0.02$, $F_{1,23} = 0.40$, $p = 0.53$, $n = 25$
Размах встреч до конца осени на участке & осадки	$B = 0.08$, $R^2 = 0.01$, $F_{1,25} = 0.18$, $p = 0.68$, $n = 27$
Размах встреч до конца года на маршруте & осадки	$B = -0.18$, $R^2 = 0.03$, $F_{1,23} = 0.79$, $p = 0.38$, $n = 25$
Размах встреч до конца года на участке & осадки	$B = 0.00$, $R^2 = 0.00$, $F_{1,25} = 0.00$, $p = 0.99$, $n = 27$
Размах встреч до конца цикла на маршруте & осадки	$B = -0.05$, $R^2 = 0.00$, $F_{1,22} = 0.06$, $p = 0.81$, $n = 24$
Размах встреч до конца цикла на участке & осадки	$B = -0.02$, $R^2 = 0.00$, $F_{1,23} = 0.01$, $p = 0.93$, $n = 25$
Средняя дата встреч до конца осени на маршруте & ГТК	$B = 0.26$, $R^2 = 0.07$, $F_{1,24} = 1.73$, $p = 0.20$, $n = 26$
Средняя дата встреч до конца осени на участке & ГТК	$B = 0.30$, $R^2 = 0.09$, $F_{1,25} = 2.40$, $p = 0.13$, $n = 27$
Размах встреч до конца осени на маршруте & ГТК	$B = -0.17$, $R^2 = 0.03$, $F_{1,23} = 0.69$, $p = 0.41$, $n = 25$
Размах встреч до конца осени на участке & ГТК	$B = 0.03$, $R^2 = 0.00$, $F_{1,25} = 0.02$, $p = 0.90$, $n = 27$

Примечание. p – значения, отмеченные жирным шрифтом, близки к уровню $p = 0.05$, а отмеченные жирным шрифтом и курсивом соответствуют уровню $p < 0.05$

уже с начала июня, а теплые ноябрь и декабрь позволяют все большему количеству семейных групп задерживаться на заповедном участке и, очевидно, в целом в данной местности вплоть до конца года. Количество встреч семейных групп было достоверно выше весной и осенью в более теплые годы. Вместе с тем при рассмотрении линейной зависимости температуры и размаха встреч можно отметить, что она, как и в случае корреляции, резко снижается от осени к зиме и еще сильнее к концу цикла.

В настоящем исследовании выявлена также небольшая положительная линейная зависимость средней и медианы даты встреч от времени, которая усиливается при рассмотрении отрезков сезона в следующем направлении: июнь – ноябрь (до конца осени), июнь – декабрь (до конца года), июнь – апрель (до конца цикла). Другими словами, за исследуемый период средняя и медианная даты встреч семейных групп серых куропаток все больше смещаются к концу календарного года.

Отсутствие устойчивого снежного покрова при положительных температурах в октябре, ноябре и декабре, по-видимому, улучшает кормовые условия в районе исследования. Далее при сохранении благоприятных условий незначительная часть птиц остаются на участке до конца марта или апреля. В холодные годы период комфортного пребывания выводков на участке сокращается: появление первых семейных групп начинается только с конца июня, а в октябре птицы уже покидают участок из-за усиливающихся холодов в сочетании с обильными осадками в виде снега, из-за формирования устойчивого снежного покрова и, видимо, ухудшения условий питания. Подобные процессы наиболее ярко проявлялись в отдельные годы в начале исследуемого отрезка времени. Что касается влияния осадков на количество встреч птиц в заповеднике, отрицательная связь двух этих параметров отмечена только в весенне-летний период. Отрицательная связь отсутствует осенью и начинает повышаться только к зиме, по-прежнему оста-

ваясь недостоверной. В декабре – марте численность серых куропаток в Буртинской степи в значительной степени определяется выпавшими осадками в виде снега: в многоснежные зимы птицы либо полностью откочевывают, либо присутствуют в очень минимальном числе (Barbazyuk, Chibilyov, 2018). Все более длительные задержки и зимовки отдельных выводков на участке в условиях устойчивого потепления и как следствие снижения средней высоты снежного покрова (Barbazyuk, Chibilyov, 2018) в районе исследования могут объяснить и другую наметившуюся тенденцию: все большее смещение средней и медианной даты встреч к концу года со временем. Эта тенденция наиболее отчетливо проявляется при рассмотрении полного цикла встреч семейных групп куропаток, с момента их появления в июне и до полного распада выводков в апреле – мае следующего года. При этом, как указывалось выше, линейная связь между средней, а также медианной датой встреч и количеством осадков отсутствует. Очевидно также, что необходимо дальнейшее изучение связи размаха и средней даты встреч птиц в заповеднике с температурой и осадками на более длительном временном ряду.

Заключение

В районе исследования устойчиво растут весенне-летние температуры, наблюдается снижение количества осадков и ГТК за тот же период.

Температура, осадки и увлажнение в середине весны – начале лета значимо влияют на среднюю и медианную даты встреч семейных групп куропаток в Буртинской степи позже в сезон. Повышенные средние температуры в конце весны и начале лета сдвигают среднюю и медианную даты встреч на более ранний срок на отрезке сезона до конца календарного года, а повышенные количество осадков и увлажнение в апреле – июне, наоборот, способствуют сдвигу средней и медианной дат встреч семейных групп на более поздние сроки.

Отмечена некоторая тенденция расширения размаха встреч семейных групп в наи-

более теплые годы с момента их появления в июне и до конца осени. Расширение происходит за счет все более ранних встреч в июне и увеличения количества встреч в ноябре, а также в декабре. Теплая погода в начале лета и в конце осени – начале зимы может способствовать расширению периода благоприятных условий нахождения птиц в данной местности. Раннее тепло в конце весны и начале лета способствует появлению выводков уже с начала июня, а теплые сентябрь – ноябрь и декабрь, отсутствие устойчивого снежного покрова как результат потепления позволяют все большему количеству семейных групп задерживаться на заповедном участке и в целом в данной местности вплоть до конца года.

В то же время связь размаха встреч куропаток с осадками на исследуемом отрезке времени отсутствует. Повышенные суммы осадков осенью значимо не влияли на количество встреч в этот период. Отрицательная связь количества встреч и осадков начинает усиливаться только в декабре, но остается недостоверной. Только весной дождливые апрель и май приводят к значимому снижению встреч куропаток в июне – июле, т. е. могут в какой-то степени влиять на размах встреч в целом.

Тенденция смещения средней даты и медианы встреч семейных групп куропаток на конец года за рассматриваемый многолетний период времени, по-видимому, также связана с улучшением благоприятных условий, в первую очередь кормовых. Потепление климата, снижение сумм осадков в осенне-зимнее время, снижение высоты снежного покрова, уменьшение продолжительности устойчивого снежного покрова повышают доступность кормовой базы куропаток. Однако прямой линейной зависимости между средней датой встреч и количеством осадков на различных отрезках сезона не выявлено. Для более уверенного подтверждения линейных тенденций связи размаха встреч, средней даты встреч с метеопараметрами и временем требуется более продолжительный временной ряд и больший объем данных.

Библиография

- Гайдук В. Е., Абрамова И. В. Экология птиц юго-запада Беларуси. Неворобынообразные. Брест: БрГУ, 2009. 300 с.
- Грингоф И. Г., Павлова В. Н. Основы сельскохозяйственной метеорологии. Обнинск: ФГБУ ВНИИГМИ-МЦД, 2013. 384 с.
- Потапов Р. Л. Серая куропатка // Птицы СССР. Курообразные, журавлеобразные. Л.: Наука, 1987. С. 24–39.
- Соколов Л. В. Влияние глобального потепления климата на сроки миграции и гнездования воробы-

- ных птиц в XX веке // Зоологический журнал. 2006. Т. 85, № 3. С. 317–341.
- Черенкова Е. А., Золотокрылин А. Н. О сравнимости некоторых количественных показателей засухи // Фундаментальная и прикладная климатология. 2016. Т. 2. С. 79–94. DOI: 10.21513/2410-8758-2016-2-79-94.
- Чибилев А. А. Заповедник «Оренбургский»: история создания и природное разнообразие. Екатеринбург: УИПЦ, 2014. 140 с.
- Aebischer N. J., Ewald J. A. The grey partridge in the UK: population status, research, policy and prospects // Animal Biodiversity and Conservation. 2012. Vol. 35 (2). P. 353–362. DOI: 10.32800/abc.2012.35.0353.
- Barbazyuk E. V., Chibilyov A. A. The Impact of Winter Meteorological Parameters on Abundance of the Grey Partridge *Perdix perdix* in the Southern Ural Steppe // Doklady Biological Sciences. 2018. Vol. 480. P. 103–106. DOI: 10.1134/S0012496618030080.
- Bro E., Brillard J., Millot F. Impact of heavy rains and wet cold weather on Grey partridge *Perdix perdix* clutch desertion and breeding success // Alauda. 2014. Vol. 82 (1). P. 51–62.
- Berthold P. Avian migration. A general survey, Oxford, UK: Oxford University Press, 2001. 266 p.
- BirdLife International. *Perdix perdix*. The IUCN Red List of Threatened Species 2016. URL: <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-3.RLTS.T22678911A85929015.en> (дата обращения: 18.01.2021).
- Both C., Artemyev A. V., Blaauw B., Cowie R. J., Dekhuijzen A. J., et al. Large-scale geographical variation confirms that climate change causes birds to lay earlier // Proceedings of the Royal Society of London. Series B. 2004. Vol. 271. P. 1657–1662. DOI: 10.1098/rspb.2004.2770.
- Böhning-Gaese K. & Lemoine N. Importance of climate change for ranges, communities and conservation of birds // Advances in Ecological Research. 2004. Vol. 35. P. 211–236. DOI: 10.1016/S0065-2504(04)35010-5.
- Carey C. The impacts of climate change on the annual cycles of birds // Philosophical Transactions of the Royal Society B. 2009. Vol. 364. P. 3321–3330. DOI: 10.1098/rstb.2009.0182.
- Cotton P. A. Avian migration phenology and global climate change // Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America. 2003. Vol. 100 (21). P. 12 219–12 222. DOI: 10.1073/pnas.1930548100.
- Crick H. Q. P., Sparks T. H. Climate change related to egg-laying trends // Nature. 1999. Vol. 399. P. 423. DOI: 10.1038/20839.
- Dunn P., Winkler D. W. Effects of climate change on timing of breeding and reproductive success in birds // Møller A. P., Fiedler W., Berthold P (eds.). Effects of climate change on birds, Oxford, UK: Oxford University Press, 2010. P. 113–128.
- Faragó S., Ditttrich G., Horváth-Hangya K., Winkler D. Twenty years of the grey partridge population in the LAJTA Project (Western Hungary) // Animal Biodiversity and Conservation. 2012. Vol. 35 (2). P. 311–319. DOI: 10.32800/abc.2012.35.0311.
- Gates J. M. Gray partridge ecology in southeast-central Wisconsin. Madison: Wisconsin Department of Natural Resources. Technical Bulletin 70, 1973. 8 p.
- Gruychev G. V., Angelov E. E. Density of Grey Partridge (*Perdix perdix* Linnaeus, 1785) population in Sakar Mountain (SE Bulgaria) and the effect of weather and habitats // Ecologia Balkanica. 2019. Vol. 11 (1). P. 51–62.
- Halupka L., Halupka K. The effect of climate change on the duration of avian breeding seasons: a meta-analysis // Proceedings of the Royal Society B. 2017. Vol. 284. P. 2017–1710. DOI: [dx.doi.org/10.1098/rspb.2017.1710](https://doi.org/10.1098/rspb.2017.1710).
- Johnsgard P. A. The North American Quails, Partridges, and Pheasants. Lincoln: Zea E-Books. 58, 2017. 131 p. DOI: 10.13014/K2G15Z1P.
- Kuijper D. P. J., Oosterveld E., Wymenga E. Decline and potential recovery of the European grey partridge (*Perdix perdix*) population – a review // European Journal of Wildlife Research. 2009. Vol. 55. P. 455–463. DOI: 10.1007/s10344-009-0311-2.
- McCrow V. P. Gray partridge habitat use and nesting biology in north-central Iowa: Retrospective Theses and Dissertations. 7516. Ames: Iowa State University, 1982. 239 p. DOI: 10.31274/rtd-180813-5931.
- McDermott M. E., DeGroot L. W. Long-term climate impacts on breeding bird phenology in Pennsylvania, USA // Global Change Biology. 2016. Vol. 22. P. 3304–3319. DOI: 10.1111/gcb.13363.
- Meriggi A., Montagna D., Zacchetti D., Matteucci C., Toso S. Population dynamics of the gray partridge in relation to agriculture and weather in northern Italy // Church K. E., Warner R. E., Brady S. J. (eds.). *Perdix V: gray partridge and ring-necked pheasant workshop*. Kansas Dept. of Wildlife and Parks, Emporia, 1990. P. 241–256.
- Montagna D., Meriggi A. Population dynamics of grey partridge (*Perdix perdix*) in northern Italy // Italian Journal of Zoology. 1991. Vol. 58 (2). P. 151–155. DOI: 10.1080/11250009109355746.
- Panek M. The effect of environmental factors on survival of grey partridge (*Perdix perdix*) chicks in Poland during 1987–89 // Journal of Applied Ecology. 1992. Vol. 29 (3). P. 745–750. DOI: 10.2307/2404484.

- Parmesan C. Influences of species, latitudes and methodologies on estimates of phenological response to global warming // *Global Change Biology*. 2007. Vol. 13. P. 1860–1872. DOI: 10.1111/j.1365-2486.2007.01404.x.
- Potts G. R. Recent changes in the farmland fauna with special reference to the decline of the Grey Partridge // *Bird Study*. 1970. Vol. 17 (2). P. 145–166. DOI: 10.1080/00063657009476266.
- Potts G. R. The effects of modern agriculture, nest predation and game management on the population ecology of partridges (*Perdix perdix* and *Alectoris rufa*) // *Advances in Ecological Research*. 1980. Vol. 11. P. 1–79. DOI: 10.1016/S0065-2504(08)60266-4.
- Potts G. R. Partridges – countryside barometer. London: The new naturalist library. Collins, 2012. 465 p.
- Potts G. R., Aebischer N. J. Population dynamics of the grey partridge *Perdix perdix* 1793–1993: monitoring, modelling and management // *Ibis*. 1995. Vol. 137. P. 29–37. DOI: 10.1111/j.1474-919X.1995.tb08454.x.
- Tryjanowski P., Hartel T., Báldi A., Szymański P., Tobolka M., et al. Can research in Western Europe identify the fate of farmland bird biodiversity in Eastern Europe? // *Acta Ornithologica*. 2011. Vol. 46 (1). P. 79–90. DOI: 10.3161/000164511X589857.

Благодарности

Автор выражает благодарность коллективу инспекторов участка «Буртинская степь» заповедника «Оренбургский» В. Ф. Шпанегелю, В. В. Шпанегелю, Н. А. Савоскину, В. И. Ершову за сбор полевого материала и техническое содействие при проведении собственных полевых исследований. Статья подготовлена в рамках темы государственного задания Института степи ОФИЦ УрО РАН № ГР АААА-А21-121011190016-1.

INFLUENCE OF METEOROLOGICAL PARAMETERS ON THE OCCURRENCE OF GREY PARTRIDGE FAMILY GROUPS IN THE SOUTHERN CIS-URAL REGION

BARBAZYUK
Evgeny Vladimirovich

PhD, Steppe Institute, UB RAS, argentatus99@yandex.ru

Keywords:

Perdix perdix robusta
migration timing
weather conditions
climate warming
steppe landscapes
temperature
precipitation

Summary: Against the background of a steady increase in air temperature and a decrease in precipitation and humidification in the study area (Burtinskaya Steppe in the Orenburg Nature Reserve, southern Cis-Ural region, Russia) several dependences between the dates of sightings of the grey partridge family groups and meteorological parameters in different parts of the season were revealed. In total, during the period 1992–2019, 1332 sightings of grey partridges were recorded in Burtinskaya Steppe, in most cases they were broods with adult birds accompanying them (family groups). The increased average temperatures in May – June contributed to an earlier average and median date of sightings of family groups of partridges during the period until the end of autumn (June – November) until the end of the year (June – December) (maximum value of Spearman's rank correlation coefficient: $R = -0.55$, $p < 0.01$, $n = 26$). Increased precipitation in April – June led to a significant shift in the average and median dates of sightings of partridge family groups at a later date in the season ($R = 0.59$, $p < 0.01$, $n = 26$). As in the case of precipitation, increased moisture in May – July resulted in a shift in the average and, to a lesser degree, the median date of family group sightings to a later period ($R = 0.49$, $p < 0.05$, $n = 26$). There is also a weak tendency to expand the scope of family group sightings from June till November – December in the warmest years. This trend was manifested in a positive correlation of the scope of family group sightings on the route until the end of autumn (June – November) with the average air temperature for the same period ($R = 0.46$, $p < 0.05$, $n = 25$), as well as in the linear regression of the scope of family group sightings on the route until the end of the calendar year and the average temperature for the same period ($B = 0.44$, $R^2 = 0.19$, $F(1,23) = 5.51$, $p < 0.05$, $n = 25$). The expansion of the scope of sightings in seasons with increased average air temperature is also confirmed by a reliable positive correlation between the number of family group sightings in June – July and temperatures in this and previous periods ($R = 0.52$, $p < 0.01$, $n = 27$), as well as a correlation between the number of sightings in November – December and temperatures in this and previous periods ($R = 0.44$, $p < 0.05$, $n = 27$). Increased precipitation in April – May led to a decrease in the number of partridge sightings in June – July ($R = -0.43$, $p < 0.05$, $n = 27$), however, the amount of precipitation in autumn did not significantly affect the number of partridge sightings in November – December. The negative relationship of precipitation with the number of sightings increases in December, but remains unreliable. In addition, a linear dependence of the average and median date of sightings on time (the number of years of observations) was revealed, which increases when considering the intervals of the season in the direction June – November (until the end of autumn), June – December (until the end of the year), June – April (until the end of family group meetings) ($B = 0.46$, $R^2 = 0.21$, $F(1,23) = 6.07$, $p < 0.05$, $n = 25$). The reasons for all identified dependencies are discussed. It is suggested, in particular, that all the above linear relationships are associated with climate warming and the extension of the period of comfortable stay of partridges in the reserve. Warm weather and decreasing precipitation and humidification not only accelerate the appearance of family groups in June, but also contribute to the increasing delay of birds on the site until the end of the year and even the wintering of a small part of the birds in the reserve. This, in turn, apparently, is connected with the acceleration of the breeding process at the beginning of the season and with an increase in the availability of food in the autumn – winter season.

Reviewer: A. A. Minin

Received on: 02 August 2021

Published on: 10 October 2021

References

- Aebischer N. J., Ewald J. A. The grey partridge in the UK: population status, research, policy and prospects, *Animal Biodiversity and Conservation*. 2012. V. 35 (2). P. 353–362. DOI: 10.32800/abc.2012.35.0353
- Aebischer N. J., Ewald J. A. The grey partridge in the UK: population status, research, policy and prospects, *Animal Biodiversity and Conservation*. 2012. Vol. 35 (2). P. 353–362. DOI: 10.32800/abc.2012.35.0353.
- Böhning-Gaese K. & Lemoine N. Importance of climate change for ranges, communities and conservation of birds, *Advances in Ecological Research*. 2004. V. 35. R. 211–236. DOI: 10.1016/S0065-2504(04)35010-5
- Böhning-Gaese K. & Lemoine N. Importance of climate change for ranges, communities and conservation of birds, *Advances in Ecological Research*. 2004. Vol. 35. R. 211–236. DOI: 10.1016/S0065-2504(04)35010-5.
- Barbazyuk E. V., Chibilyov A. A. The Impact of Winter Meteorological Parameters on Abundance of the Grey Partridge *Perdix perdix* in the Southern Ural Steppe, *Doklady Biological Sciences*. 2018. V. 480. P. 103–106. DOI: 10.1134/S0012496618030080
- Barbazyuk E. V., Chibilyov A. A. The Impact of Winter Meteorological Parameters on Abundance of the Grey Partridge *Perdix perdix* in the Southern Ural Steppe, *Doklady Biological Sciences*. 2018. Vol. 480. P. 103–106. DOI: 10.1134/S0012496618030080.
- Berthold P. Avian migration. A general survey, Oxford, UK: Oxford University Press, 2001. 266 r.
- BirdLife International. 2016. *Perdix perdix*. The IUCN Red List of Threatened Species 2016. URL: <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-3.RLTS.T22678911A85929015.en> (data obrascheniya 18 yanvarya 2021).
- BirdLife International. *Perdix perdix*. The IUCN Red List of Threatened Species 2016. URL: <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-3.RLTS.T22678911A85929015.en> (data obrascheniya: 18.01.2021).
- Both C., Artemyev A. V., Blaauw B., Cowie R. J., Dekhuijzen A. J., et al. Large-scale geographical variation confirms that climate change causes birds to lay earlier, *Proceedings of the Royal Society of London. Series B*. 2004. V. 271. R. 1657–1662. DOI: 10.1098/rspb.2004.2770
- Both C., Artemyev A. V., Blaauw B., Cowie R. J., Dekhuijzen A. J., et al. Large-scale geographical variation confirms that climate change causes birds to lay earlier, *Proceedings of the Royal Society of London. Series B*. 2004. Vol. 271. R. 1657–1662. DOI: 10.1098/rspb.2004.2770.
- Bro E., Brillard J., Millot F. Impact of heavy rains and wet cold weather on Grey partridge *Perdix perdix* clutch desertion and breeding success, *Alauda*. 2014. V. 82 (1). P. 51–62.
- Bro E., Brillard J., Millot F. Impact of heavy rains and wet cold weather on Grey partridge *Perdix perdix* clutch desertion and breeding success, *Alauda*. 2014. Vol. 82 (1). P. 51–62.
- Carey C. The impacts of climate change on the annual cycles of birds, *Philosophical Transactions of the Royal Society B*. 2009. V. 364. R. 3321–3330. DOI:10.1098/rstb.2009.0182
- Carey C. The impacts of climate change on the annual cycles of birds, *Philosophical Transactions of the Royal Society B*. 2009. Vol. 364. R. 3321–3330. DOI: 10.1098/rstb.2009.0182.
- Cherenkova E. A. Zolotokrylin A. N. On the comparability of some quantitative indicators of drought, *Fundamental'naya i prikladnaya klimatologiya*. 2016. T. 2. P. 79–94. DOI: 10.21513/2410-8758-2016-2-79-94.
- Cherenkova E.A. Zolotokrylin A.N. in Russian
- Chibilev A. A. Orenburgsky reserve: history and natural diversity Ekaterinburg: UIPC, 2014. 140 p.
- Chibilyov A.A. in Russian
- Cotton P. A. Avian migration phenology and global climate change, *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2003. V. 100 (21). R. 12 219–12 222. DOI: 10.1073/pnas.1930548100
- Cotton P. A. Avian migration phenology and global climate change, *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2003. Vol. 100 (21). R. 12 219–12 222. DOI: 10.1073/pnas.1930548100.
- Crick H. Q. P., Sparks T. H. Climate change related to egg-laying trends, *Nature*. 1999. V. 399. P. 423. DOI:10.1038/20839
- Crick H. Q. P., Sparks T. H. Climate change related to egg-laying trends, *Nature*. 1999. Vol. 399. P. 423. DOI: 10.1038/20839.
- DOI:10.1111/j.1365-2486.2007.01404.x
- Dunn P., Winkler D. W. Effects of climate change on timing of breeding and reproductive success in birds, Møller A. P., Fiedler W., Berthold P (eds). *Effects of climate change on birds*, Oxford, UK: Oxford University Press, 2010. R. 113–128.
- Dunn P., Winkler D. W. Effects of climate change on timing of breeding and reproductive success in birds,

- Møller A. P., Fiedler W., Berthold P (eds.). Effects of climate change on birds, Oxford, UK: Oxford University Press, 2010. R. 113–128.
- Faragó S., Dittrich G., Horváth-Hangya K., Winkler D. Twenty years of the grey partridge population in the LAJTA Project (Western Hungary), *Animal Biodiversity and Conservation*. 2012. Vol. 35 (2). P. 311–319. DOI: 10.32800/abc.2012.35.0311.
- Faragó S., Dittrich G., Horváth-Hangya K., Winkler D. Twenty years of the grey partridge population in the LAJTA Project (Western Hungary), *Animal Biodiversity and Conservation*. 2012. V. 35 (2). P. 311–319. DOI: 10.32800/abc.2012.35.0311
- Gaiduk V.E. Abramova I.V. in Russian
- Gates J. M. Gray partridge ecology in southeast-central Wisconsin. Madison: Wisconsin Department of Natural Resources. Technical Bulletin 70, 1973. 8 p.
- Gayduk V. E. Abramova I. V. Ecology of birds in the south-western Belorussia. Non-Passeriformes Brest: BrGU, 2009. 300 p.
- Gringof I. G. Pavlova V. N. Fundamentals of agricultural meteorology Obninsk: FGBU VNIIGMI-MCD, 2013. 384 p.
- Gringof I.G. Pavlova V.N. in Russian
- Gruychev G. V., Angelov E. E. Density of Grey Partridge (*Perdix perdix* Linnaeus, 1785) population in Sakar Mountain (SE Bulgaria) and the effect of weather and habitats, *Ecologia Balkanica*. 2019. V. 11 (1). P. 51–62.
- Gruychev G. V., Angelov E. E. Density of Grey Partridge (*Perdix perdix* Linnaeus, 1785) population in Sakar Mountain (SE Bulgaria) and the effect of weather and habitats, *Ecologia Balkanica*. 2019. Vol. 11 (1). P. 51–62.
- Halupka L, Halupka K. The effect of climate change on the duration of avian breeding seasons: a meta-analysis, *Proceedings of the Royal Society B*. 2017. V. 284. P. 20171710. DOI: dx.doi.org/10.1098/rspb.2017.1710
- Halupka L, Halupka K. The effect of climate change on the duration of avian breeding seasons: a meta-analysis, *Proceedings of the Royal Society B*. 2017. Vol. 284. P. 2017–1710. DOI: dx.doi.org/10.1098/rspb.2017.1710.
- Johnsgard P. A. The North American Quails, Partridges, and Pheasants. Lincoln: Zea E-Books. 58, 2017. 131 p. DOI: 10.13014/K2G15Z1P
- Johnsgard P. A. The North American Quails, Partridges, and Pheasants. Lincoln: Zea E-Books. 58, 2017. 131 p. DOI: 10.13014/K2G15Z1P.
- Kuijper D. P. J., Oosterveld E., Wymenga E. Decline and potential recovery of the European grey partridge (*Perdix perdix*) population – a review, *European Journal of Wildlife Research*. 2009. V. 55. P. 455–463. DOI: 10.1007/s10344-009-0311-2
- Kuijper D. P. J., Oosterveld E., Wymenga E. Decline and potential recovery of the European grey partridge (*Perdix perdix*) population – a review, *European Journal of Wildlife Research*. 2009. Vol. 55. P. 455–463. DOI: 10.1007/s10344-009-0311-2.
- McCrow V. P. Gray partridge habitat use and nesting biology in north-central Iowa: Retrospective Theses and Dissertations. 7516. Ames: Iowa State University, 1982. 239 p. DOI: 10.31274/rtd-180813-5931
- McCrow V. P. Gray partridge habitat use and nesting biology in north-central Iowa: Retrospective Theses and Dissertations. 7516. Ames: Iowa State University, 1982. 239 p. DOI: 10.31274/rtd-180813-5931.
- McDermott M. E., DeGroot L. W. Long-term climate impacts on breeding bird phenology in Pennsylvania, USA, *Global Change Biology*. 2016. V. 22. P. 3304–3319. DOI: 10.1111/gcb.13363
- McDermott M. E., DeGroot L. W. Long-term climate impacts on breeding bird phenology in Pennsylvania, USA, *Global Change Biology*. 2016. Vol. 22. P. 3304–3319. DOI: 10.1111/gcb.13363.
- Meriggi A., Montagna D., Zacchetti D., Matteucci C., Toso S. Population dynamics of the gray partridge in relation to agriculture and weather in northern Italy, Church K. E., Warner R. E., Brady S. J. (eds.). *Perdix V: gray partridge and ring-necked pheasant workshop*. Kansas Dept. of Wildlife and Parks, Emporia, 1990. R. 241–256.
- Montagna D., Meriggi A. Population dynamics of grey partridge (*Perdix perdix*) in northern Italy, *Italian Journal of Zoology*. 1991. V. 58 (2). P. 151–155. DOI: 10.1080/11250009109355746
- Montagna D., Meriggi A. Population dynamics of grey partridge (*Perdix perdix*) in northern Italy, *Italian Journal of Zoology*. 1991. Vol. 58 (2). P. 151–155. DOI: 10.1080/11250009109355746.
- Panek M. The effect of environmental factors on survival of grey partridge (*Perdix perdix*) chicks in Poland during 1987–89, *Journal of Applied Ecology*. 1992. V. 29 (3). P. 745–750. DOI: 10.2307/2404484
- Panek M. The effect of environmental factors on survival of grey partridge (*Perdix perdix*) chicks in Poland during 1987–89, *Journal of Applied Ecology*. 1992. Vol. 29 (3). P. 745–750. DOI: 10.2307/2404484.
- Parmesan C. Influences of species, latitudes and methodologies on estimates of phenological response to

- global warming, *Global Change Biology*. 2007. V. 13. P. 1860–1872.
- Parmesan C. Influences of species, latitudes and methodologies on estimates of phenological response to global warming, *Global Change Biology*. 2007. Vol. 13. P. 1860–1872. DOI: 10.1111/j.1365-2486.2007.01404.x.
- Potapov R. L. The Grey Partridge, *Pticy SSSR. Kuroobraznye, zhuravleobraznye*. L.: Nauka, 1987. P. 24–39. Potapov R.L. SR. in Russian
- Potts G. R. Partridges – countryside barometer. London: The new naturalist library. Collins, 2012. 465 p.
- Potts G. R. Recent changes in the farmland fauna with special reference to the decline of the Grey Partridge, *Bird Study*. 1970. V. 17 (2). P. 145–166. DOI: 10.1080/00063657009476266
- Potts G. R. Recent changes in the farmland fauna with special reference to the decline of the Grey Partridge, *Bird Study*. 1970. Vol. 17 (2). P. 145–166. DOI: 10.1080/00063657009476266.
- Potts G. R. The effects of modern agriculture, nest predation and game management on the population ecology of partridges (*Perdix perdix* and *Alectoris rufa*), *Advances in Ecological Research*. 1980. V. 11. P. 1–79. DOI: 10.1016/S0065-2504(08)60266-4
- Potts G. R. The effects of modern agriculture, nest predation and game management on the population ecology of partridges (*Perdix perdix* and *Alectoris rufa*), *Advances in Ecological Research*. 1980. Vol. 11. P. 1–79. DOI: 10.1016/S0065-2504(08)60266-4.
- Potts G. R., Aebischer N. J. Population dynamics of the grey partridge *Perdix perdix* 1793–1993: monitoring, modelling and management, *Ibis*. 1995. V. 137. P. 29–37. DOI: 10.1111/j.1474-919X.1995.tb08454.x
- Potts G. R., Aebischer N. J. Population dynamics of the grey partridge *Perdix perdix* 1793–1993: monitoring, modelling and management, *Ibis*. 1995. Vol. 137. P. 29–37. DOI: 10.1111/j.1474-919X.1995.tb08454.x.
- References
- Sokolov L. V. Influence of global warming on the timing of migration and nesting of passerins in the twentieth century, *Zoologicheskii zhurnal*. 2006. T. 85, No. 3. P. 317–341.
- Sokolov L.V. in Russian
- Tryjanowski P., Hartel T., Báldi A., Szymański P., Tobolka M., et al. Can research in Western Europe identify the fate of farmland bird biodiversity in Eastern Europe?, *Acta Ornithologica*. 2011. V. 46 (1). P. 79–90. DOI: 10.3161/000164511X589857
- Tryjanowski P., Hartel T., Báldi A., Szymański P., Tobolka M., et al. Can research in Western Europe identify the fate of farmland bird biodiversity in Eastern Europe?, *Acta Ornithologica*. 2011. Vol. 46 (1). P. 79–90. DOI: 10.3161/000164511X589857.



УДК 574.3

К ПОПУЛЯЦИОННОЙ ЭКОЛОГИИ ЛЕСНОЙ МЫШОВКИ (*SICISTA BETULINA* PALL.) НА СЕВЕРНОМ ПРЕДЕЛЕ АРЕАЛА. СООБЩЕ- НИЕ II. РАЗМНОЖЕНИЕ, ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИИ, ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ

ИВАНТЕР
Эрнест Викторович

д. б. н., Федеральный исследовательский центр «Карельский на-
учный центр Российской академии наук» (КарНЦ РАН), ivanter@petrsu.ru

Ключевые слова:

репродукция
сроки и интенсивность
размножения
сперматогенез и овогенез
плодовитость
смертность и
выживаемость
динамика численности
цикличность
факторы численности

Аннотация: Подводятся итоги многолетнего (1959–2017) изучения раз-
множения, возрастно-половой структуры и динамики численности
лесной мышовки в Восточной Финляндии. Установлено, что в этих
условиях лесные мышовки созревают и вступают в размножение в воз-
расте около года, после первой зимовки. Изучение эстрального цикла
самок показало, что на северной периферии ареала лесная мышовка –
моноциклический вид, лишь однажды за лето приходящий в состояние
эструса, причем по времени эструсы самок соответствуют активному
сперматогенезу самцов. В условиях нашего региона взрослые мышовки
размножаются с начала июня по август, принося за этот период только
один выводок в среднем по 53 самкам из 5.1 ± 0.2 , с колебаниями от
3 до 11. Возрастной состав популяции меняется по сезонам. До конца
июля в ловушки и канавки попадают почти исключительно взрослые
перезимовавшие особи, а начиная с первой декады августа все боль-
шую долю в уловах занимают прибылые зверьки. Благодаря определе-
нию возраста мышовок по слоистым структурам нижней челюсти уда-
лось определить, что основу группы зимовавших зверьков составляют
особи, родившиеся в предшествующем году (80 %), далее следуют мы-
шовки, пережившие две зимы (16 %), и совсем редки особи трех лет и
старше (4 %). Таким образом, численность каждой следующей возраст-
ной группы сокращается по сравнению с предыдущей в 5–6 раз, или в
среднем на 80 %, что и составляет среднюю величину годовой смерт-
ности зверьков этого вида. Четкой цикличности в многолетних колеба-
ниях численности лесной мышовки в Карелии обнаружить не удалось,
но 50-летние данные все же позволяют говорить о колебаниях, близких
к 10–11-летней периодичности, что нашло подтверждение и в гармониче-
ском анализе. Численность зверьков этого вида изменяется в основ-
ном под влиянием условий перезимовки: глубины промерзания почвы
зимой, зависящей от высоты снежного покрова и температуры воздуха.
В качестве второго важного фактора выступают метеорологические ус-
ловия первой половины вегетационного периода

© Петрозаводский государственный университет

Получена:

Подписана к печати: 01 октября 2021 года

Введение

В представленном сообщении подводятся итоги многолетних (1958–2019 гг.) исследований размножения, возрастно-половой структуры популяции и динамики численности лесной мышовки в условиях Восточной Финноскандии. При этом основное внимание уделялось региональным особенностям соответствующих экологических показателей вида, и прежде всего связанным с обитанием его у северных границ распространения.

Материалы

Материалы и методы представлены в первой части (Ивантер, 2021).

Результаты

Размножение

Точное определение возраста зверьков и анализ состояния их половой системы (табл. 1, рис. 1) показывают, что в условиях таежного Северо-Запада России лесные мышовки впервые начинают размножаться в возрасте около года, после первой зимовки. Никаких изменений в гонадах сеголетков, указывающих на возможность их созревания и участия в размножении в год своего рождения, не обнаружено.

Размеры семенников не превышают у них 5.0 x 3.3 мм, а вес 57 мг (табл. 1, рис. 2). Инфантильная матка имеет рога до 17, влагалище до 10.5 мм. У взрослых мышовок разме-

Таблица 1. Характеристика половой системы лесной мышовки

Показатель	Зимовавшие			Прибылые, август
	июнь	июль	август	
Самцы				
Число исследованных зверьков	166	75	18	68
Длина семенника, мм	6.7 (3.1–12.2)	5.8 (2.5–12.1)	4.9 (3.2–6.0)	3.5 (1.0–5.0)
Длина семенных пузырьков, мм	8.4 (3.5–11.7)	7.2 (4.5–11.0)	3.0 (2.5–4.5)	2.3 (1.0–3.6)
Вес двух семенников, мг	54.1 (5.6–250.0)	150 (69.0–205.0)	68 (33.0–130.0)	38.7 (28.0–57.0)
Самки				
Число исследованных зверьков	22	40	11	59
Длина рогов, мм	34.4 (11.5–53.8)	32.3 (10.4–47.8)	17.8 (16.1–21.6)	19.1 (6.0–31.0)
Длина влагалища, мм	3.6 (2.7–11.2)	6.4 (1.5–17.4)	10.1 (2.5–18.7)	3.3 (1.0–10.5)

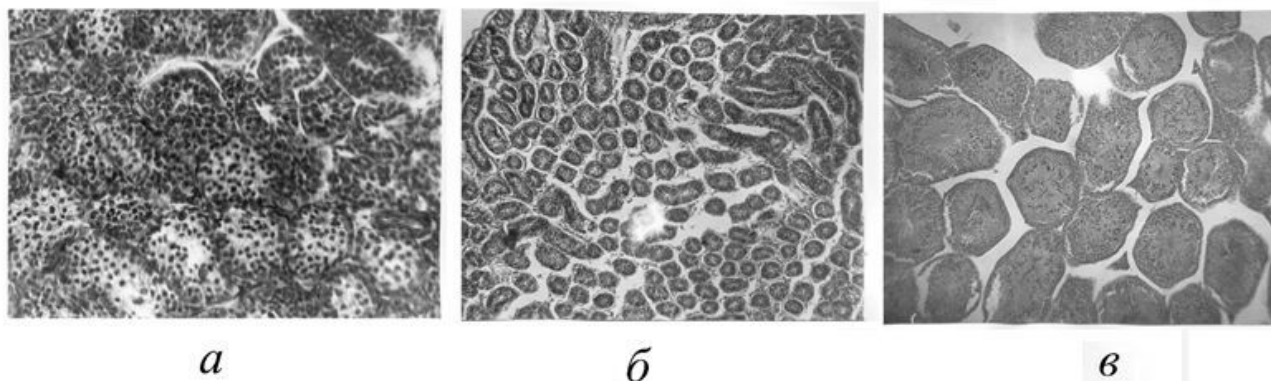


Рис. 1. Поперечные срезы извитых канальцев семенников молодого самца лесной мышовки на стадии покоя (а) и взрослого в период пассивного (б) и активного (в) сперматогенеза. Микрофото, x 400

Fig. 1. Cross sections of the convoluted tubules of the testes of a young male birch mouse at the resting stage (a) and those of an adult during the period of passive (б) and active (в) spermatogenesis. Microphoto, x 400

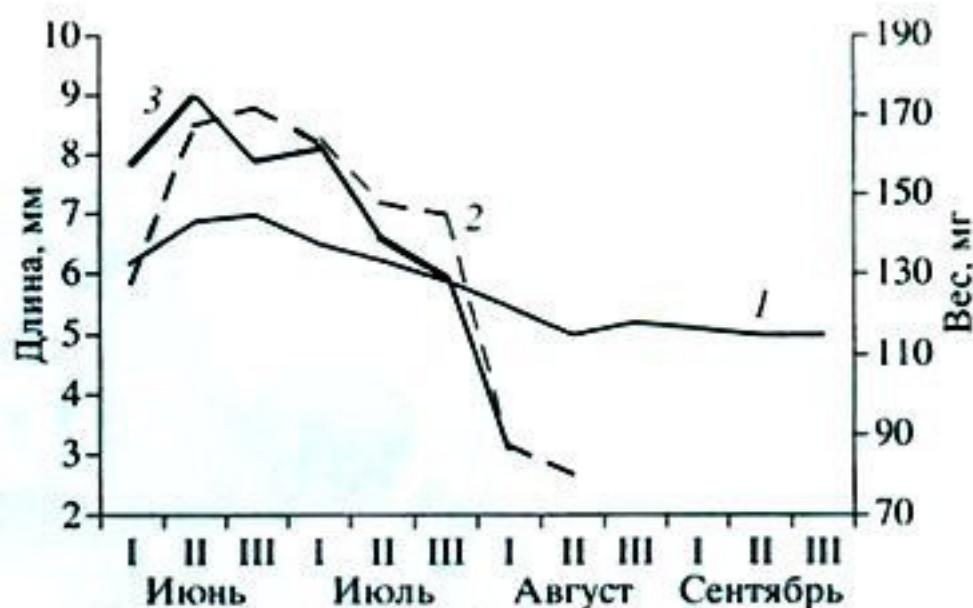


Рис. 2. Средняя длина семенника (1), семенных пузырьков (2) и средний вес двух семенников (3) у лесных мышовок по декадам

Fig. 2. Average length of testis (1), seminal vesicles (2) and average weight of two testes (3) in birch mice by decades

ры половых органов в несколько раз больше. Вес двух семенников 33–250 мг, длина семенника 3.2–12.1 мм, длина рогов матки 9.0–32.0, влагалища 2.5–18.7 мм.

Семенные пузырьки выражены только у зимовавших особей. О позднем половом созревании лесных мышовок (отсутствии размножения молодых, созревающих лишь на следующий год после рождения) сообщают и другие исследователи (Попов, 1960; Реймерс, Воронов, 1953; Штильмарк, 1965; Кулик и др., 1968; Айрапетьянц, 1969; Лямкин и др., 1983; Буйдалина, 1987; Шенброт и др., 1995).

О сроках и интенсивности размножения лесной мышовки в Карелии можно судить по результатам специального гистологического исследования половых циклов самцов и самок (рис. 1, 3). В начале июня, когда у этого вида начинается сезон репродукции, функциональное состояние половых органов самцов характеризуется активным сперматогенезом. Внешне это выражается в значительном увеличении веса семенников (к июлю до 177 мг) и их размеров (до 7.2–7.9 мм к концу июня), а также в развитии придаточных желез. В семенных канальцах (средний диаметр 192 мкм) присутствуют все клеточные элементы от клеток Сертоли и сперматогониев до зрелых сперматозоидов, собирающихся в просветах канальцев.

Гистологическая картина сперматогенеза и сезонные изменения размеров семенников (см. рис. 1, 2) показывают его стабильную активность в период с начала – середины июня и до конца июля, т. е. в течение большей части периода бодрствования, отсутствие каких-либо подъемов и спадов, соответствующих периодам спаривания и паузам между ними. Постепенное затухание сперматогенеза и дегенерация зародышевого эпителия до однорядного слоя сперматогониев и клеток Сертоли начинаются в августе, но в массе происходят, очевидно, только в сентябре, перед впадением в спячку. У молодых самцов гонады находятся в состоянии полного покоя, генеративный эпителий содержит лишь клетки Сертоли и сперматогонии (см. рис. 2).

Изучение астрального цикла самок (см. рис. 3) показало, что лесная мышовка – моноциклический вид, лишь однажды за лето приходящий в состояние эструса, причем по времени эструсы самок соответствуют активному сперматогенезу самцов. В июне половые органы самок увеличены, а в июле достигают максимальных размеров. Особенно резко возрастает вес яичников (до 10–12 мг). В яичниках много фолликулов на разных стадиях развития, от примордиальных до граафовых пузырьков, диаметром от 130 до 300 мкм. Ткань яичника богата кровеносными

сосудами. Некоторые полостные фолликулы близки к разрыву. Эпителий слизистой влагалища многорядный, в верхних слоях хорошо заметно ороговение клеток, происходит их усиленная десквамация. У беременных самок (в июне – июле) яичник содержит желтые тела беременности (их максимальный диаметр 258 мкм) и атрезии. Матка гипере-

мирована и на поперечном разрезе имеет звездчатую форму, в просвете – секрет маточных желез. После родов рост фолликулов замедляется, прекращается он на стадии образования многослойного зачаткового эпителия; одновременно увеличивается число атрезирующих фолликулов.

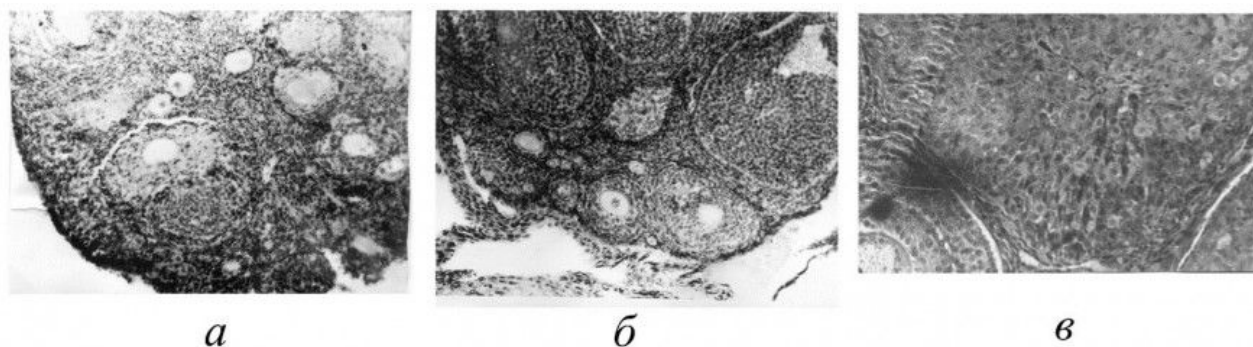


Рис. 3. Срезы половых органов взрослой самки лесной мышовки: яичник в период начала (а) и разгара (б) фолликулярной деятельности; влагалище во время эструса (в)
Fig. 3. Sections of the genital organs of an adult female wood mouse: the ovary in the period of the beginning (a) and the height (б) of follicular activity; vagina during estrus (в)

Общий ход и интенсивность размножения самок лесной мышовки по декадам представлены в табл. 2. Согласно этим данным, во второй декаде июня (до этого времени взрослые самки нам не попадались) около трети взрослых самок были беременны, остальные или еще не размножались (64 %), или уже завершили кормление недавно появившегося выводка (7 %). К концу июня число беременных (42 %), лактирующих (5 %) и рожавших (26 %) самок значительно возрастает, а без следов размножения, напротив, сокращается (26 %). В первой декаде июля более 90 % особей принимает участие в размножении, при этом процент беременных достигает максимума (60 %), затем их доля постепенно снижается. К концу месяца большинство самок уже обзаводится потомством (78 %) и либо приступает к лактации (43 %), либо уже откормило выводок (36 %). В августе отлавливались только кормящие самки (32 %), остальные уже закончили размножение. Все это говорит о том, что в условиях Карелии лесные мышовки приносят за лето только один выводок (об этом говорит и однократный характер кривой уловов молодых), причем массовое рождение детенышей приходится на первую половину июля.

Если учесть, что беременность длится у этого вида 25–30 дней (Godfrey, 1955, цит. по: Kubik, 1952), картина размножения лесной мышовки в Карелии представляется сле-

дующим образом. Массовый гон и спаривание происходят в первой половине июня, рождение детенышей – в первой – второй декадах июля, а их массовое расселение (переход к самостоятельной жизни и выход из гнезд) – в августе, т. е. через 30–40 дней после рождения. Это соответствует продолжительности гнездового развития (35–37 дней), установленной в результате прямых наблюдений за жизнью новорожденных (Айрапетьянц, 1969; Фокин, 1978).

Обсуждаемые ниже сезонные изменения численности мышовок свидетельствуют о сравнительно позднем их размножении в Карелии. Вследствие этого здесь наблюдаются и более поздние выход и расселение молодых особей (не ранее последней декады июля). В более южных районах это происходит почти на месяц раньше (Kubik, 1952; Попов, 1960; Кулик и др., 1968; Цветкова, 1978). Лишь в средней Сибири размножение этого вида проходит в близкие с Карелией сроки (Реймерс, 1966; Буйдалина, 1987; Лямкин и др., 1983).

Сроки размножения лесной мышовки меняются по годам в зависимости от метеорологической обстановки и, прежде всего, от хода весны. При раннем наступлении весенних явлений, теплой и сухой погоде в мае – июне размножение зверьков начинается раньше и проходит в более сжатые сроки. Напротив, в годы с поздней, затяжной и хо-

Таблица 2. Интенсивность размножения взрослых самок лесной мышовки (сводные данные за 1966–2017 гг.)

Месяц и декада	Число исследованных	Количество самок (% от общего числа)			
		самок	беременных	кормящих	рожавших
Июнь (всего)	33	36.4	3	18.2	42.4
II	14	28.6	–	7.1	64.3
III	19	42.1	5.3	26.3	26.3
Июль (всего)	67	40.3	17.9	23.9	17.9
I	25	60	4	28	8
II	28	39.3	17.9	14.3	58.6
III	14	7.1	42.9	35.7	14.3
Август (всего)	22	–	31.8	31.8	36.4
I	9	–	55.6	33.3	11.1
II	8	–	25	50	25
III	5	–	–	–	100
Сентябрь (всего)	8	–	–	–	100

лодной весной размножение сильно задерживается и растягивается. Наиболее раннее начало размножения лесной мышовки наблюдалось в Карелии в 1959 г., когда переход среднесуточной температуры через 0 и 5 °C был отмечен 13 и 26 апреля соответственно. Гон у мышовок проходил в тот год в начале июня, первые беременные самки встречены 7 и 9 июня, а первые молодые – в конце июля (26.07). Почти на полмесяца позднее началось размножение в 1951 и 1958 гг. Переход среднесуточной температуры через 0 и 5 °C в 1951 г. произошел 25 апреля и 19 мая, в 1958 г. – 28 апреля и 22 мая. В связи с этим задержалось и размножение. Первые беременные самки были добыты в самом конце июня (27.06.1951 г. и 25.06.1958 г.), первые молодые – во второй декаде августа (12.08.1951 г. и 18.08.1958 г.).

Гораздо стабильнее интенсивность размножения (табл. 3). Доля участвующих в нем перезимовавших самок почти не меняется по годам и составляет 98–100 %. Несущественны различия и в разовой плодовитости. Таким образом, в отличие от ряда других видов мелких млекопитающих Карелии, годовые изменения численности лесной мышовки обусловлены в основном экзогенными факторами. Размножение этого вида характеризуется невысоким темпом (размножаются только взрослые особи и всего 1 раз в год) и поэтому не может служить эффективным регулятором его численности.

С другой стороны, популяция мышовок в Карелии отличается общей невысокой плотностью и даже в годы пиков численности

не достигает критической величины. В этих условиях вряд ли есть необходимость в выработке внутривидовых механизмов автоконтроля. Их отсутствие является следствием общей невысокой численности вида у северной границы ареала и одновременно причиной резких колебаний его плотности на этом фоне. Не исключено, что в отдельных участках ареала с оптимальными условиями, где средний многолетний уровень численности вида в несколько раз выше, чем на Северо-Западе России, механизмы эндогенной саморегуляции все же имеют место. Иначе трудно объяснить стабильность численности популяции при высоком уровне ее плотности и отсутствие этой стабильности при низкой плотности популяции. В первом случае численность может регулироваться за счет изменений числа участвующих в размножении взрослых самок (в Татарстане и Кировской области в некоторые годы отмечалось до 10 и даже до 70 % яловых самок (Попов, 1960; Кулик и др., 1968)), а во втором с этой задачей вполне справляются внешние факторы (например, климатические условия), и интенсивность размножения не меняется по годам.

Средний размер выводка у лесных мышовок Карелии на основании подсчета эмбрионов у 53 беременных самок составил 5.1 ± 0.2 с колебаниями от 3 до 11 (табл. 4). Это несколько ниже, чем в оптимуме ареала – в Кировской области, на юге Коми и Татарстане, где средний показатель плодовитости равнялся соответственно 5.5, 5.9 и 5.5 (в Волжско-Камском заповеднике, по данным

Назаровой и Мовчаренко (1980), эта величина составила 6.4), но выше, чем в предгорьях Алтая (4.3 эмбриона на самку), долине р. Верхняя Ангара (3.7) и Ивановской области (4.0) (Попов, 1960; Кулик и др., 1968; Лямкин и др., 1983; Буйдалина, 1987; Хелевина, Окулова, 1988).

Среднее число эмбрионов, приходящееся на одну самку, в течение репродуктивного периода практически не меняется. Наибольшей плодовитостью отличаются первородящие годовалые самки; с возрастом она снижается. Различий между средним числом эмбрионов и плацентарных пятен, на что указывал для Татарстана В. А. Попов (1960), на нашем материале не выявлено: на одну беременную самку приходится в среднем 5.11 ± 0.30 эмбриона, а на одну рожавшую –

5.16 ± 0.32 плацентарных пятна.

Обращает внимание весьма значительная асимметричность кривой распределения самок по числу эмбрионов в выводке (показатель «косости» A равен $+1.5$, $m = 0.39$, $t = 4.4$). Это указывает на существование в популяции лесных мышовок Карелии отчетливой тенденции к увеличению разовой плодовитости и свидетельствует о том, что процесс эволюционного отбора на повышенную плодовитость (призванную компенсировать повышенную в периферических популяциях смертность) не завершен: уровень плодовитости еще не достиг оптимального для данных условий. Мышовка проникла на север сравнительно недавно, и адаптация ее к местным условиям, по-видимому, продолжается.

Таблица 3. Интенсивность размножения взрослых самок лесной мышовки (сводные данные за 1966–2017 гг.)

Месяц и декада	Число исследованных	Количество самок (% от общего числа)			
		самок	беременных	кормящих	рожавших без следов размножения
Июнь (всего)	33	36.4	3	18.2	42.4
II	14	28.6	–	7.1	64.3
III	19	42.1	5.3	26.3	26.3
Июль (всего)	67	40.3	17.9	23.9	17.9
I	25	60	4	28	8
II	28	39.3	17.9	14.3	58.6
III	14	7.1	42.9	35.7	14.3
Август (всего)	22	–	31.8	31.8	36.4
I	9	–	55.6	33.3	11.1
II	8	–	25	50	25
III	5	–	–	–	100
Сентябрь (всего)	8	–	–	–	100

Таблица 4. Вариации величины вывода у лесной мышовки в Карелии

Месяц	Общее число беременных самок	Количество самок (экз.) с числом эмбрионов										Среднее число эмбрионов на самку
		3	4	5	6	7	8	9	10	11		
Июнь	12	2	3	5	–	1	–	–	–	1	5.1 (2.2 + 2.9)	
Июль	35	2	13	7	9	3	–	1	–	–	5.1 (2.6 + 2.5)	
Август	6	–	1	3	2	–	–	–	–	–	5.2 (2.8 + 2.4)	
Всего	53	8	21	20	11	4	–	1	–	1	5.1 (2.6 + 2.5)	
Из них: самки в возрасте 1 года												
Июль	21	1	4	8	6	1	–	1	–	–	5.3 (2.9 + 2.4)	
Самки в возрасте 2 лет и старше												
Июль	8	2	5	–	1	–	–	–	–	–	4.0 (2.0 + 2.0)	

Примечание. В скобках указано число эмбрионов в правом и левом рогах матки.

Экологическая структура популяции

Половой состав отловленных взрослых мышовок в значительной степени отражает изменение активности зверьков разного пола в связи с размножением (табл. 5, рис. 4, 5). В первой декаде июня ловятся исключительно самцы, во второй половине месяца они составляют около 90 %, а затем, обычно

ко второй половине июля, по мере снижения половой активности самцов и освобождения самок от забот о выводке, соотношение полов выравнивается. В августе оно снова уклоняется от 1:1, но теперь в пользу самок (70.6 %). К этому времени они уже откормили выводок, и активность их, а вместе с ней и отлов увеличиваются.

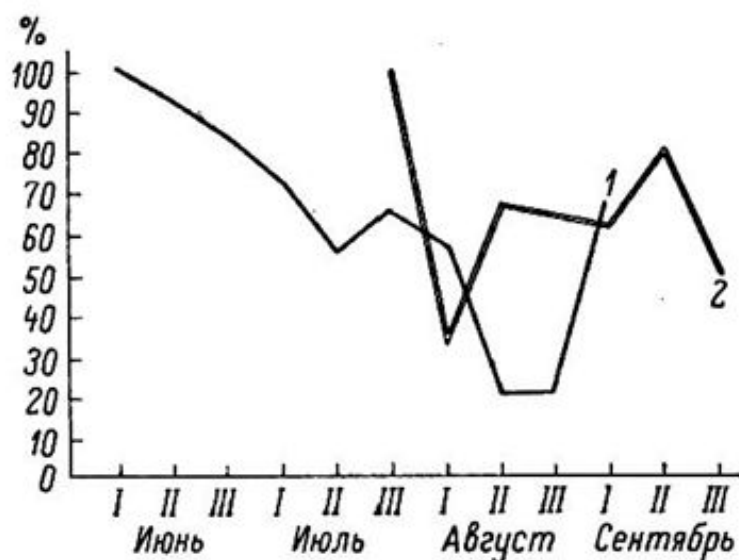


Рис. 4. Изменение доли (%) самцов у взрослых (1) и молодых (2) лесных мышовок по декадам
Fig. 4. Change in the proportion (%) of males in adults (1) and young (2) birch mice by decades

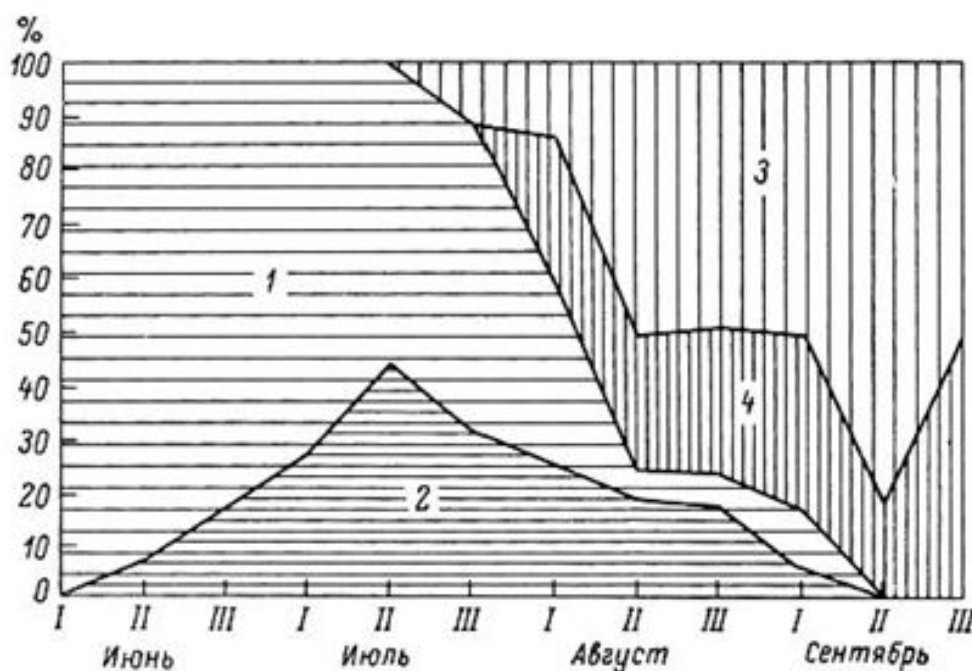


Рис. 5. Изменение возрастно-половой структуры (доля в уловах, %) лесной мышовки (сводные данные отлова за все годы исследований): 1 – зимовавшие самцы; 2 – зимовавшие самки; 3 – прибылые самцы; 4 – прибылые самки
Fig. 5. Changes in the age-sex structure (share in catches, %) of the birch mouse (summary data of trapping for all years of research): 1 – overwintered males; 2 – overwintered females; 3 – arrived males; 4 – arrived females

Таблица 5. Возрастной и половой состав популяции лесной мышовки в Карелии (по данным отлова в 1959–2016 гг.)

Месяц	Число зимовавших			Число прибылых			Общее число зверьков	
	всего	самцы, %	χ^2	всего	самцы, %	χ^2	всего	зимовавшие, %
Июнь	275	88.4	162	–	–	–	275	100
Июль	171	58.5	4.9	12	58.3	0.3	183	93.4
Август	33	36.4	2.5	145	53.1	0.6	178	18.5
Сентябрь	3	66.6	0.3	30	63.3	2.1	33	9.1
Всего	482	74.1	111.7	187	55.1	1.9	669	72

Общая доля самцов в уловах взрослых зверьков составила по всему материалу 74.1 %, причем сопоставление полученных величин хи-квадрат с критической (3.84) говорит о большой статистической достоверности отмеченной диспропорции. Приблизительно такая же картина наблюдается и в других частях ареала (Снигиревская, 1954; Попов, 1960; Плешак, Козловский, 1983; Буйдалина, 1987; Kubik, 1952 и др.).

В уловах молодых мышовок с июля по сентябрь также преобладали самцы, но их количественное доминирование было не столь существенно. Тем не менее высказанное нами ранее (Ивантер, 1972, 1975) предположение о том, что это связано не с большей их активностью, а с количественным преобладанием в популяции вследствие более частого рождения особей мужского пола, остается в силе. К близкому выводу приходят и другие исследователи (Попов, 1960; Реймере, Воронов, 1963; Лямкин и др., 1983). Это позволяет отнести лесную мышовку к видам со стойким численным преобладанием самцов (Кубанцев, 1972; Большаков, Кубанцев, 1984).

Возрастной состав популяции мышовок меняется по сезонам (табл. 6, рис. 5). До конца июля в ловушки и канавки попадают почти исключительно взрослые перезимовавшие особи, а начиная с первой декады августа все больший удельный вес в уловах занимают молодые зверьки. В начале месяца их не более 40 %, в середине и конце месяца 84 %, а в сентябре 90–100 %. Ко второй декаде сентября взрослые мышовки почти полностью исчезают, и ловятся только прибылые зверьки, родившиеся в текущем году. При этом сокращается не только относительная (доля в уловах), но и абсолютная численность взрослых животных. Такое резкое изменение возрастной структуры популяции мышовок в конце лета связано

как с процессами естественной смертности взрослых особей, так и с более ранним уходом их на зимовку. Последнее характерно, по-видимому, и для зверьков других популяций (Кулик и др., 1968; Фокин, 1978).

Сроки появления молодых мышовок в отловах варьируют в разных частях ареала. В долине р. Верхняя Ангара они попадались с конца июля (Лямкин и др., 1983), в тайге Сосьвинского Приобья – несколько позже (в начале августа), причем особенно резкое увеличение их количества в отловах произошло в третьей декаде этого месяца. В южных же частях ареала (Татарстан, Оренбургская область, предгорья Алтая) прибылые зверьки начинают встречаться почти на месяц раньше, с первых чисел июля (Попов, 1960; Кулик и др., 1968; Цветкова, 1978).

Большой интерес представляет анализ возрастного состава взрослой части популяции (см. табл. 6). Благодаря применению специальной методики определения возраста мышовок (по слоистым структурам кости нижней челюсти) удалось установить, что основу группы зимовавших зверьков составляют особи, родившиеся в прошлом году (80 %), далее следуют мышовки, пережившие две зимы (16 %), и совсем редки особи трех лет и старше (4 %). В августе – сентябре, перед уходом на зимовку, популяция имеет следующую структуру: прибылые составляют около 80 %, годовики – 16.4, двухлетки – 2.7, трехлетние и более старые – 0.9 %.

Таким образом, численность каждой следующей возрастной группы сокращается по сравнению с предыдущей в 5–6 раз, или в среднем на 80 %. Эти 80 % и составляют величину годовой смертности населения мышовок, причем, судя по тому, что количественное соотношение между соседними возрастными группами довольно стойко сохраняется, темп смертности у них приблизительно одинаков.

Таблица 6. Возрастная структура популяции лесной мышовки (по исследованию черепов)

Возрастные группы	По слоистым структурам		По стертости зубов	
	<i>n</i>	%	<i>n</i>	%
Сеголетки	49	32.9	76	45.5
Годовики	80	53.0	66	39.5
Двухлетки	16	10.7	24	14.4
Трехлетки	3	2.0	1	0.6
Четыре года и старше	1	0.7	0	0
Всего	149	100	167	100

Итак, весной популяция лесных мышовок на таежном Северо-Западе России состоит из перезимовавших зверьков, из которых 81.8 % – родившиеся в прошлом году, 13.6 % – пережившие две зимы и 4.5 % – особи 3 лет и старше. За лето доля перезимовавших зверьков сокращается, и популяция на 80 % состоит из молодых зверьков. Это близко к данным по бассейну средней Вычегды (Куприянова, 1994), где в августе население мышовок на 17.5 % состоит из перезимовавших особей и на 82.5 % – из прибылых. К концу августа мышовки значительно реже начинают ловиться здесь в канавки и в сентябре залегают в спячку.

Соотношение же полов как среди зимовавших, так и у сеголеток в августе сильно сдвинуто в пользу самцов. Так, в бассейне средней Вычегды среди отловленных зверьков (*n* = 274) самки сеголетки составляли 34.7 %, самцы – 47.8 %, перезимовавшие – 5.1 и 12.4 % соответственно. Стойкое преобладание самцов характерно для лесной мышовки и в других частях ареала (Снигиревская, 1954; Попов, 1960; Kubik, 1952). По нашему мнению, о чем мы неоднократно высказывались ранее (Ивантер, 1975; Ивантер, Кухарева, 2008), это, скорее всего, связано с более частым рождением особей мужского пола.

Динамика численности

В среднем для всех охваченных учетами районов Южной Карелии показатели численности лесной мышовки в расчете на 10 канавко-суток изменялись за годы исследований (1959–2014 гг.) в 15–25 раз (рис. 6): от 0–0.1 (1964, 1966, 1974–1976, 1979, 1982, 2004 гг.) до 1.7–2.4 (1970, 1974, 1980, 1986, 1996, 1998, 2000–2002 гг.). За смежные годы наблюдались более умеренные 4–9-кратные изменения. Таким образом, в южной части Карелии, расположенной у северной границы области распространения вида, численность лесной мышовки отли-

чалась крайней нестабильностью и гораздо большей изменчивостью, чем в большинстве других мест ареала, например в Предгорьях Урала, Средней Сибири, Кировской и Ивановской областях (Дарголец, 1964; Кулик и др., 1968; Хелевина, Окулова, 1988), где амплитуда колебаний не превышала 3–12 раз. В то же время в Татарстане, который, как и Карелия, представляет окраину ареала вида (в данном случае южную), В. А. Попов (1960) на протяжении 11 лет наблюдал 10–12-кратные изменения его численности (от 0.2 до 2.1 экз. на 10 канавко-суток). Это соответствует известному представлению о том, что численность вида наиболее высока и устойчива в зону оптимума, а при продвижении к периферии ареала становится более изменчивой: амплитуда колебаний ее резко возрастает (Фалькенштейн, 1939; Наумов, 1945; Новиков, 1956; Ходашева, 1966 и др.).

Четкой цикличности (в смысле правильных осцилляций) в колебаниях численности лесной мышовки Карелии не обнаружено. За 50 лет стационарных наблюдений подъемы численности (до 0.8–2.5 особи на 10 канавко-суток) происходили 11 раз: в 1962, 1970, 1974, 1977, 1980, 1986, 1988, 1992, 1996, 1998 и 2000–2001 гг., т. е. через 1–7 лет (рис. 6).

Вместе с тем, если рассматривать приведенные выше данные отлова мышовки в 1951 г. как свидетельство резкого подъема ее численности, то можно, по-видимому, говорить о 10–11-летней периодичности в изменениях численности. Однако этот вывод нуждается в дальнейшем подтверждении.

Строгой периодичности в многолетних изменениях численности мышовки на северном пределе ареала не смог выявить и предпринятый нами автокорреляционный анализ (табл. 7). Рассчитанные по данным отловов ловушками и канавками коэффициенты корреляции при всех лагах не превышали минимального порогового значения,

что подтверждало бы достоверность их отличия от 0. Но, с другой стороны, слабая регулярность колебаний все же имела место, о чем свидетельствуют коэффициенты корреляции, приближающиеся по величине к критическому уровню при обоих видах учетов. Так, для отловов канавками максимальное положительное значение этого показателя оказалось равным 0.28 при $L = 1$ (пороговое $z = 0.325$), что говорит о сходстве уровня численности в смежные годы, а вернее, об отсутствии резких ее перепадов в текущий и следующий за ним год. Возможно, это объясняется тем, что учеты канавками отражают не только численность, но и подвижность зверьков (Наумов, 1955), а она изменяется не так резко, как первая. При учетах давилками мы обычно фиксируем более резкие, чем при отлове канавками, колебания численности мышовок за смежные годы. Это, вероятно, связано с плохой отлавливаемостью их ловушками, отчего при подъеме численности популяции зверьки, хотя и редко, но все же попадают в них, тогда как при снижении совсем исчезают из отловов (рис. 6). При учетах ловушками близким к достоверно отличающемуся от нуля является значение коэффициента корреляции при L , равном 5 ($z = 0.31$, при пороговом значении 0.35) (табл. 7), что свидетельствует о тенденции к пятилетней периодичности динамики численности, которая, впрочем, не проявляется при учетах канавками.

Гармонический анализ позволяет более детально и содержательно охарактеризовать исследуемое явление (в данном случае – многолетнюю динамику численности лесной мышовки) путем разложения исходного ряда на компоненты с разными периодами (рис. 7). При этом и канавочные, и ловушечные учеты показывают одинаково неопределенную картину: амплитуда гармоник более или менее равномерно распределена по всем частотам (периодам), что указывает на отсутствие четкой ритмичности в изменениях численности изучаемого вида. Напомним, что при строгой периодичности (которая, кстати, встречается в природе крайне редко) на периодограмме должны наблюдаться один или два высоких пика при значении амплитуд остальных гармоник, близких к 0.

При отловах канавками максимальный и значимый пик оказался равным периоду 5.4 года, что говорит об изменениях численности лесной мышовки с интервалом 5–6 лет: подъемы зафиксированы в 1974, 1980, 1985 (1986) гг., а также в 1996 и 2001 гг. (рис. 7).

Этот вывод подтверждают наблюдения Назаровой и Мовчаренко (1980), согласно которым в Волжско-Камском крае изменения численности лесной мышовки происходят с периодичностью в 5–7 лет. Спектральный анализ позволил также выявить наличие в динамике численности этого вида в Карелии слабую периодичность в 12–13 лет (дисперсия гармоник с периодом 12.7 года оказалась близкой к значимой), проявившуюся в подъемах численности мышовки в 1975 (1974), 1988 и 2001 гг. (см. рис. 7). Заключение о наблюдающейся в отловах ловушками (но не регистрируемой канавочными учетами) цикличности с периодом в 2.5 года (т. е. в 2–3 года) основывается на том, что численность в 1972, 1974, 1977, 1979, 1987, 1989, 1992 и 1994 гг. попеременно принимала значения, близкие или равные 0.04 и 0 экз. на 100 ловушко-суток (см. рис. 7). Других регулярных компонент в динамике численности вида не обнаруживается.

Сравнение хода многолетних изменений численности у разных видов мелких млекопитающих Карелии показывает, что у мышовок эти изменения происходят синхронно с таковыми у землероек, а не у полевок, численность которых колеблется, очевидно, под влиянием других факторов. Аналогия в характере многолетней динамики позволяет предположить общую причину. Как уже было показано (Формозов, 1948; Ивантер, 1975; Ивантер, Макаров, 2001), численность землероек определяют в основном условия перезимовки – глубина промерзания почвы зимой, зависящая от высоты снежного покрова и температуры воздуха. По-видимому, те же факторы действуют и на популяцию лесных мышовок. В годы, когда почва лучше защищена снегом и слабо промерзает, численность зверьков выше, чем после зим с низким снежным покровом. Например, наиболее высокая численность мышовок наблюдалась в Карелии в 1962, 1969, 1970, 1972, 1974, 1986, 1996 и 2000–2001 гг., когда средняя минимальная температура почвы в предшествующие зимы не опускалась ниже -4°C и составляла в среднем -2°C . Депрессия же численности отмечена в годы (1963–1966, 1979 и 2004 гг.) со средней минимальной температурой почвы от -5 до -6°C . Таким образом, в Карелии, как и в Костромской области и Татарстане (Формозов, 1948; Попов, 1960), численность мышовок зависит от глубины промерзания почвы и смертности зверьков во время зимней спячки. Вторым важным фактором В. А. Попов (1960)

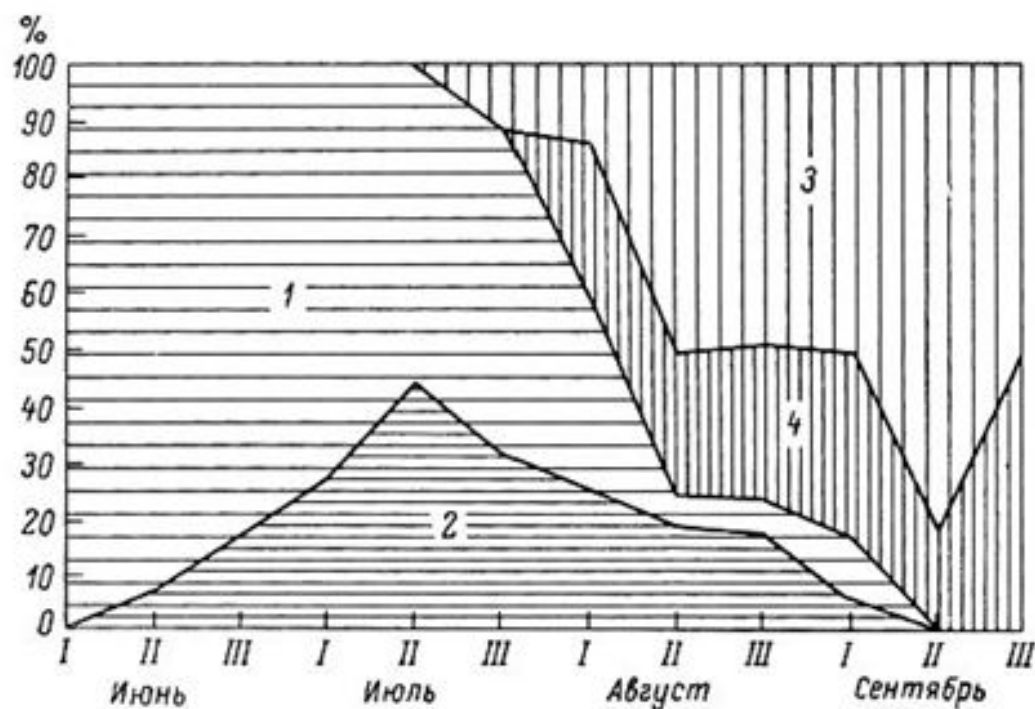


Рис. 6. Изменения численности лесной мышовки по данным учетов в Приладожье: 1 – ловушко-линии, экз. на 100 ловушко-суток; 2 – ловчие канавки, экз. на 10 канавко-суток

Fig. 6. Changes in the abundance of the birch mouse according to the counts in the Ladoga area: 1 – trap lines, specimens for 100 trap-days; 2 – trapping grooves, specimens for 10 groove days

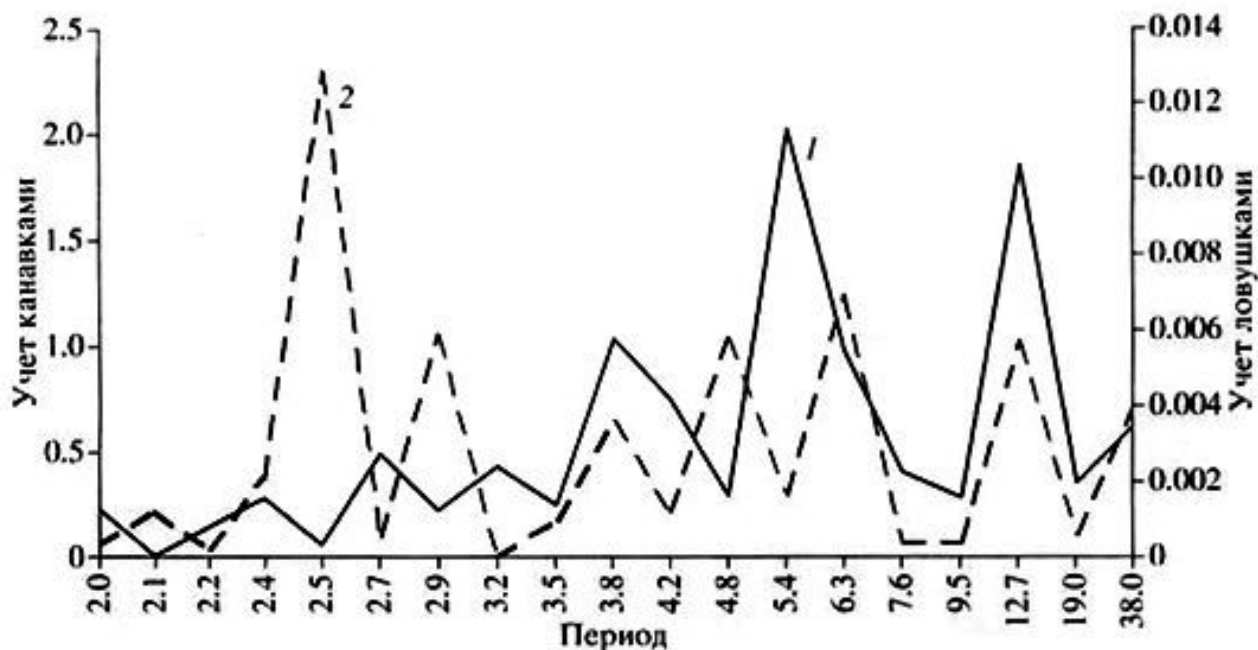


Рис. 7. Периодограмма многолетней динамики численности лесной мышовки: 1 – по данным отловов канавками, 2 – ловушками

Fig. 7. Periodogram of long-term dynamics of the birch mouse population: 1 – according to the data of catches by grooves, 2 – by traps

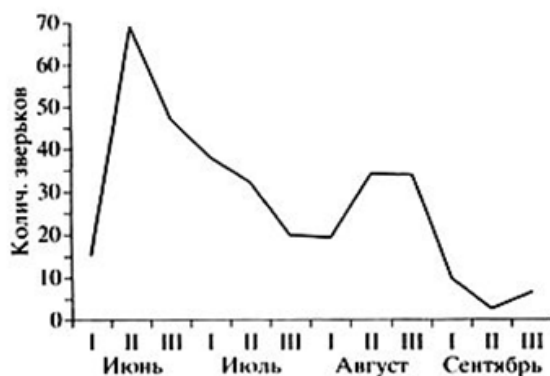


Рис. 8. Динамика отлова лесных мышовок по декадам (сводные данные); по оси абсцисс – десятилетия, по оси ординат – количество животных
Fig. 8. Dynamics of catching birch mice by decades (summary data); on the abscissa – decades, on the ordinate – the number of animals

Таблица 7. Значения коэффициентов автокорреляционной функции многолетней динамики численности лесной мышовки

Лag	Учеты		Пороговые значения α
	ловушками	канавками	
1	-0.032	0.280	0.325
2	-0.027	-0.170	0.325
3	0.042	-0.161	0.325
4	-0.174	-0.009	0.325
5	0.314	0.020	0.349
6	-0.091	0.020	0.349
7	-0.067	-0.097	0.349
8	-0.023	-0.080	0.361
9	-0.213	-0.119	0.361
10	0.111	-0.087	0.367
11	-0.191	0.017	0.374
12	0.136	-0.027	0.381

считает метеорологические условия первой половины вегетационного периода. В Карелии связь между численностью мышовок и средней температурой воздуха в мае – июне также прослеживается, но она менее отчетлива, чем зависимость от условий зимовки.

О сезонных изменениях численности лесной мышовки в Карелии можно судить по динамике отлова этих зверьков в канавки и ловушки (рис. 8). Кривая отлова, отображающая вместе с численностью активность (подвижность) животных, имеет два довольно отчетливых пика. Первый приходится на вторую половину июня – начало июля, а второй – на вторую – третью декады августа. Июньский подъем связан, очевидно, с гоном (взрослые самцы составляют 90 % от пойманных в это время зверьков), а августовский – с массовым расселением приби-

лых мышовок (84–100 % в уловах). Такой же двухвершинный характер имеют кривые отлова в других частях ареала вида, например в предгорьях Алтая, в Кировской области и в Татарстане, но там пики смещены на более ранние сроки – третью декаду мая и вторую половину июля (Попов, 1960; Кулик и др., 1968). Это свидетельствует о более позднем начале размножения мышовок в Карелии: разница составляет в среднем около месяца. При этом в годы с ранней весной первый пик активности наблюдается на две – три недели раньше, чем в годы с холодными, поздними и затяжными веснами.

Данные о численности мышовок и ее сезонных и годовых изменениях в других частях ареала чрезвычайно ограничены, а часто и неточны, поскольку эти зверьки редко попадают в давилки, а канавки приме-

няются не всегда. Во многих работах отмечаются лишь единичные встречи вида при достаточно широком его распространении. Единственное исключение представляет разве что средняя тайга европейского Северо-Востока России (юг Архангельской области, леса Республики Коми и др.), где благодаря обстоятельным работам И. Ф. Куприяновой (Куприянова, 1978, 1994; Куприянова, Наседкина, 1983; Куприянова, Наумов, 1986; Куприянова и др., 1988) этот пробел успешно восполнен.

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 населенных 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 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 (в оптимуме) видового ареала население вида благодаря функционированию внутривидовых компенсаторных механизмов отличается не только относительно высоким уровнем численности, но и большей устойчивостью, тогда как у северных границ ареала 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 распространения 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.

В общем же участие в размножении и половое созревание лесных мышовок в Восточной Фенноскандии определяются состоянием популяции в предшествующие годы и в данный период времени, совокупным действием погодных условий и биологической спецификой сезонных генераций. В разные фазы репродуктивного цикла действие каждой группы факторов неоднозначно. Условия существования лесной мышовки в изученном регионе далеки от оптимальных, о чем свидетельствует относительно низкий уровень ее численности и высокая смертность зверьков как в осенне-зимний (спячка), так и в летний период. В экологическом центре (оптимуме) ареала, где емкость угодий достаточно высока, в отдельные годы у этого вида также наблюдаются спады численности, но там они бывают редко, тогда как в Карелии, в условиях северной периферии ареала, это достаточно частое явление.

В начале сезона размножения численность перезимовавших зверьков и их осенне-зимняя выживаемость определяются в основном погодными условиями. Даже в годы, когда поголовье мышовок заметно возрастает к осени, зиму переживает только его треть. Кроме того, не только при низком, но и при достаточно высоком репродуктивном потенциале во все летние месяцы численность видового населения из-за высокой летней смертности прибылых зверьков не может достичь высокого уровня. В других популяциях этого вида регулирование численности осуществляется в большей мере через изменение доли участвующих в размножении более молодых животных.

Во второй половине сезона размножения (после сезонного пика) стратегия популяции заключается в снижении скорости полового созревания годовалых мышовок и формировании группы зверьков, уходящих в зиму и служащих основой нового периода репродуктивного цикла. Вместе с тем на северной периферии ареала особое значение

в этот период приобретает ландшафтная гетерогенность территории, выполняющая роль главного стабилизирующего фактора, поддерживающего оптимальный уровень и темпы воспроизводства популяции.

Что же касается численности лесных мышовок, обитающих вблизи северных границ ареала, то она находится здесь под контролем большого числа факторов, среди которых наиболее существенны демографический состав популяции в предшествующий и настоящий моменты времени, состояние

популяций совместно обитающих видов, а также погодные условия зимнего периода. Иерархия их вкладов в изменения численности и экологической структуры популяции в основном определяется качеством местобитаний, положением популяции в ареале вида и зимними, а также весенними и раннелетними условиями погоды. При этом наиболее велика зависимость численности мышовок Карелии от глубины промерзания почвы зимой и смертности зверьков во время зимней спячки.

Библиография

- Айрапетьянц А. Э. К биологии лесной мышовки в Ленинградской области // Вопросы экологии и биоценологии. Л.: ЛГУ, 1969. Вып. 9. С. 115–124.
- Большаков В. Н., Кубанцев Б. С. Половая структура популяций млекопитающих и ее динамика. М.: Наука, 1984. 232 с.
- Буйдалина Ф. Р. К экологии лесной мышовки // Зоологический журнал. 1987. Т. 87. Вып. 4. С. 476–493.
- 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.
- Ивантер Э. В. К экологии лесной мышовки (*Sicista betulina* Pall.) // Aquiloo. Ser. Zool. 1972. Vol. 13. P. 103–108.
- Ивантер Э. В. Популяционная экология мелких млекопитающих таежного Северо-Запада СССР. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1975. 246 с.
- Ивантер Э. В., Кухарева А. В. К экологии лесной мышовки (*Sicista beyulina*) на северном пределе ареала // Зоологический журнал. 2008. Т. 87. № 4. С. 476–493.
- Ивантер Э. В., Макаров А. М. Территориальная экология землероек-бурозубок (*Insectivora*, *Sorex*). Петрозаводск: ПетрГУ, 2001. 272 с.
- Ивантер Э. В. К популяционной экологии лесной мышовки (*Sicista betulina* Pall.) на северном пределе ареала. Сообщение I. Численность, биотопическое размещение, суточная активность, питание // Принципы экологии. 2021. № 1. С. 18–29. DOI: [10.15393/j1.art.2021.11642](https://doi.org/10.15393/j1.art.2021.11642)
- Кубанцев Б. С. О половом составе популяций млекопитающих // Журнал общей биологии. 1972. Т. 33. Вып. 2. С. 109–114.
- 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. Биология и межвидовые отношения мелких лесных млекопитающих средней тайги Европейского Севера СССР: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1978. 16 с.
- Куприянова И. Ф. Биотопические группировки мелких млекопитающих и динамика их численных взаимоотношений на юге Архангельской области // Фауна и экология позвоночных животных. М.: Наука, 1978. С. 114–130.
- Куприянова И. Ф. Мышевидные грызуны // Фауна европейского Северо-Востока России. Млекопитающие. СПб.: Наука, 1994. Т. 2. Ч. 1. С. 68–99.
- Куприянова И. Ф., Недосекина И. Б., Большаков Н. М. Влияние вырубок на население полевков рода *Clethrionomys* в различных регионах Средней тайги Европейского севера // Грызуны: Тез. докл. VII Всесоюз. совещ. Л.: Наука, 1988. Т. III. С. 27–28.
- Куприянова И. Ф., Наумов С. П. Особенности структуры населения мелких млекопитающих Европейской тайги // Зоологический журнал. 1986. Т. 63. Вып. 11. С. 1682–1692.
- Лямкин В. Ф., Малышев Ю. С., Пузанов В. М. К экологии лесной мышовки на северо-восточной оконечности ареала // Грызуны: Материалы VI Всесоюз. совещ. Л.: Наука, 1983. С. 328–329.
- Назарова И. В., Мовчаренко В. В. Лесная мышовка в Волжско-Камском заповеднике // Грызуны: Материалы V Всесоюз. совещ. М.: Наука, 1980. С. 242–244.
- Наумов Н. П. Географическая изменчивость динамики численности животных и эволюция // Журнал общей биологии. 1945. Т. 6. Вып. 1. С. 112–127.
- Новиков Г. А. Еловые леса как среда обитания и роль в их жизни млекопитающих и птиц // Роль животных в жизни леса. М., 1956. 289 с.
- Плешак Т. В., Козловский И. С. К экологии лесной мышовки // Биология и промысел охотничьих животных. Пермь, 1983. С. 57–61.

- 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.
- Реймерс Н. Ф., Воронов Г. А. Насекомоядные и грызуны Верхней Лены . Иркутск, 1963. 180 с.
- Снигиревская Е. М. Экология и хозяйственное значение мышевидных грызунов в широколиственных лесах Жигулевской возвышенности : Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1954. 24 с.
- Фалькенштейн Б. Ю. Некоторые эколого-географические закономерности динамики численности мышевидных грызунов // Защита растений. 1939. Т. 18. С. 121–134.
- Фокин И. М. Тушканчики. Жизнь наших птиц и зверей . Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1978. Вып. 2. 184 с.
- Формозов А. Н. Мелкие грызуны и насекомоядные Шарьинского района Костромской области в период 1930–1940 гг. // Материалы по грызунам. М.: Изд-во МОИП, 1948. Вып. 3. С. 3–110.
- Хелевина С. А., Окулова Н. М. К экологии лесной мышовки (*Sicista betulina*) // Экология популяций: структура и динамика: Материалы всерос. совещ. М., 1988. С. 667–677.
- Ходашева К. С. О географических особенностях структуры населения позвоночных животных // Зональные особенности населения позвоночных животных. М., 1966. 237 с.
- Цветкова А. А. Особенности размножения лесной и степной мышовок на Южном Урале // Экология. 1978. № 3. С. 90–92.
- Шенброт Г. И., Соколов В. Е., Гептнер В. Г., Ковальская Ю. М. Млекопитающие России и сопредельных регионов. Тушканчикиобразные . М.: Наука, 1995. 576 с.
- Штильмарк Ф. Р. Основные черты экологии мышевидных грызунов в кедровых лесах Западного Саяна // Фауна кедровых лесов Сибири и ее использование. М.: Наука, 1965. 359 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.
- Godfrey G. K. Observation on the nature of the decline in numbers of two *Microtus* populations // J. Mammal. 1955. Vol. 36. № 2. P. 341–365.
- Kubik I. Badania nad morfologia i biologia smuzki (*Sicista betulina* Pall.) z Bialoweiskiego Parku Narodowego // Ann. Univ. M. Curie-Skłod., Lublin, 1952. Vol. 11. № 1. S. 47–61.

Благодарности

Работа проводилась в плане выполнения Государственного задания Федерального исследовательского центра «Карельский научный центр РАН».

TO THE POPULATION ECOLOGY OF THE BIRCH MOUSE (*SICISTA BETULINA* PALL.) AT THE NORTHERN LIMIT OF THE RANGE. COMMUNICATION II. REPRODUCTION, ECOLOGICAL STRUCTURE OF THE POPULATION, POPULATION DYNAMICS

IVANTER
Ernest Victorovich

DSc, Karelian Research Centre Russian Academy of Sciences,
ivanter@petrsu.ru

Keywords:

reproduction
timing and intensity of
reproduction
spermatogenesis and
ovogenesis
fertility
mortality and survival
population dynamics
cyclicality
population factors

Summary: The results of a long-term (1959–2017) study of reproduction, age-sex structure and dynamics of the birch mouse population in Eastern Fennoscandia are summed up. It was established that under these conditions, birch mice mature and begin to reproduce at the age of about one year, after the first wintering. The study of the estrous cycle of females showed that on the northern periphery of the range, the birch mouse is a monocyclic species that only once per summer comes to the state of estrus, and the estrus of females coincides with the active spermatogenesis of males in time. Under the conditions of our region, adult mice breed from the beginning of June to August, bringing only one brood of 5.1 ± 0.2 cubs, with fluctuations from 3 to 11, during this period, on average for 53 females. The age composition of the population varies from season to season. Until the end of July, almost exclusively adult overwintered individuals are caught in traps and grooves, and starting from the first ten days of August, an increasing share of the catches is occupied by arrived animals. Due to the determination of the age of mice from the layered structures of the lower jaw, it was possible to determine that the basis of the group of overwintered animals is formed by individuals born in the previous year (80 %), followed by mice that survived two winters (16 %), and individuals three years and older are very rare (4 %). Thus, the number of each next age group decreases in comparison with the previous one by 5–6 times, or on average by 80 %, which is the average annual mortality of this species.

Received on:

Published on: 01 October 2021

References

- Ayrapet'yanc A. E. On the biology of the wood mouse in the Leningrad region, Voprosy ekologii i biocenologii. L.: LGU, 1969. Vyp. 9. P. 115–124.
- Bol'shakov V. N. Kubancev B. S. Sex structure of mammalian populations and its dynamics. M.: Nauka, 1984. 232 p.
- Buydalina F. R. To the ecology of the forest mouse, Zoologicheskii zhurnal. 1987. T. 87. Vyp. 4. P. 476–493.
- Cvetkova A. A. Reproduction features of forest and steppe birch mice in the Southern Urals, Ekologiya. 1978. No. 3. P. 90–92.
- Dargol'c V. G. Peculiarities of the dynamics of the wood mouse population in the subzone of the southern taiga, Sovremennyye problemy izucheniya dinamiki chislennosti populyatsiy zhivotnykh. M.: Nauka, 1964. P. 76–84.
- Fal'kenshteyn B. Yu. Some ecological-geographical patterns of the dynamics of the number of mouse-like rodents, Zashchita rasteniy. 1939. T. 18. P. 121–134.
- Fokin I. M. Tushkans. The life of our birds and animals. L.: Izd-vo Leningr. un-ta, 1978. Vyp. 2. 184 p.
- Formozov A. N. Small rodents and insectivores of the Sharya district of the Kostroma region in the period 1930–1940, Materialy po gryzunam. M.: Izd-vo MOIP, 1948. Vyp. 3. P. 3–110.
- Godfrey G. K. Observation on the nature of the decline in numbers of two *Microtus* populations, J. Mammal. 1955. Vol. 36. No. 2. P. 341–365.
- Helevina S. A. Okulova N. M. To the ecology of the wood mouse (*Sicista betulina*), Ekologiya populyatsiy:

- struktura i dinamika: Materialy vserop. sovesch. M., 1988. P. 667–677.
- Hodasheva K. S. On the geographical features of the structure of the population of vertebrate animals, Zonal'nye osobennosti naseleniya pozvonochnykh zhivotnykh. M., 1966. 237 p.
- Ivanter E. V. Kuhareva A. V. On the ecology of the wood mouse (*Sicista betulina*) at the northern limit of the range, Zoologicheskii zhurnal. 2008. T. 87. No. 4. P. 476–493.
- Ivanter E. V. Makarov A. M. Territorial ecology of shrews-shrews (Insectivora, Sorex). Petrozavodsk: PetrGU, 2001. 272 p.
- Ivanter E. V. Soobschenie I. On the population ecology of the wood mouse (*Sicista betulina* Pall.) at the northern limit of the range. Communication I. Abundance, biotopic distribution, daily activity, nutrition, Principy ekologii. 2021. No. 1. P. 18–29. DOI: [10.15393/j1.art.2021.11642](https://doi.org/10.15393/j1.art.2021.11642)
- Ivanter E. V. Population ecology of small mammals in the taiga North-West of the USSR. L.: Nauka. Leningr. otd-nie, 1975. 246 p.
- Ivanter E. V. To the ecology of the wood mouse (*Sicista betulina* Pall.), Aquiloo. Ser. Zool. 1972. Vol. 13. P. 103–108.
- Kubancev B. S. On the sex composition of mammalian populations, Zhurnal obschey biologii. 1972. T. 33. Vyp. 2. P. 109–114.
- Kubik I. Badania nad morfologia i biologija smuzki (*Sicista betulina* Pall.) z Bialoweiskiego Parku Narodowego, Ann. Univ. M. Curie-Skłod., 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 wood mouse (*Sicista betulina* Pallas), Cbornik trudov Zoologicheskogo muzeya MGU. 1968. T. 10. P. 146–159.
- Kupriyanova I. F. Nedosekina I. B. Bol'shakov N. M. The influence of felling on the population of Clethrionomys voles in different regions of the Central taiga of the European North, Gryzuny: Tez. dokl. VII Vsesoyuzn. sovesch. L.: Nauka, 1988. T. III. P. 27–28.
- Kupriyanova I. F. Naumov S. P. Features of the structure of the population of small mammals in the European taiga, Zoologicheskii zhurnal. 1986. T. 63. Vyp. 11. P. 1682–1692.
- Kupriyanova I. F. Biology and interspecific relations of small forest mammals in the middle taiga of the European North of the USSR: Avtoref. dip. ... kand. biol. nauk. M., 1978. 16 p.
- Kupriyanova I. F. Biotopic groups of small mammals and dynamics of their numerical relationships in the south of the Arkhangelsk region, Fauna i ekologiya pozvonochnykh zhivotnykh. M.: Nauka, 1978. P. 114–130.
- Kupriyanova I. F. Mouse-like rodents, Fauna evropeyskogo Severo-Vostoka Rossii. Mlekopitayushchie. SPb.: Nauka, 1994. T. 2. Ch. 1. P. 68–99.
- Lyamkin V. F. Malyshev Yu. S. Puzanov V. M. To the ecology of the wood mouse at the northeastern end of the range, Gryzuny: Materialy VI Vsesoyuzn. sovesch. L.: Nauka, 1983. P. 328–329.
- Naumov N. P. Geographical variability of animal population dynamics and evolution, Zhurnal obschey biologii. 1945. T. 6. Vyp 1. P. 112–127.
- Nazarova I. V. Movcharenko V. V. Forest mouse in the Volga-Kama nature reserve, Gryzuny: Materialy V Vsesoyuzn. sovesch. M.: Nauka, 1980. P. 242–244.
- Novikov G. A. Spruce forests as a habitat and the role of mammals and birds in their life, Rol' zhivotnykh v zhizni lesa. M., 1956. 289 p.
- Pleshak T. V. Kozlovskiy I. S. To the ecology of the forest mouse, Biologiya i promysel ohotnich'ih zhivotnykh. Perm', 1983. P. 57–61.
- Popov V. A. Mammals of the Volga-Kama region. Kazan', 1960. 466 p.
- Reymers N. F. Voronov G. A. Insectivores and rodents of the Upper Lena. Irkutsk, 1963. 180 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.
- Shtil'mark F. R. The main features of the ecology of mouse-like rodents in the cedar forests of the Western Sayan, Fauna kedrovyykh lesov Sibiri i ee ispol'zovanie. M.: Nauka, 1965. 359 p.
- Snigirevskaya E. M. Ecology and economic importance of murine rodents in deciduous forests of the Zhiguli Upland: Avtoref. dip. ... kand. biol. nauk. L., 1954. 24 p.
- Yurlov K. T. Yudin B. S. Potapkina A. F. On the characterization of the fauna of small mammals of the northern steppe of the Barabinka lowland, Zhivotnyy mir Barby. Novosibirsk: Nauka, 1965. P. 184–207.



УДК 574.2

АНАЛИЗ ПРОСТРАНСТВЕННОЙ ВНУТРИ- ПОПУЛЯЦИОННОЙ ОРГАНИЗАЦИИ МЕЛ- КИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ С ИСПОЛЬЗОВА- НИЕМ ГРАДИЕНТНОГО ПОДХОДА И МНО- ГОМЕРНОГО ШКАЛИРОВАНИЯ

ИСТОМИН
Анатолий Владимирович

*доктор биологических наук, Псковский государственный уни-
верситет; Центрально-Лесной государственный природный
биосферный заповедник, C.gl@mail.ru*

МИХАЛАП
Сергей Геннадьевич

*Псковский государственный университет; Псковский филиал
ФГБНУ ВНИРО, sgmikhalap@gmail.com*

Ключевые слова:

пространственная
внутривидовая
организация
многомерное шкалирование
поливариантность
онтогенеза
функциональные
физиологические группы
особей
возрастной кросс
мелкие млекопитающие
рыжая полевка

Аннотация: На примере рыжей полевки (*Myodes glareolus*, Schreber) из коренных экосистем Центрально-Лесного биосферного заповедника (Тверская область, Россия) демонстрируются возможности метода многомерного шкалирования для изучения пространственной внутривидовой организации мелких млекопитающих. Исследования выполнены во второй половине сезона размножения, когда популяция вида, как правило, характеризуется высокой суммарной численностью и достаточно сложной демографической структурой. На основании функционально-онтогенетического подхода выделяли три внутривидовые группы особей: половозрелые сеголетки (созревшие и размножающиеся в год рождения особи, для которых характерен однофазный рост – первый тип онтогенеза); неполовозрелые сеголетки (несозревающие и не размножающиеся в год рождения особи с двухфазным ростом – второй тип онтогенеза, первая фаза); перезимовавшие животные (второй тип онтогенеза, вторая фаза). Показано, что во второй половине репродуктивного периода у рыжей полевки формируется специфическая пространственная внутривидовая структура, которая обусловлена в первую очередь особенностями отношений между зверьками различных функционально-онтогенетических групп. Исследованные группы особей рыжей полевки приурочены к разным областям экологического пространства. Для одних групп особей отмечена достаточно выраженная пространственная дифференциация, для других – существенная степень перекрытия. Обнаруженные особенности пространственных внутривидовых отношений рыжей полевки могут являться одним из механизмов обеспечения возрастного кросса, который играет существенную роль в популяционной динамике, в первую очередь для поддержания и увеличения гетерогенности популяции.

© Петрозаводский государственный университет

Рецензент: А. М. Макаров

Рецензент: К. З. Омаров

Получена: 04 июня 2021 года

Подписана к печати: 10 октября 2021 года

Введение

Пространственная структура популяций является результатом взаимодействия многих факторов и механизмов, в том числе гетерогенности местообитаний, репродуктивного поведения, особенностей дисперсии, внутри- и межвидовой конкуренции и др. (Krebs, 1996; Whitehead, 1997; Stenseth et al., 1998; Kleewein, 1999; Madan, Dobson, 2001; Morrison et al., 2006; Szybiak et al., 2009; Крамаренко и др., 2014; Попов, 2015; Guthery, Strickland, 2015 и др.).

Исследования внутривидовой организации пространства у мелких млекопитающих традиционно связаны с индивидуальным мечением, отслеживанием перемещений отдельно взятых особей, определением границ индивидуальных участков и степени их перекрытия (Жигарев, 2005; Громов, 2008; Олейниченко, 2008; Жигарев и др., 2017 и др.). Этот подход при всех своих неоспоримых преимуществах имеет и существенные ограничения. Высокая трудоемкость работ по организации животоотлова и мечения затрудняет получение массового материала для относительно больших территорий. Накладывает свой отпечаток «индивидуализация» результатов, связанная с поведенческими особенностями конкретных особей в условиях модельного участка.

В то же время изучение пространственного распределения видов довольно давно и успешно решается при помощи процедур моделирования, которые позволяют предсказывать присутствие или отсутствие вида в зависимости от влияющих на него характеристик (предикторов) среды (Guisan, Zimmermann, 2000). При этом исследователи оперируют анонимными подмножествами животных разных видов, формирующих ассоциации в сообществах (Пузаченко, Кузнецов, 1998; Абрамов, Виноградов, 2012). Как отмечал Ю. Г. Пузаченко (2004), аналогичные методы вполне могут быть применимы и для исследования внутривидовой пространственной структуры видов.

В нашей работе на примере рыжей полевки (*Myodes glareolus*, Schreber) из коренных экосистем южной тайги центра Русской равнины демонстрируются возможности данного подхода и рассматриваются особенности пространственных отношений между внутривидовыми группами особей во второй половине репродуктивного сезона. В этот период популяция вида, как правило, характеризуется высокой суммарной

численностью и достаточно сложной демографической структурой.

Материалы

Сбор материала проводился в Центральном-Лесном государственном природном биосферном заповеднике (Тверская область, Россия). Территория заповедника представляет собой моренную равнину Валдайского оледенения с высотами 230–310 м над уровнем моря. Регион относится к подзоне южной тайги. Почвенный покров характеризуется большой сложностью и дифференцированностью (Регуляторная..., 2002). Растительный покров в основном представлен ельниками южно-таежного типа и образовавшимися на их месте вторичными лесами (Факторы..., 1983). На слабо расчлененных водоразделах распространены бореальные еловые леса. Хорошо дренированные склоны водоразделов заняты ельниками неморальными. На слабодренированных склонах распространены ельники неморально-бореальные.

В июле – августе 2010–2014 гг. особенности пространственного размещения мелких млекопитающих в континууме естественной среды лесных экосистем изучали с использованием протяженной «градиентной» ловушко-линии (Истомин, Михалап, 2011, 2012), которая была привязана к трансекте, организованной сотрудниками лаборатории биогеоценологии ИПЭЭ им. А. Н. Северцова РАН для исследований ландшафтно-экологической неоднородности растительного покрова заповедника. Трансекта длиной 2280 м пересекала различные типы коренных экосистем южной тайги, в первую очередь ельники разного генезиса. Трансекта размечена 114 визированными точками в системе координат WGS 84 (UTM Zone 36 North). Расстояние между соседними точками составляет 20 метров. Точки имеют подробные геоботанические описания на площадях 20 × 20 и 5 × 5 м. Описания включают 275 переменных фитоценотической среды, микрорельефа и микроклимата.

В каждой точке с использованием ловушек Геро в течение 2–4 суток облавливалась круговая площадка с радиусом 5 м. При этом центральная ловушка устанавливалась в визированной точке, а четыре другие располагались крестообразно на расстоянии 5 м от нее. Всего было отработано 10488 ловушко-суток, отловлено 2096 экземпляров мелких млекопитающих, принадлежащих к 13 видам, из них 1520 – рыжие полевки.

Для рыжей полевки, как и для многих других видов мышевидных грызунов, характерна поливариантность онтогенеза, которая связана прежде всего со спецификой роста, развития и репродуктивного состояния сезонных генераций (Шварц, 1980; Оленев, 1988, 1991, 2002; Большаков и др., 1991; Оленев, Григоркина, 2005, 2011; Истомин, 2007, 2009 и др.). На основании функционально-онтогенетического подхода традиционно выделяют три внутривидовые группы особей: половозрелые сеголетки (созревшие и размножающиеся в год рождения особи, для которых характерен однофазный рост – первый тип онтогенеза);

неполовозрелые сеголетки (несозревающие и не размножающиеся в год рождения особи с двухфазным ростом – второй тип онтогенеза, первая фаза); перезимовавшие животные (второй тип онтогенеза, вторая фаза). Причем количество особей с различными типами онтогенеза непосредственно связано с уровнем формируемой численности и особенностями популяционных циклов.

В табл. 1 приведен объем материала, использованного для анализа паттернов пространственной внутривидовой организации указанных групп рыжей полевки в условиях лесных экосистем южной тайги.

Таблица 1. Объем материала по внутривидовым группам рыжей полевки

Годы	Всего особей	Число перезимовавших особей		Число половозрелых сеголетков		Число неполовозрелых сеголетков	
		самки	самцы	самки	самцы	самки	самцы
2010–2014	1520	75	46	107	84	503	705

Методы

Для характеристики пространственных отношений между внутривидовыми группами рассчитывали математические дистанции, используя метод многомерного непараметрического шкалирования (Nonparametric Multidimensional Scaling). Достоинство многомерного шкалирования заключается в возможности дифференцировать различные типы размещения групп особей без предварительного знания особенностей их взаимной ассоциации и определять размерность и структуру пространства, описывающего дисперсии этих групп (Пузаченко, Кузнецов, 1998; Пузаченко, 2004; Arden et al., 2016).

Для выполнения процедуры многомерного шкалирования были использованы данные о количестве особей различных функционально-онтогенетических групп, отмеченных в каждой точке трансекты. На основании результатов суммарных отловов рассчитывали коэффициенты гамма-корреляции между местами регистрации особей различных групп рыжей полевки на площадках отлова. Преимущество гамма-корреляций по сравнению с другими корреляционными метриками заключается в том, что в своей основе они опираются на условные вероятности и учитывают совпадающие значения в выборках (Siegel, Castellan, 1988). Подобные совпадения значений неизбежны для суммарных выборок (Пузаченко, 2004).

Математические дистанции между группами оценивали по формуле:

$$D = 1 - \text{Gamma},$$

где D – дистанция, Gamma – значение коэффициента гамма-корреляции.

На основе полученных математических дистанций была выполнена оценка размерности пространства распределения внутривидовых групп на трансекте и вычислены коэффициенты чувствительности каждой группы к осям многомерного шкалирования. Размерность пространства определяли по функции стресса, которая является мерой различия расстояний между объектами в исходном и вновь созданном математическом пространствах. Задача процедуры заключается в подборе путем итераций таких координат точек в новом пространстве, чтобы величина функции стресса между вновь созданным и исходным (эмпирическим) пространствами была минимальной, а подобие матриц – максимальным. Значения стресса изменяются в диапазоне от 0 до 1, где 0 означает полное сходство, а 1 – абсолютное различие между расположением объектов в исходном и во вновь созданном пространстве. Если значение стресса не превышает критического порога в 0.10, то многомерное шкалирование считается успешным. Процедура получения осей многомерного шкалирования на основе матрицы гамма-корреляций подробно изложена Ю. Г. Пузаченко с соавторами (Пузаченко, Кузнецов, 1998; Пузаченко, 2004).

Анализ, обработку и визуализацию статистических данных осуществляли в программах Statistica 8.0 и R 4.0.5.

Результаты

Рыжая полевка на территории Центрально-Лесного заповедника доминирует во всех лесных экосистемах и формирует обширную континуальную популяцию. Особенности многолетней динамики численности вида подробно описаны в целом ряде публикаций (Истомин, 2007а, 2008, 2009, 2014 и др.). В 2010–2014 гг. летняя численность рыжей

полевки поддерживалась на достаточно высоком уровне (23.5–78.3 экземпляра на 100 ловушко-суток – в ельниках неморальных; 6.0–45.3 экземпляра на 100 ловушко-суток – в ельниках бореальных). Соотношение внутривидовых групп с учетом пола и функционального статуса особей в суммарных выборках рыжей полевки в исследованный период времени вполне типично для второй половины репродуктивного сезона в условиях хвойно-широколиственных лесов заповедника (рис. 1).

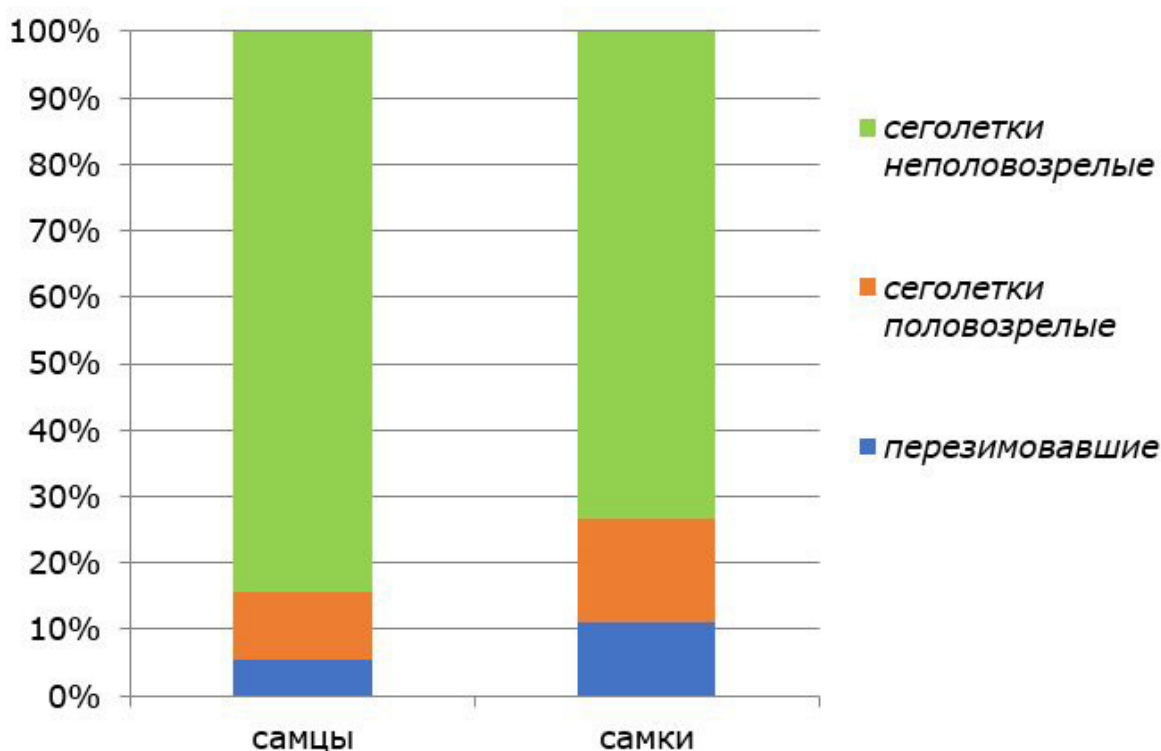


Рис. 1. Структура внутривидовых групп рыжей полевки во второй половине репродуктивного периода

Fig. 1. Structure of intra-population groups of bank voles in the second half of the reproductive period

Проведенное многомерное шкалирование показало, что пространственное размещение внутривидовых групп оптимальным образом воспроизводится двумя осями: на шестой итерации была получена финальная величина стресса, равная 0.028, что свидетельствует о достаточном качестве процедуры многомерного шкалирования. Величины коэффициентов чувствительности отдельных групп к полученным осям дают первичную информацию о структуре пространства (табл. 2.).

Для оценки вклада средовых (в рамках видового экологического пространства) и внутривидовых характеристик в описании каждой из полученных осей было проведено многофакторное регрессионное моделирование. Для этого в качестве независимых переменных использовали число особей каждой внутривидовой группы во всех точках трансекты, а значения отдельно взятых осей многомерного шкалирования – в качестве зависимых переменных (табл. 3.).

Таблица 2. Коэффициенты чувствительности к осям многомерного шкалирования различных внутрипопуляционных групп рыжей полевки

Внутрипопуляционные группы	Пол	Оси многомерного шкалирования	
		1 ось	2 ось
Перезимовавшие особи	самцы	-0.039	-0.986
	самки	-0.756	0.998
Половозрелые сеголетки	самцы	1.280	0.600
	самки	0.744	-0.318
Неполовозрелые сеголетки	самцы	-0.644	-0.214
	самки	-0.584	-0.080

Таблица 3. Результаты регрессионного анализа зависимости осей многомерного шкалирования от размещения различных внутрипопуляционных групп рыжей полевки (значения Beta-коэффициентов отражают вклад каждой независимой переменной в значение зависимой, R^2 – коэффициент детерминации)

Ось многомерного шкалирования 1			
Независимая переменная (число особей отдельно взятой половозрастной группы)	Beta ± ошибка	R²	Уровень значимости
Перезимовавшие самцы	0.002 ± 0.01	0.75	0.02
Перезимовавшие самки	-0.19 ± 0.01		< 0.001
Половозрелые сеголетки (самцы)	0.37 ± 0.01		< 0.001
Половозрелые сеголетки (самки)	0.22 ± 0.01		< 0.001
Неполовозрелые сеголетки (самцы)	-0.46 ± 0.01		< 0.001
Неполовозрелые сеголетки (самки)	-0.47 ± 0.01		< 0.001
Ось многомерного шкалирования 2			
Перезимовавшие самцы	-0.28 ± 0.01	0.88	< 0.001
Перезимовавшие самки	0.50 ± 0.01		< 0.001
Половозрелые сеголетки (самцы)	0.28 ± 0.01		< 0.001
Половозрелые сеголетки (самки)	-0.23 ± 0.01		< 0.001
Неполовозрелые сеголетки (самцы)	0.32 ± 0.01		< 0.001
Неполовозрелые сеголетки (самки)	0.18 ± 0.01		< 0.001

По итогам моделирования методом множественной регрессии было выявлено, что первая ось на 75 % определяется размещением групп животных и на 25 % – прочими переменными среды. В число предикторов, не связанных с особенностями размещения зверьков, в положительной области с наиболее значимым ($p < 0.01$) вкладом входят: доля широколиственных пород в первом древесном ярусе, развитость и бонитет второго яруса древостоя, размер (возраст) кустов лещины в подлеске, наличие валежа ели. Вторая ось определялась особенностями размещения животных на 88 % и лишь

на 12 % – другими характеристиками. Достоверные ($p < 0.01$) положительные значения β -коэффициентов регрессии получены для переменных, которые характеризуют травяно-кустарничковый ярус, в частности выраженность и высоту второго яруса травянистой растительности, а также наличие валежа широколиственных пород деревьев.

На рис. 2 в двух осях с учетом вероятностей регистрации особей изображены области пространства, занимаемые каждой внутрипопуляционной группой во второй половине лета.

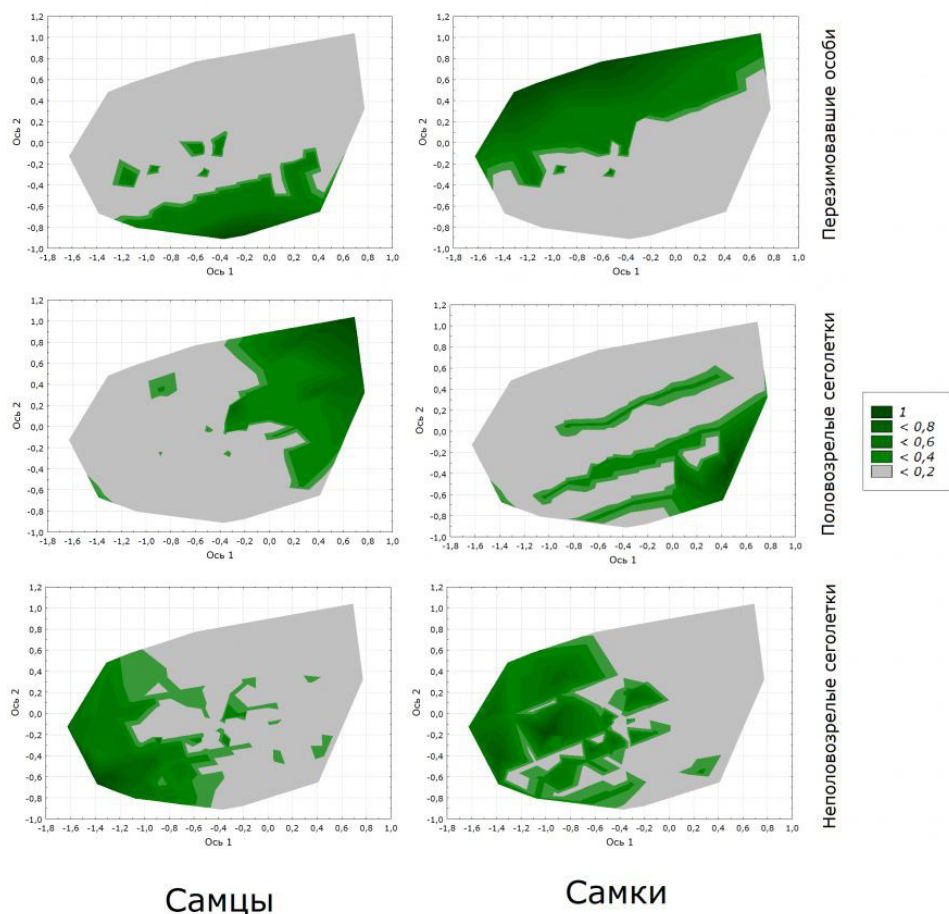


Рис. 2. Размещение исследованных внутривидовых групп в пространстве осей многомерного шкалирования

Fig. 2. Placement of the studied intra-population groups in the coordinate system of multidimensional scaling

Обсуждение

Полученные результаты показывают, что исследованные группы особей рыжей полевки во второй половине репродуктивного сезона приурочены к разным областям экологического пространства (см. табл. 2).

С комплексом условий первой оси положительно и существенно связаны половозрелые сеголетки, причем с наибольшей чувствительностью — самцы. Перезимовавшие самки и неполовозрелые сеголетки обоих полов связаны с первой осью отрицательно. Только перезимовавшие самцы в своем размещении не зависят от нее.

К условиям, определяемым второй осью многомерного шкалирования, более чувствительны перезимовавшие самцы и самки, причем их положение диаметрально противоположно: отрицательная связь отмечена для самцов и положительная — для самок. Для половозрелых сеголетков отмечена обратная зависимость: положительная и более существенная — для самцов, отрицательная — для самок. Неполовозрелые зверьки не-

значительно зависят от второй оси.

Выполненный регрессионный анализ зависимости значений осей многомерного шкалирования от размещения различных функционально-физиологических групп рыжей полевки показал, что вклад «внепопуляционных» факторов в границах видового экологического пространства составляет не более 25 % для первой оси и не более 12 % для второй оси (см. табл. 3).

Анализ вероятностей регистрации особей различных внутривидовых групп во второй половине репродуктивного периода демонстрирует, что области пространства перезимовавших самцов и самок практически полностью расходятся (см. рис. 2). Перекрывающимися для этих групп являются лишь небольшие участки пространства, характерного для вида. Подобная дифференциация дает основание предполагать, что на этой фазе репродукции вероятность спаривания зимовавших особей друг с другом невелика.

Области пространства, занимаемые сам-

цами и самками из числа половозрелых сеголетков, имеют гораздо больше пересечений друг с другом, чем у зимовавших особей. Это может свидетельствовать о более высокой вероятности спаривания сеголетков друг с другом по сравнению с перезимовавшими зверьками.

Неполовозрелые сеголетки разного пола занимают практически одинаковую область со слабо выраженными оптимумами, но в то же время имеют очень мало пересечений с группой половозрелых молодых особей. Особенно это характерно для самцов.

Обращает на себя внимание почти полное отсутствие перекрытия между перезимовавшими самцами и молодыми половозрелыми самцами, а также между перезимовавшими самками и размножающимися самками-сеголетками. Тогда как степень перекрытия занимаемого пространства в парах: перезимовавшие самцы и участвующие в размножении самки-сеголетки, а также перезимовавшие самки и половозрелые самцы-сеголетки – весьма существенна. Значительная степень пересечения областей перезимовавших самок и половозрелых самцов-сеголетков и практически полное перекрытие пространств, занимаемых перезимовавшими самцами и самками-сеголетками, косвенно свидетельствует о высокой вероятности спаривания особей, принадлежащих к разным возрастным группам (возрастной кросс) во второй половине репродуктивного периода. Это может иметь значение для формирования популяционного разнообразия и динамики популяций в целом.

Некоторые исследователи считают возрастной кросс, в том числе у представителей рода *Myodes (Clethrionomys)*, важной адаптивной стратегией, которая направлена на максимальную реализацию возможности роста численности при одновременном увеличении генетической гетерогенности и эффективном сохранении молодняка (Оленев, Григоркина, 2016). По мнению авторов, возрастной кросс является трансгенерационным путем передачи наследственной информации, значимость которого возрастает в экстремальных условиях (Григоркина, Оленев, 2012; Оленев, Григоркина, 2016). Ранее нами также было показано, что именно в годы активного участия в репродукции сеголетков обоих полов происходят наиболее существенные изменения фенетической структуры популяции к осени по сравнению с весенним периодом (Истомин, 2007б). На-

оборот, в годы с низким уровнем участия в размножении сеголетков регистрировались несущественные различия между фенетическими структурами популяции весной, состоящей из перезимовавших особей, и осенью, представленной неполовозрелыми особями разных генераций.

Заключение

Выполненное исследование показало, что метод многомерного шкалирования вполне может быть одним из инструментов для исследования внутривидовой пространственной структуры видов мелких млекопитающих. В условиях коренных экосистем южной тайги Центрально-Лесного заповедника у рыжей полевки во второй половине репродуктивного периода формируется специфическая пространственная внутривидовая структура, которая обусловлена в первую очередь особенностями отношений между зверьками различных функционально-онтогенетических групп. В рамках видового экологического пространства правила размещения детерминированы внутривидовой структурой на 75–88 % и только на 12–25 % определяются факторами иной природы. Причем для некоторых групп (перезимовавшие самцы – перезимовавшие самки, половозрелые самцы-сеголетки – неполовозрелые самцы сеголетки) наблюдается достаточно выраженная пространственная дифференциация. Наоборот, для перезимовавших самцов и половозрелых самок-сеголетков, перезимовавших самок и половозрелых самцов-сеголетков характерна существенная степень перекрытия, что повышает вероятность активного скрещивания разновозрастных партнеров во второй половине сезона размножения. Это может свидетельствовать о наличии возрастного кросса и его существенной роли в популяционной динамике, в первую очередь для поддержания и увеличения гетерогенности популяции. Одним из механизмов обеспечения возрастного кросса, по-видимому, являются обнаруженные особенности пространственной внутривидовой организации рыжей полевки. Поскольку соотношение функциональных групп особей с разными типами онтогенеза достаточно лабильно, более подробный анализ паттернов пространственной внутривидовой организации, безусловно, должен учитывать сезонные и межгодовые аспекты динамики. Также важна и содержательная биологическая интерпретация осей многомерного шкалирования.

Библиография

- Абрамов С. А., Виноградов В. В. Экологическая дифференциация мышевидных грызунов лесного пояса гор юга Средней Сибири // Поволжский экологический журнал. 2012. № 4. С. 363–375.
- Большаков В. Н., Добринский Л. Н., Кубанцев Б. С., Ищенко В. Г., Оленев Г. В., Горчаковский П. Л., Садыков О. Ф., Безяев В. С. Развитие идей академика С. С. Шварца в современной экологии . М.: Наука, 1991. 276 с.
- Григоркина Е. Б., Оленев Г. В. Гетерогенность группировки зимовавших – основа трансгенерационной трансмиссии радиационно индуцированных эффектов у грызунов // Доклады Академии наук. 2012. Т. 443, № 1. С. 136–138.
- Громов В. С. Пространственно-экологическая структура популяции грызунов . М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. 582 с.
- Жигарев И. А. Локальная плотность и индивидуальные участки рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*) в условиях южного Подмосковья // Зоологический журнал. 2005. Т. 84, № 6. С. 719–727.
- Жигарев И. А., Путилова Т. В., Алпатов В. В. Некоторые особенности пространственной организации рыжих полевок (*Myodes glareolus*) и малых лесных мышей (*Apodemus uralensis*) // Научно-практический журнал «Вестник ИРГСХА». 2017. Вып. 82. С. 17–22.
- Истомин А. В. Климатические флуктуации и популяционная динамика ценозообразующих видов в эталонных лесных экосистемах главного Русского водораздела // Вестник Псковского государственного педагогического университета. Серия: «Естественные и физико-математические науки». 2007а. № 2. С. 45–60.
- Истомин А. В. Популяционная фенетика рыжей полевки (на примере южной тайги) : Монография. Псков, 2007б. 196 с.
- Истомин А. В. Мелкие млекопитающие в региональном экологическом мониторинге (на примере Каспийско-Балтийского водораздела) . Псков, 2008. 278 с.
- Истомин А. В. Динамика популяций и сообществ мелких млекопитающих как показатель состояния лесных экосистем (на примере Каспийско-Балтийского водораздела) : Дис. ... д-ра биол. наук. М., 2009. 481 с.
- Истомин А. В. Мелкие млекопитающие в биомониторинге лесных экосистем: комплексный подход // Вестник Тверского государственного университета. Серия «Биология и экология». 2014. № 4. С. 95–113.
- Истомин А. В., Михалап С. Г. Градиентный подход и ГИС-анализ при изучении пространственной динамики популяций и сообществ организмов // Вестник Псковского государственного университета. Серия: «Естественные и физико-математические науки». 2012. № 1. С. 49–55.
- Истомин А. В., Михалап С. Г. Использование «градиентных» ловушко-линий при изучении мелких млекопитающих в природных условиях // Материалы международной конференции «Актуальные проблемы охраны природы». Чебоксары, 2011. С. 6–7.
- Крамаренко С. С., Кунах О. Н., Жуков А. В., Андрусевич Е. В. Анализ паттернов пространственной организации популяций наземных моллюсков: подход с использованием методов геостатистики // Бюллетень Дальневосточного малакологического общества. 2014. Вып. 18. С. 5–40.
- Олейниченко В. Ю. Анализ типов пространственного размещения животных по данным мечения на трансектах (на примере землероек-бурозубок) // Известия РАН. Серия биологическая. 2008. № 6. С. 757–764.
- Оленев Г. В. Эколого-генетические особенности внутривидовых структурно-функциональных группировок (на примере рыжей полевки) // Экология популяций. М., 1988. Ч. 2. С. 136–138.
- Оленев Г. В. Эколого-генетические особенности внутривидовых структурно-функциональных группировок грызунов // Экология популяций. М.: Наука, 1991. С. 54–67.
- Оленев Г. В. Альтернативные типы онтогенеза цикломорфных грызунов и их роль в популяционной динамике (экологический анализ) // Экология. 2002. № 5. С. 341–350.
- Оленев Г. В., Григоркина Е. Б. Единая неспецифическая адаптивная реакция популяций грызунов на действие факторов различной природы (функционально-онтогенетический подход) // Вестник Нижегородского университета. Сер. «Биология». 2005. № 1. С. 154–162.
- Оленев Г. В., Григоркина Е. Б. Динамическое соотношение полов в популяциях цикломорфных млекопитающих (*Rodentia*, *Cricetidae*, *Muridae*) // Зоологический журнал. 2011. Т. 90, № 1. С. 45–58.
- Оленев Г. В., Григоркина Е. Б. Эволюционно-экологический анализ стратегий адаптации популяций грызунов в экстремальных условиях // Экология. 2016. № 5. С. 375–381.
- Попов С. В. Современные методы исследований пространственной структуры популяций // Структура и разнообразие биоты в природных и антропогенных экосистемах: Материалы XII Всероссий. научно-практ. конф., г. Тобольск, 12–13 ноября 2015 г. Тобольск: ООО «Принт-Экспресс», 2015. С. 52–55.

- Пузаченко Ю. Г. Математические методы в экологических и географических исследованиях . М.: Изд. центр «Академия», 2004. 416 с.
- Пузаченко Ю. Г., Кузнецов Г. В. Экологическая дифференциация грызунов сезонновлажных лесов Южного Вьетнама // Зоологический журнал. 1998. Т. 77, № 1. С. 117–132.
- Регуляторная роль почвы в функционировании таежных экосистем . М.: Наука, 2002. 364 с.
- Факторы регуляции экосистем еловых лесов . Л.: Наука, 1983. 318 с.
- Шварц С. С. Экологические закономерности эволюции . М.: Наука, 1980. 278 с.
- Ardente N. C., Ferregueti Á. C., Gettinger D., Leal P., Mendes-Oliveira A. C., Martins-Hatano F. Diversity and Impacts of Mining on the Non-Volant Small Mammal Communities of Two Vegetation Types in the Brazilian Amazon // PLoS ONE. 2016. Vol. 11. Issue 11. DOI: 10.1371/journal.pone.0167266.
- Guisan A., Zimmermann N. E. Predictive habitat distribution models in ecology. Ecological Modeling // Ecological Modelling. 2000. Vol. 135. Issue 2–3. P. 147–186.
- Guthery F. S., Strickland B. K. Exploration and critique of habitat and habitat quality in Wildlife habitat conservation. Concepts, challenges, and solutions. Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland, 2015. P. 9–18.
- Kleewein D. Population size, density, spatial distribution and dispersal in an Austrian population of the land snail *Arianta arbustorum styriaca* (Gastropoda: Helicidae) // Journal of Molluscan Studies. 1999. Vol. 65. P. 303–315.
- Krebs C. J. Population cycles revisited // Journal of Mammalogy. 1996. Vol. 77. P. 8–24.
- Madan K. O., Dobson F. S. Population cycles in small mammals: the hypothesis // Journal of Mammalogy. 2001. Vol. 82, № 2. P. 573–581.
- Morrison M. L., Marcot B. G., Mannan R. W. Wildlife-Habitat Relationships: Concepts and Applications. Third Edition. Island Press. Washington D. C., 2006. 493 p.
- Siegel S., Castellan N. J. Jr. Nonparametric Statistics for the Behavioral Sciences (Second Edition). New York: McGraw-Hill, 1988. 399 p.
- Stephens R. B., Anderson E. M. Habitat associations and assemblages of small mammals in natural plant communities of Wisconsin // Journal of Mammalogy. 2014. Vol. 95. Issue 2. P. 404–420. DOI: 10.1644/13-MAMM-A-025.
- Szybiak K., Bloszyk J., Koralewska-Batura E., Goldin B. Small-scale distribution of wintering terrestrial snails in forest site: relation to habitat conditions // Polish Journal of Ecology. 2009. Vol. 57. Issue 3. P. 525–535.
- Whitehead H. Analyzing animal social structure // Anim. Behav. 1997. Vol. 53. P. 1053–1067.

Благодарности

Авторы выражают глубокую признательность Ю. Г. Пузаченко за постоянное внимание к нашей работе на всех ее этапах, методическую помощь и консультации при обработке материала, а также сотрудникам лаборатории биогеоценологии ИПЭЭ им. А. Н. Северцова РАН за предоставленную возможность использовать материалы геоботанических описаний трансекты.

ANALYSIS OF SPATIAL INTRA-POPULATION ORGANIZATION OF SMALL MAMMALS USING THE GRADIENT APPROACH AND MULTIDIMENSIONAL SCALING

ISTOMIN
Anatoly Vladimirovich

*D.Sc, Pskov State University; Central Forest Nature Reserve,
C.gl@mail.ru*

MIKHALAP
Sergey Gennadyevich

*Pskov State University; Pskov branch of the Federal State Budget
Scientific Institution "Russian Federal Research Institute of Fisheries and
oceanography", sgmkhalap@gmail.com*

Keywords:

spatial intra-population
organization
multidimensional
scaling (MDS)
polyvariance of
ontogeny
functional physiological
groups of individuals
age cross
small mammals
bank vole

Summary:

We demonstrate the possibilities of the nonparametric multidimensional scaling method for studying the spatial intra-population organization of small mammals on the example of the bank vole (*Myodes glareolus*, Schreber) from the indigenous ecosystems of the Central Forest Biosphere Reserve (Russia, Tver Region). The studies were carried out in the second half of the breeding season, when the population of the species is characterized by a high total number and a rather complex demographic structure. On the basis of the functional- ontogenetic approach, three intra-population groups were distinguished: sexually mature this year's brood (mature individuals that reproduce in the year of birth, characterized by single-phase growth - the first type of ontogenesis); immature this year's brood (immature and non-breeding individuals in the year of birth with two-phase growth - the second type of ontogenesis, the first phase); overwintered animals (second type of ontogenesis, second phase). It was shown that in the second half of the reproductive period, a specific spatial intra-population structure is formed in the bank vole, which is primarily due to the peculiarities of relations between animals of various functional and ontogenetic groups. The studied groups of bank voles are confined to different areas of the ecological space. For some groups of individuals, a rather pronounced spatial differentiation was noted, for others - a significant degree of overlap. The revealed features of the spatial intra-population relationships of the bank vole can be one of the mechanisms for ensuring the age cross, which plays a significant role in population dynamics, primarily to maintain and increase the heterogeneity of the population.

Reviewer: A. M. Makarov

Reviewer: K. Z. Omarov

Received on: 04 June 2021

Published on: 10 October 2021

References

- Abramov S. A. Vinogradov V. V. Ecological differentiation of mouse-like rodents in the mountain forest belt of the southern Middle Siberia, *Povolzhskiy ekologicheskiy zhurnal*. 2012. No. 4. P. 363–375.
- Ardente N. C., Ferreguetti Á. C., Gettinger D., Leal P., Mendes-Oliveira A. C., Martins-Hatano F. Diversity and Impacts of Mining on the Non-Volant Small Mammal Communities of Two Vegetation Types in the Brazilian Amazon, *PLoS ONE*. 2016. Vol. 11. Issue 11. DOI: 10.1371/journal.pone.0167266.
- Bol'shakov V. N. Dobrinskiy L. N. Kubancev B. S. Ischenko V. G. Olenev G. V. Gorchakovskiy P. L. Sadykov O. F. Bezyaev V. S. Development of the ideas of academician S. S. Schwartz in modern ecology. M.: Nauka, 1991. 276 p.
- Grigorkina E. B. Olenev G. V. Heterogeneity of the wintering group is the basis of transgenerational transmission of radiation-induced effects in rodents, *Doklady Akademii nauk*. 2012. T. 443, No. 1. P. 136–138.
- Gromov V. S. Spatial and ethological structure of the rodent population. M.: *Tovarischestvo nauchnykh izdaniy KMK*, 2008. 582 p.
- Guisan A., Zimmermann N. E. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modeling*, *Ecological Modelling*. 2000. Vol. 135. Issue 2–3. P. 147–186.
- Guthery F. S., Strickland B. K. Exploration and critique of habitat and habitat quality in Wildlife habitat conservation. Concepts, challenges, and solutions. Johns Hopkins University Press, Baltimore,

- Maryland, 2015. P. 9–18.
- Istomin A. V. Mihalap S. G. Gradient approach and GIS analysis in the study of the spatial dynamics of populations and communities of organisms, *Vestnik Pskovskogo gosudarstvennogo universiteta. Seriya: «Estestvennye i fiziko-matematicheskie nauki»*. 2012. No. 1. P. 49–55.
- Istomin A. V. Mihalap S. G. The use of «gradient» trap lines in the study of small mammals in natural conditions, *Materialy mezhdunarodnoy konferencii «Aktual'nye problemy ohrany prirody»*. Cheboksary, 2011. P. 6–7.
- Istomin A. V. Climatic fluctuations and population dynamics of cenosis-forming species in the reference forest ecosystems of the main Russian watershed, *Vestnik Pskovskogo gosudarstvennogo pedagogicheskogo universiteta. Seriya: «Estestvennye i fiziko-matematicheskie nauki»*. 2007a. No. 2. P. 45–60.
- Istomin A. V. Dynamics of populations and communities of small mammals as an indicator of the state of forest ecosystems (on the example of the Caspian-Baltic watershed): *Dip. ... d-ra biol. nauk. M.*, 2009. 481 p.
- Istomin A. V. Population phenetics of the bank vole (on the example of the southern taiga region): *Monografiya*. Pskov, 2007b. 196 p.
- Istomin A. V. Small mammals in biomonitoring of forest ecosystems: an integrated approach, *Vestnik Tverskogo gosudarstvennogo universiteta. Seriya «Biologiya i ekologiya»*. 2014. No. 4. P. 95–113.
- Istomin A. V. Small mammals in regional ecological monitoring (on the example of the Caspian-Baltic watershed). Pskov, 2008. 278 p.
- Kleewein D. Population size, density, spatial distribution and dispersal in an Austrian population of the land snail *Arianta arbustorum styriaca* (Gastropoda: Helicidae), *Journal of Molluscan Studies*. 1999. Vol. 65. P. 303–315.
- Kramarenko S. S. Kunah O. N. Zhukov A. V. Andrushevich E. V. Analysis of the spatial distribution patterns of the land snail populations: an approach using geostatistic method, *Byulleten' Dal'nevostochnogo malakologicheskogo obschestva*. 2014. Vyp. 18. P. 5–40.
- Krebs C. J. Population cycles revisited, *Journal of Mammalogy*. 1996. Vol. 77. P. 8–24.
- Madan K. O., Dobson F. S. Population cycles in small mammals: the alypothesis, *Journal of Mammalogy*. 2001. Vol. 82, No. 2. P. 573–581.
- Morrison M. L., Marcot B. G., Mannan R. W. *Wildlife-Habitat Relationships: Concepts and Applications*. Third Edition. Island Press. Washington D. C., 2006. 493 p.
- Olenev G. V. Grigorkina E. B. Dynamic sex ratio in populations of cyclomorphic mammals, *Zoologicheskii zhurnal*. 2011. T. 90, No. 1. P. 45–58.
- Olenev G. V. Grigorkina E. B. Evolutionary and ecological analysis of strategies for adaptation of rodent populations in extreme conditions, *Ekologiya*. 2016. No. 5. P. 375–381.
- Olenev G. V. Grigorkina E. B. Unified nonspecific adaptive response of rodent populations to the factors of different nature (functional-ontogenetic approach), *Vestnik Nizhegorodskogo universiteta. Ser. «Biologiya»*. 2005. No. 1. P. 154–162.
- Olenev G. V. Alternative types of ontogenesis in cyclomorphic rodents and their role in population dynamics (ecological analysis), *Ekologiya*. 2002. No. 5. P. 341–350.
- Olenev G. V. Ecological and genetic characteristics of intra-population structural and functional groups (on the example of the bank vole), *Ekologiya populyaciy. M.*, 1988. Ch. 2. P. 136–138.
- Olenev G. V. Ecological and genetic characteristics of intra-population structural and functional groups of rodents, *Ekologiya populyaciy. M.: Nauka*, 1991. P. 54–67.
- Oleynichenko V. Yu. Analysis of types of animal spatial patterns on the basis of marking on transects: on the example of red-toothed shrews, *Izvestiya RAN. Seriya biologicheskaya*. 2008. No. 6. P. 757–764.
- Popov S. V. Modern methods for studying the spatial structure of populations, *Struktura i raznoobrazie bioty v prirodnih i antropogennyh ekosistemah: Materialy XII Vserop. nauchno-prakt. konf., g. Tobol'sk, 12–13 noyabrya 2015 g.* Tobol'sk: OOO «Print-Ekspress», 2015. P. 52–55.
- Puzachenko Yu. G. Kuznecov G. V. Ecological differentiation of rodents in seasonal tropical forests of South Vietnam, *Zoologicheskii zhurnal*. 1998. T. 77, No. 1. P. 117–132.
- Puzachenko Yu. G. *Mathematical methods in ecological and geographic research*. M.: Izd. centr «Akademiya», 2004. 416 p.
- Regulatory factors for ecosystems of spruce forests. L.: Nauka, 1983. 318 p.
- Shvarc S. S. *Ecological patterns of evolution*. M.: Nauka, 1980. 278 p.
- Siegel S., Castellan N. J. Jr. *Nonparametric Statistics for the Behavioral Sciences* (Second Edition). New York: McGraw-Hill, 1988. 399 p.
- Stephens R. B., Anderson E. M. Habitat associations and assemblages of small mammals in natural plant communities of Wisconsin, *Journal of Mammalogy*. 2014. Vol. 95. Issue 2. P. 404–420. DOI: 10.1644/13-MAMM-A-025.
- Szybiak K., Bloszyk J., Koralewska-Batura E., Goldin B. Small-scale distribution of wintering terrestrial snails

- in forest site: relation to habitat conditions, *Polish Journal of Ecology*. 2009. Vol. 57. Issue 3. P. 525–535.
- The regulatory role of soil in the functioning of taiga ecosystems. M.: Nauka, 2002. 364 p.
- Whitehead H. Analyzing animal social structure, *Anim. Behav.* 1997. Vol. 53. P. 1053–1067.
- Zhigarev I. A. Putilova T. V. Alpatov V. V. Some features of the spatial organization of the red voles (*Myodes glareolus* Schreber, 1780) and small forest mice (*Apodemus uralensis* Pall., 1811), *Nauchno-prakticheskiy zhurnal «Vestnik IrGSHA»*. 2017. Vyp. 82. P. 17–22.
- Zhigarev I. A. Local density and home ranges of the bank vole (*Clethrionomys glareolus*) in southern Moscow region, *Zoologicheskii zhurnal*. 2005. T. 84, No. 6. P. 719–727.



УДК 574.24

ПАРАМЕТРЫ ТЕРМОРЕГУЛЯЦИИ ОБЫКНОВЕННОЙ ГАДЮКИ (*VIPERA BERUS* L.) В РАЗНЫХ ЧАСТЯХ АРЕАЛА

КОРОСОВ
Андрей Викторович

д. б. н., Петрозаводский государственный университет,
korosov@psu.karelia.ru

ЛИТВИНОВ
Николай Антонович

к.б.н., Пермский государственный гуманитарно-педагогический университет, ganshchuk@mail.ru

ГАНЮШИНА
Наталья Дмитриевна

Петрозаводский государственный университет, ekoni@mail.ru

ЧЕТАНОВ
Николай Анатольевич

к.б.н., Пермский государственный гуманитарно-педагогический университет, chetanov@yandex.ru

Ключевые слова:
обыкновенная гадюка
ареал
терморегуляция
термофизиологические
параметры

Аннотация: Рассмотрены параметры терморегуляции сходных по размерам и окраске особей обыкновенной гадюки, обитающих в Пермском крае и Республике Карелия. В качестве характеристик для сравнения предлагаются статистически обоснованные «термофизиологические» параметры – «средняя оптимальная температура» «средняя температура баскинга» и «типичная максимальная температура» тела. По изученным параметрам значимых отличий между особями из разных регионов не выявлено. Отдельные особи имеют значимые отличия типичной максимальной температуры, которые не связаны с размерами или окраской животных.

© Петрозаводский государственный университет

Получена: 28 сентября 2021 года

Подписана к печати: 10 октября 2021 года

Введение

Обширный ареал обыкновенной гадюки позволяет предположить наличие изменчивости многих адаптивных черт вида. Одна из особенностей, обеспечивающая проникновение вида далеко на север, – эффективная терморегуляция, которая позволяет змее поддерживать высокую температуру тела днем в условиях инсоляции. Для этого гадюка меняет позу, субстрат, место для баскинга. Такое поведение включается, когда текущая температура тела превышает некое критическое значение, играющее роль параметра терморегуляции. Главный вопрос нашего сообщения – меняются ли параметры терморегуляции вида с продвижением на

север. Рассматривая вопрос об изменчивости термобиологических характеристик рептилий, В. А. Черлин (Черлин, 2012) высказал положение о стабильности ключевых видовых параметров терморегуляции в пределах всего ареала. К сожалению, эти положения не были доказаны статистически. Разрешение этого вопроса становится возможным в связи с изменением метода измерения температуры тела животного – с помощью вживленных температурных датчиков. Он дает возможность существенно увеличить объем выборки и подойти к статистической оценке параметров терморегуляции. Очевидно, для контрастного сравнения нужно было взять территории, на которых теплообеспеченность существенно отличается. Для исследу-

емых районов Карелии сумма активных температур оценивается в пределах 1000–1500 °С, а в Пермском крае – 1500–2000 °С (Уланова, 1975). Кроме этого, интересно было выяснить, отличаются ли параметры терморегуляции у особей с разной окраской и массой, а также по сезонам.

Цель нашей работы состоит в численной оценке и сравнении корректных термофизиологических параметров терморегуляции у разных групп обыкновенной гадюки.

Материалы

Работы выполнялись в 2014 г. в Пермском крае в окрестностях деревни Киселево (N57°7'23", E57°21'15") и в 2017–2019 гг. в Карелии на биологическом стационаре в д. Гомсельга (N62°3'19", E33°57'45") в конце весны и в первой половине лета – с 10 мая по 20 июля.

В Пермском крае регистрировалась температура тела у двух самок гадюки светлой и черной окраски (масса 100–110 г). Температуру тела фиксировали с помощью логгера типа ds1921 (Lourdais et al., 2013; Herczeg et al., 2007). Охлажденным до 5 °С животным посередине туловища над ребрами со стороны спины делали поперечный надрез кожи шириной около 1 см, под кожей формировали лакуну глубиной 1 см по направлению к голове, помещали в нее логгер и зашивали одним-двумя стежками. Гадюк выпускали в естественные условия; в конце лета их отыскивали, изымали логгер, гадюк выпускали, данные считывали. Запись данных велась летом 2014 г.: в мае – июне у светлой особи и в июне – июле у черной. Период считывания значений температуры тела был задан для светлой особи в 70 минут, для темной – 30 минут. С помощью логгеров синхронно фиксировалась температура воздуха в траве. База данных имеет объем около 3000 записей, из них 298 значений температуры тела выше 33 °С.

В Карелии на биостационаре в д. Гомсельга был построен вольер размером 8 × 8 м, представляющий собой полиэтиленовый забор высотой 1 м, нижняя часть которого вкопана в почву на 10 см. В центре вольера разместили грудку камней диаметром 1.5 м и высотой 70 см – типичное укрытие гадюк в этой местности. Змей для опытов отловили на о. Кижы (на той же широте в 100 км на восток по прямой). Логгеры типа ds1921 вшивали под кожу спины посередине туловища. Имплантация под кожу была выбрана как менее травмирующая по сравнению с

внутрибрюшинной, а также из-за опасения, что иначе змеи не смогут питаться. Опыт показывает, что ранка обычно полностью заживает через 2 недели. Периодически змей осматривали, но явные воспалительные процессы с выделениями зафиксированы не были. С логгерами на спине гадюки питались в природе, некоторые – и в вольере. Метод имплантации и тип датчика у всех змей из Пермского края и Карелии были идентичны, что позволяет выполнять сравнения их показаний. Температуру тела регистрировали в 2017 г. в мае и июне у 11 гадюк, в 2018 г. в июне у 6 гадюк, в 2019 г. в июне – июле у 5 гадюк с разной окраской (всего 23 особи массой 100–120 г). После вживления логгеров змей выпускали в вольер на 8–25 дней, затем логгеры изымали, считывали данные, змей выпускали в природу. Температуру тела у трех особей (2019 г.) регистрировали через одну минуту, у остальных – через 2 минуты; общая продолжительность наблюдений в отдельный месяц у разных змей составила от 8 до 25 дней. Параллельно с помощью логгеров измерялась температура воздуха в траве. В результате получена база данных с числом записей для каждой особи от 3000 до 15000. Число значений температуры тела выше 33 °С у разных змей составляло от 140 до 3000. Над вольером была установлена видеокамера, фиксирующая перемещения части меченых змей в светлое время суток.

Целью работы было оценить не «термоэкологические» усредненные характеристики температуры тела, зависящие от условий среды, но «термофизиологические» показатели, характеризующие терморегуляторные способности вида (Черлин, 2012). По этой причине из всего диапазона температур рассматривались только высокие значения температуры, близкие к максимальным, которые гадюки совершенно явно избегают.

Методы

Из числа разработанных нами параметров терморегуляции (Коросов, Ганюшина, 2020) мы использовали два – «средняя температура баскинга» и «типичная максимальная температура». Они имеют ясный физиологический смысл, хорошо статистически обоснованы и позволяют выполнять сравнение с использованием статистических критериев. Каждая змея получила оценки обоих показателей.

Средняя температура баскинга (T_0) рассчитывается как среднее арифметическое из всех температур тела гадюки, которые

зафиксированы за все периоды времени, когда температура окружающей среды (то есть температура воздуха в траве) превышала 23 °C (рис. 1). В расчет принимали только те значения температуры тела, когда змеи пребывали на поверхности субстрата и были зафиксированы камерами слежения. Температура в траве играет роль всего лишь индикатора уровня солнечной радиации, при 23 °C он достаточно высок и вынуждает змею осуществлять терморегуляторное поведение. Как показывает наблюдение за змеями в природе и расшифровка видеозаписей слежения, в это время гадюка осуществляет активное терморегуляторное поведение, направленное на поддержание высокой тем-

пературы тела, но не превышающей некоторого порога. Варьирование температуры около этого уровня можно рассматривать как в каком-то смысле «оптимальную» для гадюки. Оценки T_0 получены только для тех карельских змей, за которыми велись видеонаблюдения. Выборки значений по каждой гадюке для Карелии и Пермского края имеют объемы от 68 до 218 вариантов. Они позволяют рассчитать среднюю величину, ее ошибку и построить доверительный интервал. Для оценки ошибки средней показателей средней оптимальной температуры применяли обычную формулу: $mT_0 = ST_0 / (n^{0.5})$ – отношение стандартного отклонения (ST_0) к корню из объема выборки.

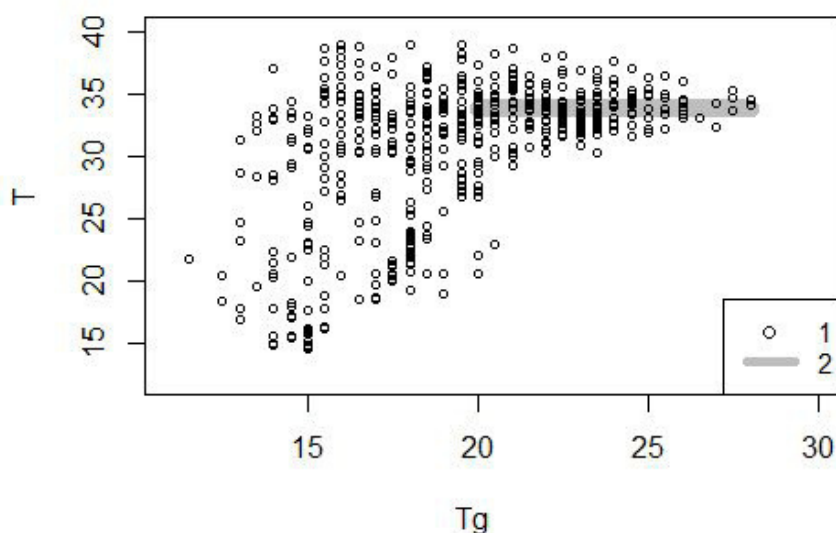


Рис. 1. Соотношение между температурой тела гадюки № 15 (T , °C) и температурой воздуха в траве (T_g , °C) за все время наблюдений (1 – значения температуры тела во время пребывания змеи на поверхности, 2 – границы доверительного интервала $MTo \pm 2mTo$)

Fig. 1. The ratio between the body temperature of the adder No. 15 (T , °C) and the air temperature in the grass (T_g , °C) for the entire observation period (1 – body temperature values during the snake's stay on the surface, 2 – the boundaries of the confidence interval $MTo \pm 2mTo$)

Типичная максимальная температура (T_{mt}) рассчитывается как некий предел в правой части полигона распределения значений температуры тела гадюки. На температурной шкале это такая точка, правее которой температура тела гадюки обычно не встречается.

Показатели максимальной температуры привлекательны тем, что интуитивно понятны, поскольку они характеризуют физиологическую верхнюю границу толерантного диапазона. К сожалению, единичные замеры максимальной температуры тела отдельных животных в природе несут на себе

сильный отпечаток случайности, не обладают устойчивостью и их статистическое сравнение невозможно. Гораздо лучше статистически обоснованны квантильные границы, отсекающие, например, 95 % от выборки. Однако для пойкилотермных животных распределение температуры тела абсолютно не соответствует нормальному, поскольку вся левая часть состоит из температур, никак не характеризующих физиологические потребности животных, но является отражением температурных условий окружающей среды. По такому распределению нельзя построить двухсторонние квантильные гра-

ницы. С другой стороны, нам важна только правая сторона распределения температур, значит, необходимо сконструировать показатель, соответствующий какой-либо квантиле или ее аналогу.

Для оценки типичной максимальной температуры использовались два метода – расчет с помощью квантилей и линейной регрессии. В качестве исходных данных для каждой гадюки послужило распределение температуры тела в течение всех дней наблюдений. От этого распределения отбрасывали часть, находящуюся левее модального класса (имеющего максимальную частоту), который всегда приходился на 34 °С. Общий объем значений температуры выше 33 °С для разных змей варьировал от 140 до 2900 вариантов, поскольку продолжительность наблюдений и частота считывания температу-

ры тела в разных опытах различались. Оставшуюся правую часть распределения разбивали на несколько классовых интервала (от 10 до 20 в зависимости от объема выборки) и анализировали. Всего получены показатели для 23 гадюк из Карелии и 2 гадюк из Пермского края. Поскольку объемы выборок для пермских гадюк были невелики, их данные объединили и получили общую выборку из 298 значений. Предварительный анализ распределений для этих змей показал их большое сходство и возможность объединения данных.

Метод определения квантильных границ состоял в следующем. Исходными данными каждой змеи служили два ряда значений температуры тела (T и интервалом около 0.4 °С) и частоты их встречаемости (f) (рис. 2).

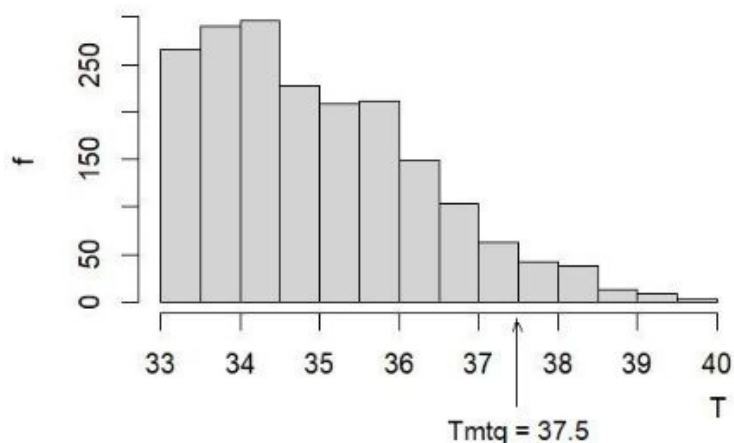


Рис. 2. Типичный вариант распределения значений температуры тела гадюки (№ 18) и положение границы T_{mtq}

Fig. 2. Typical variant of the distribution of the body temperature values of the adder (No. 18) and the position of the T_{mtq} border

Общий объем выборки для каждой змеи составлял n . Поскольку от этой выборки предстояло найти границу, отделяющую 95 % особей от 5 % особей, находили число особей, составляющих искомые 5 %, – $n_5 = n * 0.05$, для выборки из 300 значений получаем $n_5 = 300 * 0.05 = 15$. Далее ранжируем все значения по убыванию и из полученного ряда берем значение на рассчитанном пятнадцатом месте – это и будет искомая квантильная граница, максимальное типичное значение T_{mtq} , соответствующее доверительной вероятности 90 %.

Метод определения границ с помощью линейной регрессии состоял также в использовании правого ската распределения температур – от модального значения (34 °С) до максимального (рис. 3). Для каждой

змеи вдоль по скату распределения уравнение регрессионной зависимости между значениями температуры тела (T) и частотой их встречаемости (f):

$$T = a * f + b.$$

По уравнению отыскивали то значение температуры, при котором частота встречаемости должна быть равна нулю $T = b$ при $f = 0$. Это значение брали как максимальную типичную регрессионную температуру (T_{mtr}). Обычно за пределами этой границы с правой стороны остается небольшая группа особенно высоких значений температуры («хвост»), однако по сравнению с основной массой доля этих значений обычно незначительна и существенно не влияет на положение точки пересечения линии регрессии с осью абсцисс.

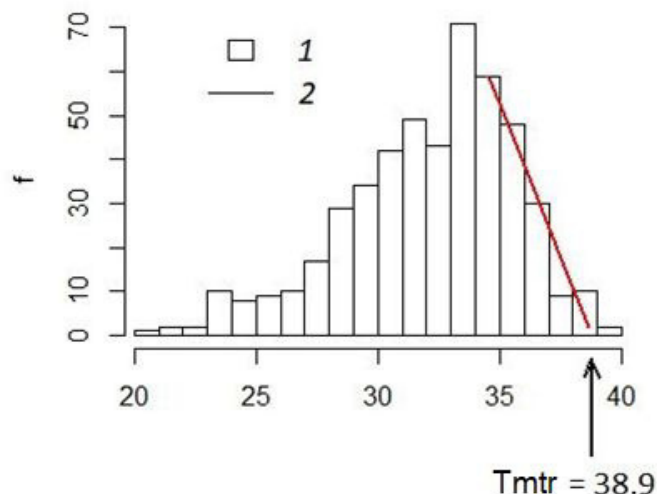


Рис. 3. Частотное распределение значений температуры тела гадюки (T , °C) и график зависимости температуры тела от частоты ее встречаемости (1 – частоты значений температуры, 2 – линия регрессии)

Fig. 3. Frequency distribution of viper's body temperature values (T , °C) and the graph of the dependence of body temperature on its frequency (1 – frequency of temperature values, 2 – regression line)

Для оценки статистической ошибки типичной максимальной температуры (при использовании обоих методов) использовали ресамплинг (Шитиков, Розенберг, 2013). Процедура состояла в том, что из исходной выборки значений температуры многократно (по 100 раз) извлекали некоторую часть данных ограниченного объема (вторичная выборка), для которой выполняли процедуру расчета значения типичной максимальной температуры. Каждую новую вторичную выборку составляли из случайно отобранных значений исходной выборки. По этой совокупности из 100 оценок типичной максимальной температуры для данной змеи рассчитывали, во-первых, среднее значение максимальной типичной температуры (MT), во-вторых, стандартное отклонение (mt), которое имеет смысл ошибки средней.

Для оценки значимости различий между параметрами для разных гадюк мы апробировали разные методы, но решили остановиться на самом простом и иллюстративном. Сравнение параметров терморегуляции проводили, сопоставляя доверительные интервалы.

Доверительные интервалы строились вокруг значения Mtt , полученного при объеме вторичной выборки $n = 500$ для уровня значимости $p = 0.05$ по формуле $MT \pm 2 * mt$. Как известно, перекрывание доверительных интервалов более чем на $1/4$ означает отсутствие значимых отличий между сравниваемыми средними, а хиатус – их наличие (Cumming, Finch, 2005). Зависимость от

факторов была изучена с помощью GLM-регрессии (Мастицкий, Шитиков, 2015). Все расчеты выполнялись в среде программы R.

Результаты

Летним утром гадюки выходят из ночных укрытий (в 6–8 часов), только когда солнце начинает припекать; они принимают специфические позы и формы тела и быстро увеличивают температуру своего тела до уровня 32–35 °C (Коросов, 2008). В течение нескольких следующих часов температура субстрата постоянно растет, но температура тела гадюки остается относительно стабильной и колеблется около значения 34 °C (рис. 4). Для описания этого результата терморегуляторного поведения, направленного на поддержание высокой температуры тела, но не превышающей некоторого порога, и предложены наши показатели.

Первый вопрос, на который предстояло ответить, состоит в том, отличаются ли параметры терморегуляции у гадюк, отловленных в разных частях ареала. С этой целью на диаграммах были отображены доверительные интервалы, построенные вокруг средних значений оптимальной и типичной максимальной температуры для всех наблюдавшихся гадюк (рис. 5, 6).

Значения средней оптимальной температуры (To) для гадюк из Карелии и Перми укладываются в диапазоне 3 °C – от 31.5 до 34.3 °C, с общей средней 33.2 °C (таблица).

Стандартное отклонение (STo) для многих выборок составляет около 1.5 °C, ошиб-

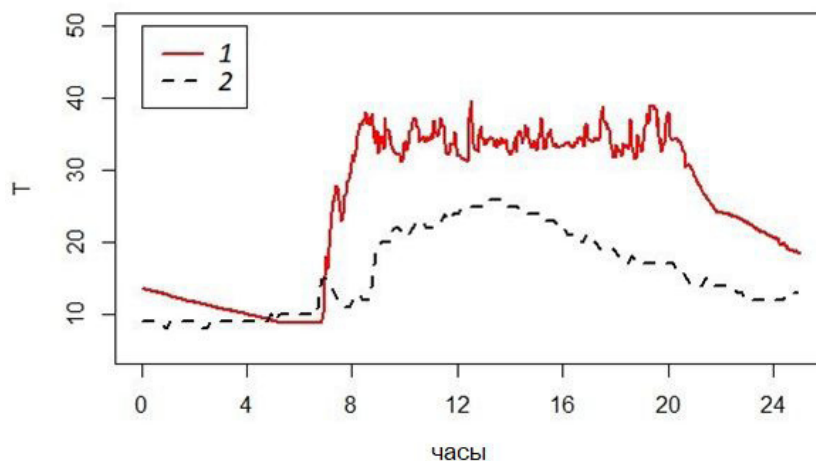


Рис. 4. Ход температуры (°C) тела гадюки (1) и воздуха в траве (2) в течение суток 29.06.2019
Fig. 4. Temperature variation (°C) of the adder's body (1) and air in the grass (2) during the day 29.06.2019

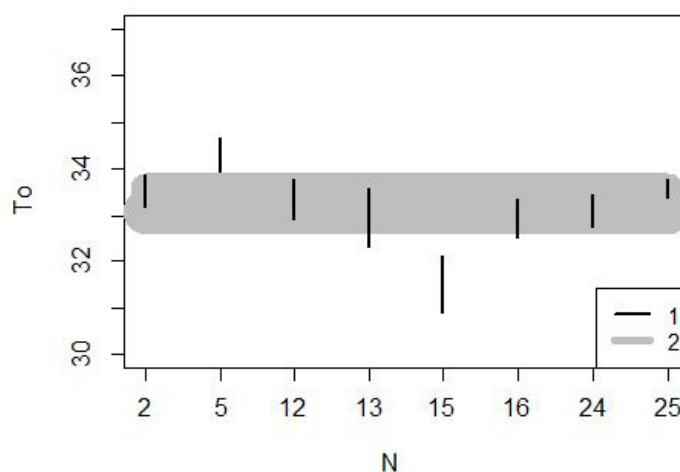


Рис. 5. Доверительные интервалы некоторых значений средней температуры баскинга гадюк (N – номер змеи, 1 – доверительные интервалы для змей из Карелии (2–16) и Пермского края (24, 25), 2 – доверительный интервал для гадюк из Пермского края)
Fig. 5. Confidence intervals for some values of the average basking temperature of adders (N – snake number, 1 – confidence intervals for snakes from Karelia (2–16) and Perm region (24, 25), 2 – confidence interval for adders from Perm region)

ка средней не высокая, поэтому показатель «средняя температура баскинга» является достаточно устойчивым.

На фоне изменчивости значений особей из Карелии пермские гадюки занимают устойчивое срединное положение (см. рис. 5). Значимые отличия между значениями средней оптимальной температуры для групп гадюк из разных частей ареала не выявлены. Причины существенного варьирования средней оптимальной температуры у карельских змей пока остаются неизвестными.

Типичные максимальные температуры, оцененные у разных особей гадюки, варьируют в пределах 3 °C: T_{mtr} – от 35.9 до 39.1 °C (общая средняя составила 37.8 °C), T_{mtq} – от 35.9 до 38.1 °C (общая средняя – 37.3 °C).

Как можно видеть на диаграммах (см. рис. 6), диапазон значений типичной максимальной температуры для пермских гадюк (37 °C) находится внутри разброса значений карельских гадюк, хотя и вблизи от минимальных значений. Большинство змей из Карелии имеют достаточно высокие значения, но часть из них имеет низкие значения, такие же и даже меньше, чем у змей из Пермского края. Данные показывают, что значимые различия между изученными показателями терморегуляции гадюк из разных регионов не обнаруживаются. Мы не смогли опровергнуть гипотезу В. А. Черлина.

Вместе с тем очевидно, что у разных особей гадюки из Карелии эти параметры значимо отличаются – их доверительные

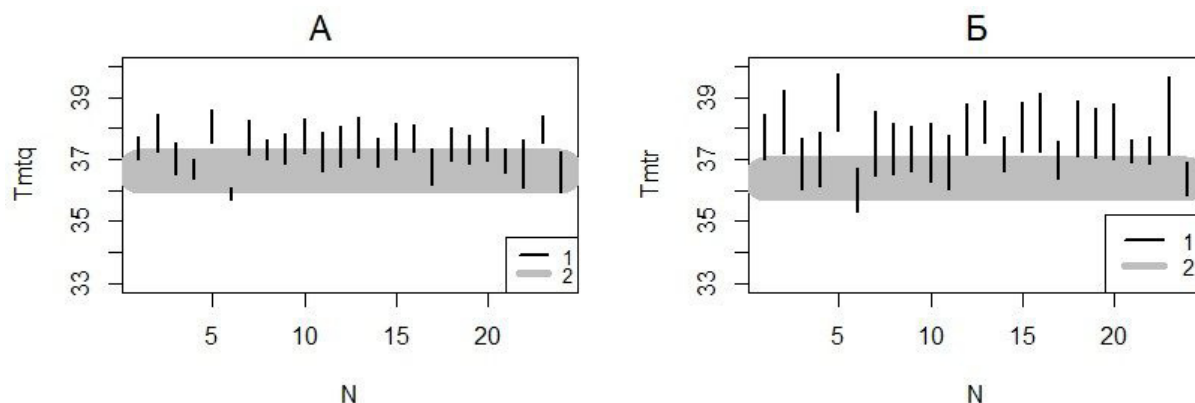


Рис. 6. Доверительные интервалы для оценок типичной максимальной температуры, оцененной методом регрессии (А, T_{mtr}) и методом квантилей (Б, T_{mtq}) (N – номер змеи, 1 – доверительные интервалы для змей из Карелии (1–23) и Пермского края (24) ($p = 0.05$, $mT = 0.3$ °C), 2 – доверительный интервал для гадюк из Пермского края)

Fig. 6. Confidence intervals for estimates of the typical maximum temperature evaluated by the regression method (A, T_{mtr}) and the quantile method (B, T_{mtq}) (N - snake number, 1 - confidence intervals for snakes from Karelia (1–23) and the Perm region (24) ($p = 0.05$, $mT = 0.3$ °C), 2 – confidence interval for adders from the Perm region)

Значения средней оптимальной температуры тела и ее изменчивости для некоторых особей обыкновенной гадюки

№	T_{opt}	sd	m	n
2	33.53	2.14	0.18	147
5	34.29	1.83	0.18	106
12	33.35	3.30	0.22	218
13	32.93	3.33	0.32	111
15	31.49	3.12	0.30	104
16	32.93	2.86	0.21	186
24	33.1	1.54	0.18	68
25	33.59	1.48	0.10	205

интервалы в некоторых случаях вообще не перекрываются, что особенно ярко видно на примере особей 5 ($T_{mtq} = 38.1$ °C) и 6 ($T_{mtq} = 35.9$ °C). Однако причины этих различий остаются непонятными. Расчет коэффициентов корреляции между значениями максимальной типичной температуры и такими характеристиками 23 змей, как окраска (темная или светлая, значения 0 и 1), пол (самцы и самки, значения 0 и 1), масса тела (в диапазоне 50–140 г), ни в одном случае не дал значимых величин, которые даже не достигали уровня 0.2 ($p > 0.1$). Анализ влияния указанных факторов (регион, пол, окраска, масса, длина) с помощью GLM-регрессии также не дал значимых результатов (уровень значимости не опускался ниже $p = 0.2$). Таким образом, причины индивидуальных отличий параметров терморегуляции пока остаются непонятными.

Обсуждение

Лейтмотивом этой статьи, и вообще де-

ятельности соавторов в последнее время, является поиск корректных термофизиологических показателей, соответствующих или тесно коррелирующих с физиологическими параметрами терморегуляции. В значительной степени наша работа является проверкой гипотезы, высказанной В. Черлиным (Черлин, 2012), о стабильности и неизменности физиологических параметров терморегуляции данного вида на всем своем ареале, которая не кажется бесспорной из-за методической недоработанности. Несмотря на строгие требования, которые этот автор предъявляет к себе и другим исследователям, его характеристики терморегуляторных способностей рептилий не снабжены статистическими ошибками, и выводы о сходстве параметров терморегуляции статистически не обоснованы. Есть у нас вопросы и к методам идентификации типов терморегуляторного поведения, количество которых представляется избыточным. В данном сообщении мы предприняли попытку

сравнения параметров терморегуляции, во-первых, упростив схему вычленения терморегуляторных типов поведения и, во-вторых, обеспечив повторяемость наблюдений (расчитав статистическую ошибку). Это позволило нам подойти к статистически обоснованным выводам по результатам сравнения параметров терморегуляции, имеющих, на наш взгляд, физиологический смысл.

Предложенная конструкция использованных параметров является результатом продолжительных исследований по термобиологии рептилий. К формированию показателя средней оптимальной температуры соавторы шли разными путями. С одной стороны, предлагался параметр «точка абсолютного оптимума», представляющий собой пересечение линий трендов температуры тела и температуры среды (Литвинов и др., 2013). С другой стороны, строилась модель суточной динамики температуры тела с единственным параметром – максимальная добровольная температура (Коросов, 2008). К сожалению, в обоих случаях анализ материала давал широкий диапазон возможных значений с плохим статистическим обоснованием. Выход из ситуации наметился, когда при выборе значений для расчетов оптимальной температуры начали ориентироваться на поведение особи, к чему давно призывал В. А. Черлин. И визуальное наблюдение в поле, и расшифровка непрерывных видеозаписей позволили сформулировать новые методические принципы, согласно которым из всех наблюдаемых значений температуры тела животного нужно брать в расчет только те, которые явно связаны с отчетливым терморегуляторным поведением (Коросов, 2015; Ганюшина и др., 2019). Значения температуры тела, непосредственно связанные с терморегуляторными реакциями рептилии, следует назвать термофизиологическими (Черлин, 2012), поскольку такие значения будут характеризовать внутренние физиологические пороговые критерии, запускающие терморегуляторные реакции.

Важно было сконструировать формальные критерии для отбора нужных значений. Один из таких критериев был получен при сопоставлении температуры тела гадюки и температуры окружающей среды (см. рис. 1). На рисунке хорошо видно, что при температуре воздуха в траве выше 23 °С значение температуры тела резко снижает свою изменчивость, и связано это именно с тем, что в условиях достаточного теплообеспечения животное может активно выбирать нужную

температуру своего тела. Значения температуры воздуха в траве ниже 23 °С относятся к менее благоприятным условиям инсоляции, к переменной облачности, сильному ветру, темному времени суток и пр. Любые факторы, меняющие тепловой поток, тем самым увеличивают изменчивость температуры тела гадюки. Параметры, полученные в этих условиях, будут характеризовать не способность животного к терморегуляции, но феномен ограничения теплообеспеченности среды его обитания. Любые характеристики, прямо не связанные с терморегуляторными реакциями рептилий, по терминологии В. А. Черлина (Черлин, 2012), следует называть термоэкологическими характеристиками, широко варьирующими в зависимости от влияния средовых факторов; они нас не интересовали. При определении параметров терморегуляции выяснился ряд их особенностей. Оценки средней оптимальной температуры имеют довольно широкие доверительные интервалы. За редким исключением они перекрываются более чем на 1/3, т. е. в основном показатели средней оптимальной температуры для разных змей отличаются незначительно. Высокая изменчивость значений связана, видимо, с тем, что в выборку неизбежно попадают довольно низкие значения температуры тела змеи, которая недавно выбралась из укрытия на солнышек и еще не успела нагреться. Конечно, такие моменты можно было бы отследить по кадрам видеорегистрации, однако специальный подбор данных для получения более высоких показателей, в общем-то, противоречит идее поиска объективных показателей. Это соображение заставляет признать, что корректная оценка средней оптимальной температуры, видимо, возможна только при большом объеме данных (более 200 значений), наших материалов для этого в некоторых случаях было недостаточно. Тем не менее показатель является устойчивым и, при уточнении его интерпретации, рекомендуется к использованию.

Показатели максимальной типичной температуры тела призваны охарактеризовать физиологическую верхнюю границу толерантного диапазона благоприятных для гадюки температур. Они имеют смысл термофизиологических показателей, тесно связанных с параметрами терморегуляции рептилий. Два метода расчета дали очень близкие результаты, хотя и не идентичные. Уровень корреляции между *Tmtg* и *Tmtq* равен 0.88 ($p < 0.01$). На наш взгляд, варьирование по-

казателей связано с особенностями методов оценки. Квантильный метод статистически более обоснован и, судя по невысокой величине ошибки, более точен, нежели регрессионный метод. Основную погрешность вносит возможность случайного смещения модального класса, от которого зависит общий объем выборки, а значит, и доля в 5 %. Метод регрессионной оценки значения температуры с нулевой частотой дает достаточно однородные результаты, но только для гладкого распределения при большом объеме выборки (500 наблюдений температуры выше 33 °С). На наш взгляд, оба этих метода годятся для указанных целей и могут быть рекомендованы для использования.

Причины значимых отличий параметров терморегуляции у отдельных особей гадюки, которые пока не ясны и рассматриваются как случайные, могут быть связаны с тонкими физиологическими различиями, например, со стадией переваривания пищи, возрастом особи, скрытыми болезнями, стадией линьки и пр. Теперь задача состоит в том,

чтобы выявить факторы, ответственные за варьирование индивидуальных параметров терморегуляции, а также расширить спектр таких параметров.

Заключение

1. Оценки параметров терморегуляции у особей обыкновенной гадюки из разных частей ареала, удаленных на 1500 км, значимо не отличаются.

2. Оценки максимальной типичной температуры у некоторых особей обыкновенной гадюки из Карелии отличаются значимо.

3. Варьирование значений максимальной типичной температуры у разных особей обыкновенной гадюки из Карелии не связано с полом, окраской и массой тела.

4. Показатель «типичная максимальная температура» легко определяется по наборам данных, имеет невысокую изменчивость для выборок объемом 300–500 вариантов и обладает статистической ошибкой, что позволяет выполнять статистические сравнения параметров терморегуляции рептилий.

Библиография

- Ганюшина Н. Д., Коросов А. В., Литвинов Н. А., Четанов Н. А. Наружная и внутренняя температуры тела обыкновенной гадюки // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. 2019. № 2. С. 17–27.
- Коросов А. В. Новое слово в термобиологии рептилий? // Принципы экологии. 2015. № 1. С. 77–85. DOI: 10.15393/j1.art.2015.4162
- Коросов А. В. Простая модель баскинга обыкновенной гадюки (*Vipera berus*) // Современная герпетология. 2008. Т. 8. Вып. 2. С. 118–136.
- Коросов А. В., Ганюшина Н. Д. Методы оценки параметров терморегуляции рептилий (на примере обыкновенной гадюки, *Vipera berus* L.) // Принципы экологии. 2020. № 4. С. 88–103. DOI: 10.15393/j1.art.2020.11322
- Литвинов Н. А., Четанов Н. А., Ганцук С. В. Принципы оценки термоадаптационных возможностей рептилий / Вестник ТГУ. 2013. Т. 18. Вып. 6. С. 3035–3038.
- Мастичкий С. Э., Шитиков В. К. Статистический анализ и визуализация данных с помощью R. М.: ДМК Пресс, 2015. 495 с.
- Уланова Е. С. Агрометеорологические условия и урожайность озимой пшеницы. Л.: Гидрометеиздат, 1975. 303 с.
- Черлин В. А. Термобиология рептилий. Общая концепция. СПб.: Русско-Балтийский информационный центр «Блиц», 2012. 362 с.
- Шитиков В. К., Розенберг Г. С. Рандомизация и бутстреп: статистический анализ в биологии и экологии с использованием R. Тольятти: Кассандра, 2013. 314 с.
- Cumming G., Finch S. Inference by Eye: Confidence Intervals and How to Read Pictures of Data // American Psychologist. 2005. Vol. 60 (2). P. 170–180.
- Herczeg G., Saarikivi J., Gonda A., Perälä J., Tuomola A., Merilä J. Suboptimal thermoregulation in male adders (*Vipera berus*) after hibernation imposed by spermiogenesis. // Biological Journal of the Linnean Society. 2007. No. 92. P. 19–27.
- Lourdais O., Guillon M., DeNardo D., Blouin-Demers G. Cold climate specialization: Adaptive covariation between metabolic rate and thermoregulation in pregnant vipers // Physiology & Behavior. 2013. No. 119. P. 149–155.

THERMOREGULATION PARAMETERS OF THE COMMON ADDER (*VIPERA BERUS* L.) IN DIFFERENT PARTS OF THE AREA

KOROSOV
Andrey Victorovich

DSc, Petrozavodsk State University, korosov@psu.karelia.ru

LITVINOV
Nikolay Antonovich

PhD, Perm Pedagogical University, ganshchuk@mail.ru

GANYUSHINA
Natalya Dmitrievna

Petrozavodsk State University, ekoni@mail.ru

CHETANOV
Nikolay Anatolyevich

PhD, Perm Pedagogical University, chetanov@yandex.ru

Keywords:
common adder
range
thermoregulation
thermophysiological
parameters

Summary: The parameters of thermoregulation of similar in size and color individuals of the common adder living in the Perm region and the Republic of Karelia are considered. Statistically justified “thermophysiological” parameters are proposed as characteristics for comparison – “average optimal temperature”, “average basking temperature” and “typical maximum temperature” of the body. According to the studied parameters, there were no significant differences between individuals from different regions. Some individuals have significant differences in typical maximum temperature, which are not related to the size or color of the animals.

Received on: 28 September 2021

Published on: 10 October 2021

References

- Cherlin V. A. Thermobiology of reptiles. General concept. SPb.: Russko-Baltiyskiy informatsionnyy centr «Blic», 2012. 362 p.
- Cumming G., Finch S. Inference by Eye: Confidence Intervals and How to Read Pictures of Data, *American Psychologist*. 2005. Vol. 60 (2). P. 170–180.
- Ganyushina N. D., Korosov A. V., Litvinov N. A., Chetanov N. A. External and internal temperature of common adder's body, *Izvestiya vysshih uchebnykh zavedeniy. Povolzhskiy region. Estestvennye nauki*. 2019. No. 2. P. 17–27.
- Herczeg G., Saarikivi J., Gonda A., Perälä J., Tuomola A., Merilä J. Suboptimal thermoregulation in male adders (*Vipera berus*) after hibernation imposed by spermiogenesis., *Biological Journal of the Linnean Society*. 2007. No. 92. P. 19–27.
- Korosov A. V., Ganyushina N. D. Methods for evaluating thermoregulation parameters of reptiles (on the example of the common adder, *Vipera berus* L.), *Principy ekologii*. 2020. No. 4. P. 88–103. DOI: 10.15393/j1.art.2020.11322
- Korosov A. V. Is it a milestone in the thermobiology of reptiles?, *Principy ekologii*. 2015. No. 1. P. 77–85. DOI: 10.15393/j1.art.2015.4162
- Korosov A. V. Simple model of common adder's basking// *Sovremennaya gerpetologiya*. 2008. T. 8. Vyp. 2. P. 118–136.
- Litvinov N. A., Chetanov N. A., Ganshchuk S. V. Principles of evaluation of thermoadaptation capabilities of reptiles, *Vestnik TGU*. 2013. T. 18. Vyp. 6. P. 3035–3038.
- Lourdais O., Guillon M., DeNardo D., Blouin-Demers G. Cold climate specialization: Adaptive covariation between metabolic rate and thermoregulation in pregnant vipers, *Physiology & Behavior*. 2013. No. 119. P. 149–155.
- Mastickiy S. E., Shitikov V. K. Statistical analysis and data visualization using R. DMK Press, 2015. 495 p.
- Shitikov V. K., Rozenberg G. S. Randomization and bootstrap: statistical analysis in biology and ecology using R. Tol'yatti: Kassandra, 2013. 314 p.
- Ulanova E. S. Agrometeorological conditions and winter wheat yield. L.: Gidrometeoizdat, 1975. 303 p.



УДК 597.551.2:591.4(282.247.11.044)

ФЕНОТИПИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ И ТЕМП РОСТА ЛЕЩА *ABRAMIS BRAMA* (LINNAEUS, 1758) В СЕВЕРО-ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ НАТИВНОГО АРЕАЛА

РАФИКОВ

Руслан Раисович

к. б. н., Институт биологии Коми научного центра Уральского отде-
ления Российской академии наук, rafikov@ib.komisc.ru

Ключевые слова:
морфологическое
разнообразие
темпп роста
лещ
Печора
биологические
параметры
фенотипическая
изменчивость

Аннотация: Рассмотрены основные фенотипические характеристики – морфологическое разнообразие и темп роста леща из р. Печора, являющейся крайней северо-восточной границей нативного ареала данного вида. Показана область его распространения на территории европейского северо-востока России. Выявлено, что наиболее оптимальными местообитаниями леща в бассейне р. Печора является придаточная система – многочислен-ные шары (протоки и рукава) и курьи (неотшнурованные старичные водо-емы) нижнего течения. Предполагается, что этому способствуют их благо-приятный температурный режим и хорошо развитая кормовая база, что подтверждает анализ размерно-весовых характеристик. Показано, что ста-тистически значимые различия в средних значениях меристических пока-зателей выборок леща из русел рек Печора и Вычегда отсутствуют. Уровень внутривидового морфологического разнообразия, установленный с помощью показателя «μ» Животовского, также указывает на фенотипиче-скую идентичность исследованных группировок. В качестве основной при-чины низкой величины изменчивости предполагается устойчивая феноти-пическая (генотипическая) структура данного вида. Возможно, не менее важным фактором является малое время изоляции изучаемых популяций леща.

© Петрозаводский государственный университет

Получена: 09 февраля 2021 года

Подписана к печати: 27 сентября 2021 года

Введение

Для рек европейского северо-востока Рос-сии отмечена тенденция изменения их рыб-ного населения в сторону уменьшения доли представителей лососево-сигового комплек-са и увеличения частиковых видов рыб (Но-воселов, 2000). В бассейне р. Печоры – са-мой крупной и наиболее значимой для пре-сноводного промышленного рыболовства указанного региона – произошло снижение численности таких промыслово-ценных ви-дов рыб, как лосось атлантический, или сем-га *Salmo salar* (Linnaeus, 1758), сиг обыкно-венный *Coregonus lavaretus* (Linnaeus, 1758), ряпушка *Coregonus albula* (Linnaeus, 1758), омуль *Coregonus autumnalis* (Pallas, 1776), а нельма *Stenodus leucichthys nelma* (Pallas,

1773) и вовсе занесена в Красную книгу Ре-спублики Коми (Сидоров, Решетников, 2014; Красная книга..., 2019). Основной причиной происходящих изменений являются ирра-циональное рыболовство и браконьерство, которые нацелены на изъятие наиболее ценных проходных и полупроходных видов рыб. На фоне происходящих изменений в бассейне р. Печоры увеличивается промы-словое значение менее ценных представите-ли ихтиофауны, одним из которых является лещ *Abramis brama* (Linnaeus, 1758). Так, по сравнению с периодом середины XX в., ког-да объем его добычи не превышал 2 т (Зве-рева и др., 1953), доля вылова леща по бас-сейну р. Печоры за период с 2017 по 2019 г. составила от 4.2 до 8.4 т.

Ареал леща на территории европейского северо-востока России включает бассейны таких крупных рек как Печора, Северная Двина и Мезень. В русле р. Мезень данный вид распространен до притока – р. Ирва, устье которого располагается у с. Глотова в верхнем течении реки. По наиболее крупному притоку – р. Вашка, лещ отмечался в уловах немного выше с. Важгорт. В бассейне р. Вычегда лещ характеризуется большей численностью и отмечается от устья с Северной Двиной до с. Мыелдино в верхнем течении. В наиболее крупном притоке – р. Сысола, распространен до впадения притока – р. Кажим.

В рамках рассматриваемой области бассейна р. Печора имеет наибольшую площадь и лидирует по добыче водных биоресурсов. По данным исследований, проводимых в XX веке, изучаемый вид был распространен здесь в пойменных водоемах нижнего течения, а также единично отмечается в среднем течении и низовье р. Усы – наиболее крупного притока, впадающего ниже по течению от г. Печора (Зверева, Кучина, Остроумов, 1953; Кучина, 1962; Соловкина, 1975; Пономарев, Юркин, 1996).

Несмотря на длительный период изучения рыбного населения бассейна р. Печоры (Зверева, 1969; Соловкина, 1975; Новоселов, 2000; Биологическое разнообразие..., 2012; Сидоров, Решетников, 2014 и др.), ареал и особенности биологии леща практически не описаны, т. к. основное внимание исследователей было направлено на изучение более коммерчески значимых объектов рыболовства.

Тем не менее в XX в. на территории России лещ являлся одним из главных объектов пресноводного рыболовства, а также активно использовался для пастбищного рыбоводства и формирования ценного в рыбохозяйственном отношении населения различных озер и водохранилищ (Никольский, 1971). Ареал данного вида занимает обширную территорию Европы к востоку от Пиренейского полуострова до Уральских гор. Бассейн р. Печоры является самой крайней северо-восточной частью его нативного ареала (Атлас..., 2003). Активные акклиматизационные мероприятия, проводимые в XX в., позволили данному виду сформировать устойчивые популяции в Байкало-Ангарском бассейне, а также реках Обь и Иртыш, где он является наиболее успешным и широко распространившимся интродуцентом (Кудерский, 2015; Интересова, 2016).

Цель данной работы – охарактеризовать морфологические особенности и темп роста крайней северо-восточной нативной популяции леща.

Материалы

Отлов рыб произведен в русле р. Печоры в районе острова Малый Якшенский (66°07'41" с. ш. 52°33'18" в. д.) в июле 2017–2019 гг. с применением ставных жаберных сетей с ячейей от 30 до 80 мм и высотой от 1.8 до 6 м (рисунок).

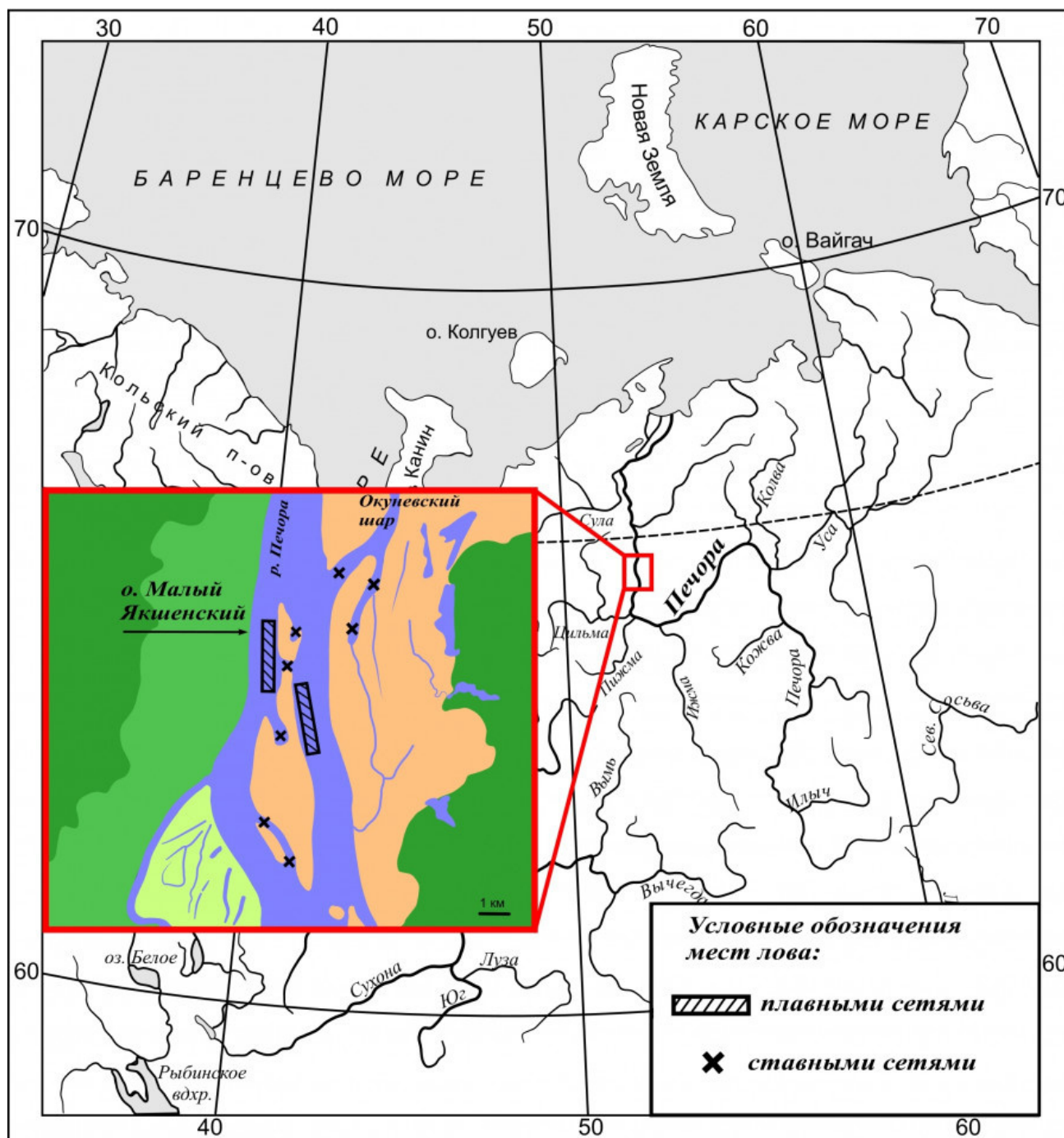
Всего методом биологического анализа обработано 76 экз. леща. Для 34 экз. проведен полный морфобиологический анализ по общепринятой методике (Правдин, 1966). Для сравнительного анализа меристических признаков использована выборка леща (32 экз.) из магистрального русла среднего течения р. Вычегды (61°47'45" с. ш. 51°49'24" в. д.), собранная в июле 2020 г.

Методы

Статистическая обработка данных проведена с использованием программного пакета PAST 3.25. Проверка типа распределения осуществлялась с помощью критерия Шапиро – Уилка. Достоверность различий средних значений признаков в выборках рыб определялась с помощью критерия Стьюдента. Вследствие отсутствия полового диморфизма по всем исследованным меристическим признакам выборки представлены смешанным по половому составу материалом. Для оценки уровня морфологического разнообразия применен показатель Животовского μ . Приведены значения для каждого признака отдельно с последующим расчетом для всей выборки (Животовский, 1980). Возраст рыб определялся по чешуе. За годовое кольцо принимали участок прерывистых склеритов, которые просматриваются по всему периметру чешуйки (Чугунова, 1959; Дгебуадзе, 2001).

Результаты

Река Печора берет свое начало на Северном Урале на высоте 676 м над уровнем моря и впадает в Печорскую губу Баренцева моря. Движение речных вод ориентировано в северном направлении, что приводит к несинхронному вскрытию реки и достаточно сложному и продолжительному весеннему паводку. По нашим наблюдениям, уровень воды в Усть-Цилемском районе в мае – июне может быть на 12 м, а в июле на 5–7 м выше меженного. Подобный режим



Карта-схема района отлова леща в р. Печора
 Sketch map of catching bream in the Pechora River.

отражается и на характере промышленного рыболовства в низовье р. Печоры. При достаточно высоком режиме паводковых вод (свыше 7 м) рыболовство осуществляется с помощью ставных жаберных сетей не только в открытых пространствах шаров и курей и подтопленных островов, но и в их зарослях околотоводной растительности (ивняк и кустарники). Для этого в период межени в прибрежной растительности расчищаются специальные полосы, которые называются «ворга». Их длина составляет от 30 до 60 м,

ширина 2–3 м. Используются для последующей установки сетей в половодье. Ко второй половине июля уровень воды в реке снижается до 3–5 м выше меженного. В этот момент начинается подготовка тоней для лова плавными сетями в магистральном русле и наиболее крупных шарах р. Печоры.

Большая часть (90 %) особей леща была отловлена нами в придаточной системе реки, т. е. Окуневском шаре (речной рукав) и впадающей в нее Якшенской курье. Такие неглубокие (1–3 м) прибрежные местообит-

тания с медленным течением или его полным отсутствием являются наиболее оптимальными для его жизнедеятельности. На таких защищенных от ветра и прогреваемых участках формируется богатая кормовая база. По данным О. С. Зверевой (1969), биомасса бентоса проток и курей в низовье р. Печоры колеблется в широком диапазоне значений – от 0.3 до 50 г/м² (при средних значениях 12–15 г/м²), тогда как в русле реки биомасса бентоса составляет от 0.02 до 11.7 г/м² (при средних значениях 1–2 г/м²).

Для нижнего течения р. Печоры характерна значительная паводковая эрозия, воздействующая на отложения поймы и борových террас. Этот процесс приводит к формированию крупных пологих излучин, а также

различных пойменных озер, проток и курей. Такое расплавленное распределение водных масс приводит к их лучшему прогреву. Температура воды в нижнем течении р. Печоры в июле – августе может отличаться на 2–3 градуса от таковой на участке среднего течения, куда впадают различные холодноводные притоки, стекающие с приполярной и северной частей Уральских гор (Зверева, 1969).

Оценка, составленная по наблюдаемым данным, свидетельствует о достаточно высоких характеристиках роста (табл. 1). Так, темп роста леща из нижнего течения р. Печоры превосходит таковой у популяций из водоемов Карелии (Сямозеро и Кедрозеро).

Таблица 1. Средняя стандартная длина (мм) и масса (г) особей леща разных возрастных групп (наблюдаемые данные)

Водоем, годы		Возраст, лет									Источник
		5+	6+	7+	8+	9+	10+	11+	14+	15+	
Печора, 2017–2019	AD	207	230	257	298	321	343	363	421	430	Наши данные
	P ₁	199	273	378	623	718	931	1116	1622	1925	
Кедрозеро, 2015–2016	AD	171	205	233	282	295	300	-	-	-	Стерлигова и др., 2018
	P ₁	90	140	220	350	500	625	-	-	-	
Сямозеро, 1986–1992	AD	165	204	241	289	310	327	345	383	393	Стерлигова и др., 2002
	P ₁	73	147	238	387	564	617	734	1009	1199	
Рыбинское вод-ще	AD	273	306	336	364	390	416	436	480	499	Бражник и др., 2008
	P ₁	301	420	560	695	865	1048	1208	1616		
Каспий, 1966–1973	AD	297	323	344	367	389	399	427	-	-	Беляева и др., 1989
	P ₁	571	739	909	1139	1260	1470	1730	-	-	
Средняя Обь, 2015	AD	290	305	344	-	390	430	-	-	-	Интересова, Ростовцев, 2017
	P ₁	586	883	1043	-	1505	2154	-	-	-	
Братское вод-ще, 2016	AD	300	334	362	385	408	455	-	-	-	Понкратов, Юрин, 2017
	P ₁	601	835	1062	1209	1546	1815	-	-	-	

Примечание. AD – средняя стандартная длина, P₁ – масса особей до вскрытия.

Судя по всему, в этих олиготрофных и малокормных озерах условия обитания далеки от оптимальных для исследуемого вида. В то же время по размерно-весовым параметрам печорский лещ незначительно уступает особями из Рыбинского водохранилища. Существенные различия выявлены при сравнении с более южными локалитетами леща, а также формирующимися группировками на новой части ареала, например в Обь-Иртышском и Ангарском бассейнах.

Размах изменчивости длины тела (AD) в выборке леща колебался от 203 до 430 мм, с общей массой тела рыб от 190 до 1925 г (табл. 2). Возраст отловленных особей – от 5 до 15 лет при доминировании 6+ и 7+-лет-

них возрастных групп, которые составили 57 % наших уловов. Наиболее крупные особи представлены единично. Соотношение полов практически равное – 56 % самок и 44 % самцов.

Известно, что процесс роста организма специфичен для различных видов рыб и, как другие видовые признаки, является приспособлением, обеспечивающим единство вида и среды (Никольский, 1974). Полученная оценка темпа роста леща из нижнего течения р. Печоры оказалась выше ожидаемой и свидетельствует о благоприятных условиях нагула. Развитая здесь придаточная система реки обеспечивает хорошую кормовую базу и лучший прогрев водной массы

Таблица 2. Минимальные (min), максимальные (max) и средние (mean) значения основных биологических параметров леща нижнего течения р. Печоры

Возраст, лет	Кол-во, экз.	Длина тела (AD)			Масса тела, г (P_1)		
		min	max	mean	min	max	mean
5+	4	203	215	207	190	212	199
6+	21	212	245	230	196	356	273
7+	22	243	275	257	300	480	378
8+	7	275	314	298	446	776	623
9+	6	311	335	321	661	768	718
10+	8	327	360	343	763	1104	931
11+	6	343	390	363	946	1445	1110
14+	1		421			1622	
15+	1		430			1925	

Примечание. min-max – пределы варьирования, mean – среднее значение.

(Зверева, 1969). Видимо, эти особенности и определяют приуроченность данного вида именно к нижнему течению р. Печоры, тогда как в других крупных речных системах европейского северо-востока России лещ встречается вплоть до их верхних течений.

Величина и диапазон изменчивости меристических показателей леща из бассейна

р. Печоры соответствуют ее видовым стандартам (Атлас., 2003). Отсутствие полового диморфизма по представленным признакам позволяет привести смешанный по половому составу материал (табл. 3). По данным проведенного статистического сравнения отловленных групп особей каких-либо значимых различий не обнаружено.

Таблица 3. Меристические признаки исследованных выборок леща

Признаки	Номинативная форма (Атлас..., 2003)	р. Печора ($n = 34$)			р. Вычегда ($n = 32$)		
		min	max	$\bar{x} \pm x_m$	min	max	$\bar{x} \pm x_m$
<i>II</i>	49–60	52	58	54.76 ± 0.33	52	60	55.10 ± 0.45
<i>D</i>	9–10	9	10	9.06 ± 0.04	9	10	9.05 ± 0.05
<i>A</i>	23–30	23	28	25.52 ± 0.24	23	27	25.35 ± 0.26
<i>V</i>	–	8	9	8.12 ± 0.06	8	9	8.05 ± 0.05
<i>P</i>	–	15	18	16.42 ± 0.12	16	17	16.50 ± 0.11
<i>sp. br.</i>	18–26	22	26	24.45 ± 0.19	21	27	24.03 ± 0.31
<i>vert.</i>	43–47	44	46	44.45 ± 0.11	43	45	44.10 ± 0.12

Примечание. min-max – пределы варьирования, $\bar{x} \pm x_m$ – среднее значение признака $\pm$ его ошибка, *II* – число прободенных чешуй в боковой линии, *D*, *A*, *V*, *P* – число ветвистых лучей соответственно в спинном, анальном, брюшном и грудном плавнике, *sp. br.* – число тычинок на 1-й жаберной дуге, *vert.* – число позвонков.

Сравнение полученных результатов с доступными для анализа опубликованными данными (Яковлев, Изюмов, 1982; Изюмов, 1984) показало минимальный уровень различий (1–2 признака из 6 использованных) по сравнению с выборками рыб из центральной части ареала (Рыбинское водохранилище). Какой-либо изменчивости в широтном градиенте в бассейнах рек Печора и Вычегда нами вовсе не обнаружено.

Можно отметить, что исследованные признаки характеризуются разной степенью вариабельности. Так, количество неветвистых лучей в спинном, брюшном и грудном плавниках имеет наименьший размах изменчивости, составляющий от 1 до 3 вари-

антов (табл. 4). Наиболее высокие значения разнообразия характерны для метамерных структур, имеющих большое число элементов. К таковым можно отнести число лучей в анальном плавнике (5–6 вариантов), количество жаберных тычинок (5–6 вариантов) и прободенных чешуй (7–8 вариантов) в боку тела. Исключение составило лишь число позвонков (3 варианта). Рассчитанные на основе этих данных выборочные значения внутрипопуляционного морфологического разнообразия μ достоверно не отличаются, что свидетельствует о сходном фенотипическом разнообразии исследованных выборок леща (табл. 4).

Таблица 4. Основные показатели изменчивости меристических признаков леща из бассейнов р. Печоры и р. Вычегды

Признак (количество)	Нижнее течение р. Печоры				Среднее течение р. Вычегды			
	min	max	<i>m</i>	μ	min	max	<i>m</i>	μ
<i>ll</i>	52	58	7	6.89 ± 0.15	52	60	8	7.10 ± 0.37
<i>D</i>	9	10	2	1.48 ± 0.15	9	10	2	1.44 ± 0.20
<i>A</i>	23	28	6	5.62 ± 0.25	23	27	5	4.69 ± 0.27
<i>V</i>	8	9	2	1.65 ± 0.13	8	9	2	1.44 ± 0.20
<i>P</i>	15	17	3	3.08 ± 0.29	15	17	3	2.56 ± 0.24
<i>sp.br.</i>	22	26	5	4.55 ± 0.25	21	27	6	5.24 ± 0.45
<i>vert.</i>	44	46	3	2.57 ± 0.18	43	45	3	2.56 ± 0.24
Уровень морфологического разнообразия, рассчитанный по выборке (μ)				3.69 ± 0.08	3.58 ± 0.14			

Примечание. min-max – пределы варьирования признака, *m* – количество морф (вариант), μ – показатель Животовского. Условные обозначения морфологических признаков соответствуют таковым в табл. 3.

Обсуждение

Авторы публикаций по бассейну р. Волги уже указывали на отсутствие изменчивости меристических признаков разных выборок леща (Яковлев, Изюмов, 1982). На основании собственных данных они доказали мономорфность изученных популяций и выдвинули гипотезу о том, что значительный уровень изменчивости может наблюдаться в группировках, обитающих в экстремальных условиях, например на границе занимаемого ареала. Однако результаты проведенного нами исследования позволили выявить лишь минимальные различия (1–2 признака) с выборками леща из центральной (на территории России) части ареала.

Отсутствие значимых различий средних значений счетных признаков и сходный уровень морфологического разнообразия у исследованных водоборок леща может свидетельствовать об устойчивой фенотипической (генотипической) структуре данного вида на территории европейского северо-востока России. Необходимо отметить, что территория северного склона Русской равнины подвергалась масштабным геологическим событиям, которые приводили к постоянному переформированию как гидрографической сети, так и ее рыбного населения (Зверева, 1969). Возможно, что заселение леща в бассейн р. Печоры произошло относительно недавно (при отступании льдов четвертичного периода). В таком случае малое время изоляции разделившихся популяций леща на фоне устойчивой структуры данного вида способствует сохранению сходного фенотипического (генетического) разнообразия.

Структура фауны рыб гетерогенна по

своему происхождению и складывается из различных фаунистических комплексов (Никольский, 1980). В соответствии с данной концепцией специфика видов определяется характером их приспособлений к условиям той ландшафтно-географической зоны, в которой шло формирование комплекса. В частности, лещ относится к понтокаспийскому фаунистическому комплексу, представители которого адаптированы к замедленному течению и характеризуются теплолюбивостью, порционным нерестом, возможностью использования разного нерестового субстрата. По характеру питания в основном бентофаги.

Ранее высказано предположение, что в теплые фазы постледниковья теплолюбивые представители ихтиофауны могли иметь более широкое распространение в бассейне Северного Ледовитого океана (Никольский, 1943, 1971). Широкое распространение леща в бассейнах крупных рек европейского северо-востока России, а также недавние находки краснопёрки *Scardinius erythrophthalmus* (Linnaeus, 1758) в реках Северная Двина и Онега (Бознак, 2008; Дворянкин, 2014) и верховки *Leucaspis delineatus* (Heckel, 1843) в р. Печоре (Рафиков, 2018) свидетельствуют в его пользу.

Заключение

Проведенная работа показала, что наиболее типичными местообитаниями леща в бассейне р. Печоры являются придаточные элементы русла – шары и курьи нижнего течения. Темп роста исследованной популяции оказался выше ожидаемого. Тем не менее роль леща в структуре рыбного населения, а соответственно и рыболовства в нижнем

течении р. Печоры остается второстепенной.

Анализ изменчивости меристических признаков выявил отсутствие фенотипической обособленности исследованных выборок леща из бассейнов рек Печора и Вычегда. В качестве факторов, объясняющих данное явление, можно предположить достаточно устойчивую фенотипическую (гене-

тическую) структуру данного вида и малое время изоляции его разделившихся популяций. Дальнейшее изучение популяций леща, обитающих в водных объектах с различной степенью изоляции от магистральных русел крупных рек европейского северо-востока России, поможет подтвердить наше предположение.

Библиография

- Атлас пресноводных рыб России: В 2 т. Т. 1 / Под ред. Ю. С. Решетникова. М.: Наука, 2003. 379 с.
- Беляева В. Н., Власенко А. Д., Иванов В. П. Каспийское море. Ихтиофауна и промысловые ресурсы. М.: Наука, 1989. 236 с.
- Биологическое разнообразие Республики Коми / Под ред. В. И. Пономарева и А. Г. Татарина. Сыктывкар: Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, 2012. 266 с.
- Бознак Э. И. Красноперка *Scardinius erythrophthalmus* притоков реки Северная Двина // Вопросы ихтиологии. 2008. Т. 48. № 3. С. 427–429.
- Бражник С. Ю., Стрельников А. С., Пшеничный К. В. Изменение показателей линейно-весового роста леща *Abramis brama* Рыбинского водохранилища в зависимости от условий существования популяции // Вопросы рыболовства. 2008. Т. 9. № 3. С. 595–607.
- Дворянкин Г. А. Первая находка красноперки *Scardinius erythrophthalmus* (cyprinidae, cypriniformes) в бассейне реки Онега // Вопросы ихтиологии. 2014. Т. 54. № 1. С. 118–119.
- Дгебуадзе Ю. Ю. Экологические закономерности роста рыб. М.: Наука, 2001. 279 с.
- Жаков Л. А. Ихтиоценоз оз. Воже и его использование // Гидробиология озер Воже и Лача. Л.: Наука, 1978. С. 179–195.
- Животовский Л. А. Показатель внутривидового разнообразия // Журнал общей биологии. 1980. Т. 41. № 6. С. 828–836.
- Захаров А. Б. Современные изменения рыбного населения крупных рек Европейского Северо-Востока России // Российский журнал биологических инвазий. 2011. № 1. С. 23–33.
- Зверева О. С. Особенности биологии главных рек Коми АССР. Л.: Наука, 1969. 279 с.
- Зверева О. С., Кучина Е. С., Остроумов Н. А. Рыбы и рыбный промысел среднего и нижнего течений р. Печоры. М.: АН СССР, 1953. 230 с.
- Изюмов Ю. Г. Популяционная структура леща *Abramis brama* (L.) волжских водохранилищ // Биологические ресурсы водохранилищ. М.: Наука, 1984. С. 227–242.
- Интересова Е. А. Чужеродные виды рыб в бассейне Оби // Российский журнал биологических инвазий. 2016. Т. 9. № 1. С. 83–100.
- Интересова Е. А., Ростовцев А. А. Современное состояние промыслового стада леща *Abramis brama* (L.) средней Оби (в пределах Томской области) // Вестник рыбохозяйственной науки. 2017. Т. 4. № 3 (15). С. 12–19.
- Красная книга Республики Коми. Сыктывкар: Коми республиканская типография, 2019. 768 с.
- Кудерский Л. А. Избранные труды. Исследования по ихтиологии, рыбному хозяйству и смежным дисциплинам. Акклиматизация рыб в водоемах России // Сборник научных трудов ФГБНУ ГосНИОРХ. Т. 4. Вып. 343. СПб.: Товарищество научных изданий КМК, 2015. 290 с.
- Кучина Е. С. Ихтиофауна притоков р. Усы // Рыбы бассейна реки Усы и их кормовые ресурсы. М., Л.: АН СССР, 1962. С. 176–211.
- Никольский Г. В. К истории ихтиофауны бассейна Белого моря // Зоологический журнал. 1943. Т. 22. № 1. С. 27–32.
- Никольский Г. В. Частная ихтиология. М.: Высшая школа, 1971. 472 с.
- Никольский Г. В. Экология рыб. М.: Высшая школа, 1974. 357 с.
- Никольский Г. В. Структура вида и закономерности изменчивости рыб. М.: Пищ. пром-сть, 1980. 183 с.
- Новоселов А. П. Современное состояние рыбной части сообществ в водоемах Европейского Северо-Востока России: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 2000. 50 с.
- Понкратов С. Ф., Юрин В. А. Современное состояние и промысел леща (*Abramis brama* Linnaeus, 1758), акклиматизированного в Братском водохранилище // Вестник рыбохозяйственной науки. 2017. Т. 4. № 1 (13). С. 41–47.
- Пономарев В. И., Юркин О. М. Новые данные по ихтиофауне бассейна реки Усы // Биологические аспекты сохранения видового разнообразия на Европейском Севере. Сыктывкар, 1996. С. 79–86. (Труды Коми научного центра УрО Российской академии наук. № 148).
- Правдин И. Ф. Руководство по изучению рыб. М.: Пищепромиздат, 1966. 376 с.
- Рафиков Р. Р. Фенетическое разнообразие популяций верховки обыкновенной *Leucaspis delineatus*

- (Heckel, 1843) крупных речных систем европейского северо-востока России // Вестник ИБ Коми НЦ УрО РАН (203). 2018. № 1. С. 30–33. DOI: 10.31140/j.vestnikib.2018.1(203).7
- Сидоров Г. П., Решетников Ю. С. Лососеобразные рыбы водоемов европейского Северо-Востока . М.: Товарищество научных изданий КМК, 2014. 346 с.
- Соловкина Л. Н. Рыбные ресурсы Коми АССР . Сыктывкар: Коми книжное изд-во, 1975. 168 с.
- Стерлигова О. П., Павлов В. Н., Ильмаст Н. В. и др. Экосистема Сямозера . Петрозаводск: КНЦ РАН, 2002. 119 с.
- Стерлигова О. П., Ильмаст Н. В., Милянчук Н. П. Рыбное население малых водоемов бассейна Онежского озера и перспективы их использования // Труды КарНЦ РАН. 2018. № 10. Сер. Экологические исследования. С. 96–104. DOI: 10.17076/eco911
- Чугунова М. И. Руководство по изучению возраста и роста рыб . М.: АН СССР, 1959. 164 с.
- Яковлев В. Н., Изюмов Ю. Г. Морфологическая изменчивость и внутривидовая структура волжского леща // Экология водных организмов верхневолжских водохранилищ. Л.: Наука, 1982. С. 171–193.

Благодарности

Данная работа выполнена в рамках государственного задания «Распространение, систематика и пространственная организация фауны и населения животных таежных и тундровых ландшафтов и экосистем европейского северо-востока России» № АААА-А17-117112850235-2.

PHENOTYPIC DIVERSITY AND GROWTH RATE OF BREAM *ABRAMIS BRAMA* (LINNAEUS, 1758) IN THE NORTH-EASTERN PART OF THE NATIVE RANGE

RAFIKOV
Ruslan Raisovich

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

Keywords:
morphological diversity
growth rate
bream
Pechora
biological parameters
phenotypic variability

Summary: This paper described the main phenotypic characteristics - morphological diversity and growth rate of bream from the Pechora River, which is the extreme north-eastern border of the native range of this species. The area of its distribution in the territory of the European northeast of Russia is shown. It was revealed that the most optimal bream habitats in the Pechora River basin are the subordinate system - numerous ducts and non-cutoff bayou lakes of the lower stream of the river. It was assumed that their favorable temperature regime and well-developed food supply contribute to this, which is confirmed by the analysis of size and weight characteristics of bream. It was shown that there are no statistically significant differences in the average values of meristic parameters of bream samples from the channels of the Pechora and Vychegda rivers. The level of intra-population morphological diversity, established using the Zhivotovsky μ index, also indicates the phenotypic similarity of the studied groups. The stable phenotypic (genotypic) structure of this species was assumed to be the main reason for the low variability. Perhaps an equally important factor is the short isolation time of the studied bream populations.

Received on: 09 February 2021

Published on: 27 September 2021

References

- Atlas of freshwater fish of Russia. Vol. 1, Pod red. Yu. P. Reshetnikova. M.: Nauka, 2003. 379 p.
- Belyaeva V. N. Vlasenko A. D. Ivanov V. P. Caspian Sea. Ichthyofauna and commercial resources. M.: Nauka, 1989. 236 p.
- Biological diversity of the Komi Republic, Pod red. V. I. Ponomareva i A. G. Tatarinova. Syktyvkar: Institut biologii Komi NC UrO RAN, 2012. 266 p.
- Boznak E. I. The rudd *scardinius erythrophthalmus* from tributaries of the Northern Dvina, *Voprosy ihtologii*. 2008. T. 48. No. 3. P. 427–429.
- Brazhnik S. Yu. Strel'nikov A. S. Pshenichnyy K. V. Changes in the indicators of linear weight growth of the bream *Abramis brama* of the Rybinsk reservoir depending on the conditions of the population existence, *Voprosy rybolovstva*. 2008. T. 9. No. 3. P. 595–607.
- Chugunova M. I. Guide to the study of the age and growth of Fish. M.: AN SSSR, 1959. 164 p.
- Dgebuadze Yu. Yu. Ecological patterns of fish growth. M.: Nauka, 2001. 279 p.
- Dvoryankin G. A. First documented finding of rudd *Scardinius erythrophthalmus* (cyprinidae, cypriniformes) in the Onega river basin, *Voprosy ihtologii*. 2014. T. 54. No. 1. P. 118–119.
- Interesova E. A. Rostovcev A. A. Current state of *Abramis brama* (L.) harvestable stock in the middle Ob (within Toms region), *Vestnik rybohozyaystvennoy nauki*. 2017. T. 4. No. 3 (15). P. 12–19.
- Interesova E. A. Alien freshwater fish species in the Ob river basin, *Rossiyskiy zhurnal biologicheskikh invaziy*. 2016. T. 9. No. 1. P. 83–100.
- Izyumov Yu. G. Population structure of bream *Abramis brama* (L.) of the Volga reservoirs, *Biologicheskie resursy vodohranilishch*. M.: Nauka, 1984. P. 227–242.
- Kuchina E. S. Ichthyofauna of the Usa River tributaries, *Ryby basseyna reki Usy i ih kormovye resursy*. M., L.: AN SSSR, 1962. P. 176–211.
- Kuderskiy L. A. Selected Works. Research in ichthyology, fisheries and related disciplines. Acclimatization of fish in water bodies of Russia, *Sbornik nauchnyh trudov FGBNU GosNIORH*. T. 4. Vyp. 343. SPb.: *Tovarischestvo nauchnyh izdaniy KMK*, 2015. 290 p.
- Nikol'skiy G. V. Ecology of fish. M.: Vysshaya shkola, 1974. 357 p.
- Nikol'skiy G. V. On the history of the ichthyofauna of the White Sea basin, *Zoologicheskii zhurnal*. 1943. T. 22. No. 1. P. 27–32.
- Nikol'skiy G. V. Particular ichthyology. M.: Vysshaya shkola, 1971. 472 p.

- Nikol'skiy G. V. The structure of the species and the patterns of fish variability. M.: Pisch. prom-st', 1980. 183 p.
- Novoselov A. P. The current state of the fish communities in the water bodies of the European North-East of Russia: Avtoref. dip. ... d-ra biol. nauk. M., 2000. 50 p.
- Ponkratov S. F. Yurin V. A. Current state and fishing for bream (*Abramis brama* Linnaeus, 1758) acclimated to the Bratsk reservoir, *Vestnik rybohozyaystvennoy nauki*. 2017. T. 4. No. 1 (13). P. 41–47.
- Ponomarev V. I. Yurkin O. M. New data on the ichthyofauna of the Usa river basin, *Biologicheskie aspekty sohraneniya vidovogo raznoobraziya na Evropeyskom Severe*. Syktyvkar, 1996. P. 79–86. (Trudy Komi nauchnogo centra UrO Rossiyskoy akademii nauk. No. 148).
- Pravdin I. F. Guide to the study of fish. M.: Pischepromizdat, 1966. 376 p.
- Rafikov R. R. Phenetic diversity of sunbleak *Leucaspis delineatus* (Heckel, 1843) populations of major river systems of European north-east of Russia, *Vestnik IB Komi NC UrO RAN* (203). 2018. No. 1. P. 30–33. DOI: 10.31140/j.vestnikib.2018.1(203).7
- Red Data Book of the Komi Republic. Syktyvkar: Komi respublikanskaya tipografiya, 2019. 768 p.
- Sidorov G. P. Reshetnikov Yu. S. Salmonid fishes of water bodies of the European Northeast. M.: Tovarischestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2014. 346 p.
- Solovkina L. N. Fish resources of the Komi ASSR. Syktyvkar: Komi knizhnoe izd-vo, 1975. 168 p.
- Sterligova O. P. Il'mast N. V. Milyanchuk N. P. Fish population of small water bodies in Onego Lake catchment and their prospective uses, *Trudy KarNC RAN*. 2018. No. 10. Ser. *Ekologicheskie issledovaniya*. P. 96–104. DOI: 10.17076/eco911
- Sterligova O. P. Pavlov V. N. Il'mast N. V. Syamozero ecosystem. Petrozavodsk: KNC RAN, 2002. 119 p.
- Yakovlev V. N. Izyumov Yu. G. Morphological variability and intraspecific structure of the Volga bream, *Ekologiya vodnykh organizmov verkhnevolzhskikh vodohranilishch*. L.: Nauka, 1982. P. 171–193.
- Zaharov A. B. Modern changes in the fish population of major rivers of the European north-east of Russia, *Rossiyskiy zhurnal biologicheskikh invaziy*. 2011. No. 1. P. 23–33.
- Zhakov L. A. Ichthyocenosis of Voget lake and its use, *Gidrobiologiya ozer Vozhe i Lacha*. L.: Nauka, 1978. P. 179–195.
- Zhivotovskiy L. A. Indicator of intrapopulation diversity, *Zhurnal obschey biologii*. 1980. T. 41. No. 6. P. 828–836.
- Zvereva O. S. Kuchina E. S. Ostroumov N. A. Fish and capture fishery of the middle and lower reaches of the Pechora river. M.: AN SSSR, 1953. 230 p.
- Zvereva O. S. Features of the biology of the main rivers of the Komi ASSR. L.: Nauka, 1969. 279 p.



УДК 591.524.11(470.12)

АНАЛИЗ ФАКТОРОВ, ЗНАЧИМЫХ ДЛЯ ЗООБЕНТОСА ОЗЕРА БЕЛОЕ ВОЛОГОДСКОЙ ОБЛАСТИ

ФИЛОНЕНКО

Игорь Владимирович

кандидат биологических наук, Вологодский филиал ФГБНУ «ВНИИ-РО», igor_filonenko@mail.ru

КОМАРОВА

Александра Сергеевна

Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина Российской академии наук, komarova.as90@yandex.ru

ИВИЧЕВА

Ксения Николаевна

кандидат биологических наук, Вологодский филиал ФГБНУ «ВНИИ-РО», ksenya.ivicheva@gmail.com

Ключевые слова:

зообентос
геоинформационные
системы
макрофиты
донные отложения
уровенный режим озера
данные зондирования
Земли

Аннотация: Для получения сопоставимых данных по кормовой ценности в разнотипных водных объектах необходимо учитывать комплексное действие целого ряда факторов (гидрологических особенностей, характера и типа субстрата, наличия высшей водной растительности и др.). В настоящем исследовании предпринята попытка проанализировать влияние некоторых экологических факторов на количественные показатели зообентоса оз. Белое (Вологодская обл.) с использованием результатов полевых исследований 2010–2020 гг., анализа топографических карт и данных дистанционного зондирования Земли. На большей части акватории озера условия обитания бентоса однотипны, что обусловлено морфометрическими параметрами озера и пологим склоном котловины, имеющей чашеобразную форму и постепенное нарастание глубин. Сроки наступления фенологических явлений в пределах судового хода Волго-Балтийского водного пути смещены по отношению к остальной части озера. Среднегодовое количество бентоса оз. Белое характеризуется относительным постоянством, при этом отсутствует четко выраженная сезонная динамика колебаний уровня воды, что негативно отражается на гидробионтах мелководной зоны, вызывая их гибель на обмелевших участках. Степень зарастания акватории составляет 3.6 %, распределение сообществ макрофитов по озеру неравномерное (наибольшие площади зарослей формируются в месте слияния р. Кема и р. Ковжа, в устье р. Мегра, а также в истоке р. Шексна). Бентос зарослей характеризуется средними значениями биомассы, но высокой численностью. Показатели зообентоса оз. Белое могут быть охарактеризованы состоянием бентоценозов глубоководной зоны, показателя песчаной литорали, общего показателя устьевых участков рек и истока р. Шексна. Соотношение площади этих биотопов в оз. Белое, рассчитанное по комплексу характеристик, составило 83.3 %, 10.0 % и 6.7 % соответственно. При использовании средних значений зообентоса оз. Белое за последние 10 лет средневзвешенная численность составляет 2539 экз./м², биомасса – 8.0 г/м².

© Петрозаводский государственный университет

Рецензент: Н. М. Калинкина

Получена: 11 июня 2021 года

Подписана к печати: 10 октября 2021 года

Введение

Сравнительная оценка состояния кормовой базы водоемов предполагает единый подход в проведении гидробиологических исследований. Качественные и количественные показатели бентоса в значительной степени меняются в зависимости от типа субстрата, наличия высшей водной растительности и гидрологических особенностей местообитания. При использовании обобщенных количественных характеристик зообентоса необходимо учитывать вклад отдельных биотопов (Поздеев, Алексеевнина, 2008; Щербина, 2013; Makarevich, 2019; Федорова, 2020). Чаще всего в практике гидробиологических исследований применяется средневзвешенный показатель численности и биомассы бентоса, который рассчитывается с учетом доли площадей различных биотопов в конкретном водоеме. При этом выделение биотопов основывается прежде всего на типе грунта, другие факторы (глубина, тип растительности, гидрохимический и температурный режим и т. д.) учитываются в меньшей степени. В то же время, например, характеристики фитофильного зообентоса и обитателей грунта отличаются в видовом отношении и по количеству (Ивичева и др., 2021). Для того чтобы учесть влияние комплекса факторов при оценке показателей зообентоса, нами предпринята попытка использовать группу методов, позволяющих сочетать результаты натурных исследований, материалы топографических и тематических карт, данных дистанционного зондирования Земли (ДЗЗ). Наиболее эффективно анализ такой информации позволяют выполнять геоинформационные системы (ГИС).

Целью исследования была оценка состояния факторов, определяющих обилие зообентоса оз. Белое (Вологодская обл.). Для ее решения были поставлены следующие задачи: оценить изменение уровня воды в течение года; картировать распределение преобладающих донных субстратов; определить площадь зарастания высшей водной растительностью; получить количественный показатель обилия зообентоса для оз. Белое в целом.

В качестве модельного объекта было выбрано оз. Белое – одно из крупнейших озер Европы (Herdendorf, 1982; Гусаков, Дружинин, 1983), имеющее важное транспортное, рыбопромысловое, водохозяйственное и экологическое значение. Озеро расположе-

но в западной части Вологодской области, является частью Шекснинского водохранилища и входит в состав Волго-Балтийского водного пути. Для него характерна своеобразная динамика уровня воды, обусловленная в первую очередь не сезонным характером осадков или температуры воздуха, а особенностями функционирования водно-транспортной системы. После создания в 1963–1964 гг. Шекснинского водохранилища уровень воды в озере поднялся на 1 м и при нормальном подпорном уровне площадь озера составляет 1290 км² (Литвинов, 2002; Приказ Росводресурсов..., 2017).

Материалы

В работе использованы оригинальные данные гидробиологических исследований за период с 2010 по 2020 г. Сбор проб зообентоса проводили ежегодно. Пробы в прибрежной зоне отбирали ежеквартально в северо-западной (устье р. Ковжа), северной (с. Троицкое), северо-восточной (с. Липин Бор), южной (г. Белозерск) частях озера (рис. 1). В глубоководной части озера одномоментно отбирали серию проб перед ледоставом (сентябрь – октябрь) с использованием научно-исследовательского судна «Ихтиолог». При сборе зообентоса фиксировали показатели среды, преобладающий тип субстрата и наличие высшей водной растительности.

Данные о распределении грунтов получены в результате оцифровки картосхемы донных отложений оз. Белое (Курочкина, 1981). Батиметрическая карта построена интерполяцией значений глубин атласа Волго-Балтийского водного пути (Атлас..., 2004). Динамику уровня воды в оз. Белое оценивали по гидропосту в г. Белозерске (Allrivers.info, 2020). Площадь акватории озера в паводок и межень, степень зарастания макрофитами анализировали по космическим снимкам из каталога U.S. Geological Survey (USGS) (USGS Global Visualization Viewer, 2020) после обработки ДЗЗ.

Методы

Сбор зообентоса на илах осуществляли дночерпателем Петерсона или Ван-Вина с площадью захвата 0.025 м² (в однократной повторности), на плотных субстратах – штанговым дночерпателем ГР-91 с площадью ковша 0.0045 м² (в трех повторностях). Для промывки проб использовали газ с ячейей 250 мкм, фиксация выполнена 40%-м формалином, разбор и диагностику организмов проводили в лаборатории.

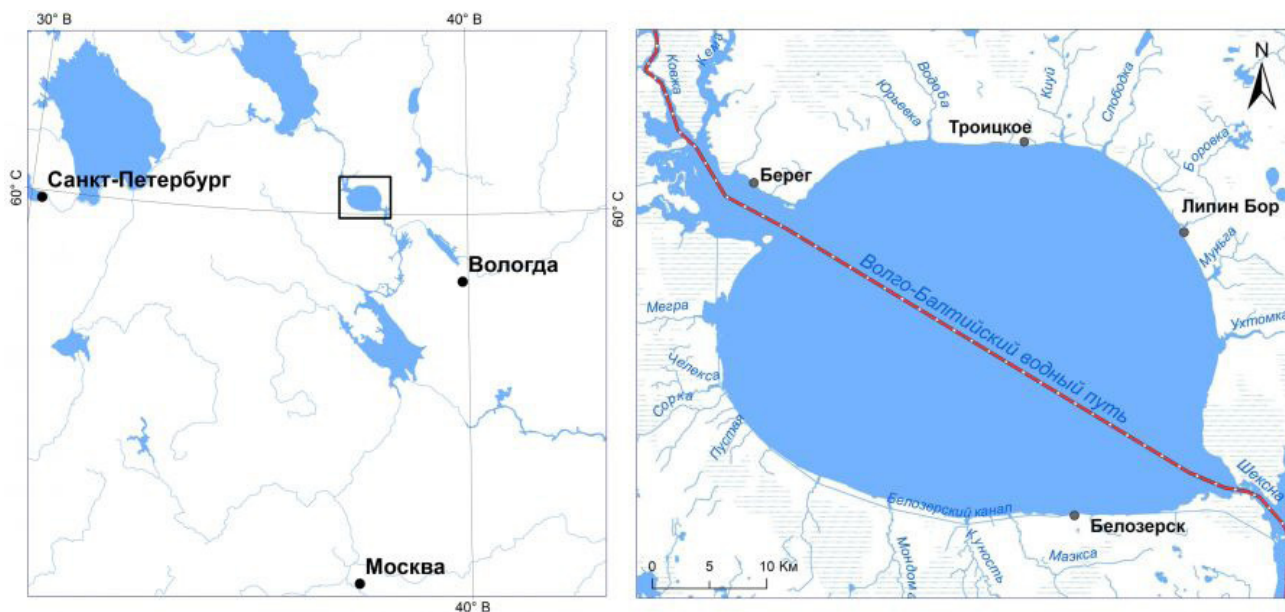


Рис. 1. Карта района исследований и станций отбора проб

Fig. 1. Map of the study area and sampling stations

Показатели кормового зообентоса для всего озера рассчитывали как средневзвешенную величину (Методические рекомендации..., 1983). Всего собрано 250 проб. Для вычисления средневзвешенного показателя использовали численность и биомассу по 218 пробам, собранным в конце вегетационного сезона (средний показатель в августе – ноябре).

В качестве границ анализа ДЗЗ использована вся акватория оз. Белое, разливы в паводок в устьевых участках рек Ковжа, Юрьевка, Киуй, Водоба, Слободка, Боровка, Муньга, Ухтомка, Мегра и истока р. Шексна. Площадь водного зеркала при разных уровнях воды оз. Белое была рассчитана по снимкам ДЗЗ на дату соответствующих значений гидропоста г. Белозерска. Площадь водного зеркала при максимальном уровне воды получена по снимкам Landsat 8 (LC08_L1TP_179018_20200523 и LC08_L1TP_179018_20200615) путем расчета индекса mNDWI (Xu, 2006). Среднеголетний уровень определяли по снимкам спутника Sentinel-2 за май 2018 г. (T37VDG_20180510T084559 и T37VCG_20180510T084559), урез воды при минимальных уровнях – по снимкам за август 2018 г. (T37VDG_20180801T090019 и T37VCG_20180801T090019) с помощью индекса NDWI (McFeeters, 1996). Эти же сцены за август использованы для вычисления зоны, занимаемой водными и прибрежно-водными растениями, путем расчета индекса NDVI (Rouse et al., 1973; Sakuno, Kunii, 2013; Oyama et al., 2015) с дальнейшим сопоставлением с полевыми наблюдениями на кон-

трольных участках мест отбора проб на литорали.

Несмотря на предпочтительное использование индекса mNDWI для оценки площади водных объектов (Xu, 2006), в расчетах по снимкам спутника Sentinel применяли индекс NDWI. Это сделано для достижения единого разрешения растров водной поверхности и вегетационного индекса.

Ошибка картирования растительности по индексу NDVI определена путем сравнения с результатами визуального дешифрирования изображений высокого разрешения сервиса Google maps (0.5 км²) на участок истока р. Шексна за 2018 г. Полностью погруженные в воду растения по ДЗЗ оказались неразличимы, но фиксировались во время полевых исследований среди зарослей гелофитов. В качестве границ для классификации растительности использована площадь озера при максимальных показателях уровня 2020 г. Атмосферную коррекцию ДЗЗ проводили в QGIS. Полученный результат использован только при расчетах индексов mNDWI и NDWI (площадь водного зеркала). Сравнение результатов расчета индекса NDVI, выполненных по снимкам с атмосферной коррекцией, с изображениями высокого разрешения тестовых участков показало отсутствие больших площадей существующих водных растений. Как следствие, для оценки растительности в работе использованы показатели индекса NDVI-снимка, сцена которого покрывает всю акваторию озера, но без атмосферной коррекции. В качестве основного инструмента анализа использовали ArcGIS10.

Результаты

На донные сообщества озер может оказывать влияние ряд факторов: фенологические явления, колебания уровня воды, распределение глубин, тип донных отложений, пространственная структура и степень развития высшей водной растительности. Ниже рассмотрим состояние зообентоса через вклад этих факторов в рамках принадлежности к участкам озера с однородными условиями обитания.

Фенология. Фенологические явления вдоль трассы Волго-Балтийского канала, пересекающей озеро от места впадения р. Ковжа до истока р. Шексна, контрастируют с удаленными участками озера. В зависимости от наличия течения сход и установление ледового покрова происходят в разные сроки. Наиболее ранняя дата очищения ото льда оз. Белое у г. Белозерска приходится на 23 апреля, средняя – 3 мая, поздняя – 2 июня (Атлас..., 2004). На судовом пути эти процессы наблюдаются заметно раньше. К примеру, для р. Шексна в районе с. Иванов Бор эти же даты соответствуют 11 марта, 26 апреля и 16 мая. Так же, если наиболее ранняя дата начала ледостава у г. Белозерска отмечена 20 октября, средняя – 21 ноября, поздняя – 14 декабря, то в р. Шексна (у с. Иванов Бор) эти показатели соответствуют 26 октября, 18 ноября и 6 января. При этом в период вегетации, благодаря ровной береговой линии и ветрам, разница в условиях обитания организмов нивелируется в связи с постоянным активным перемешиванием водных масс (Воронцов, 1981).

Уровенный режим. Абсолютная отметка проектного уровня Волго-Балтийского канала не меняется на протяжении почти 240 км: в нижнем бьефе шлюза № 6 в пос. Деветины Вытегорского района отметка составляет 112.7 м от уровня Балтийской системы высот, а в верхнем бьефе шлюза № 7–8 в пос. Шексна – 112.8 м (Атлас..., 2004). Среднепогодовое значение уровня воды за период с 1 апреля по 31 октября по гидропосту в г. Белозерске составил 113.01 м, минимальные показатели – 112.54 м, средний многолетний максимум – 113.18 м (Allrivers.info, 2020). В 2020 г. отмечался экстремально высокий уровень воды, который в мае составил 113.6 м. Таким образом, амплитуда колебаний в оз. Белое по гидропосту в г. Белозерске за период 2008–2020 гг. составляет 1.24 м при средней глубине 4.0 м и максимальных глубинах 6.3 м (Атлас..., 2004).

Площадь акватории озера при максимальном уровне в мае 2020 г. составила 1239.4 км². За период с 2008 г. это самый высокий уровень воды, как правило, такие значения редко достижимы. Площадь озера при среднепогодовом уровне составила 1215.0 км², при минимальном – 1200.6 км², т. е. водное зеркало (при оценке ДЗЗ на всю акваторию озера) может сокращаться на 3.1 % от уровня 2020 г. (рис. 2). При сравнении со среднепогодовым уровнем водное зеркало оз. Белого уменьшается лишь на 15 км² (1.2 %).

Распределение донных отложений. В результате сопоставления батиметрических данных и карты распределения грунтов (рис. 3) определено, что песчаные субстраты располагаются преимущественно в литоральной зоне от уреза воды до глубины 5.9 м (средняя глубина над песчаными грунтами составляет 3 м). Илистыми субстратами занята центральная часть озера и русла рек (89 % от всей площади озера).

Зарастание. Наибольшие площади зарослей макрофитов расположены в месте слияния р. Ковжа и р. Кема (рис. 4). Весной данная территория представляет собой общий водоем, а в меженный период проявляются контуры берегов рек, существовавших до создания водохранилища. Здесь на мелководьях развиваются как гелофиты, так и погруженные гидрофиты. Схожие условия формируются в устье р. Мегра, где весной образуются существенные площади мелководий, перемежаемые островами (табл. 1). Устья остальных рек простые, однорукавные, больших по площади зарослей водных растений не образуются. В истоке р. Шексна доминантным видом-гелофитом является тростник (*Phragmites australis*), при этом сообщества погруженных водных растений представлены в незначительном количестве в связи с сильным колебанием уровня воды на этом участке (рис. 4). Общая площадь водной и прибрежно-водной растительности, рассчитанная по ДЗЗ, составила 44.8 км² (см. табл. 1). В период снижения уровня воды часть растений оказывается на суше. Так, лишь 13.8 % (6.2 км²) зарослей находятся в воде при самых низких уровнях воды, тогда как оставшаяся часть – на обсыхающих мелководьях (см. табл. 1). Ошибка картирования растительности снимка высокого разрешения сервиса Google maps (0.5 км²) по отношению к результатам дешифрирования с помощью индекса NDVI на участок истока р. Шексна составила 7 %.

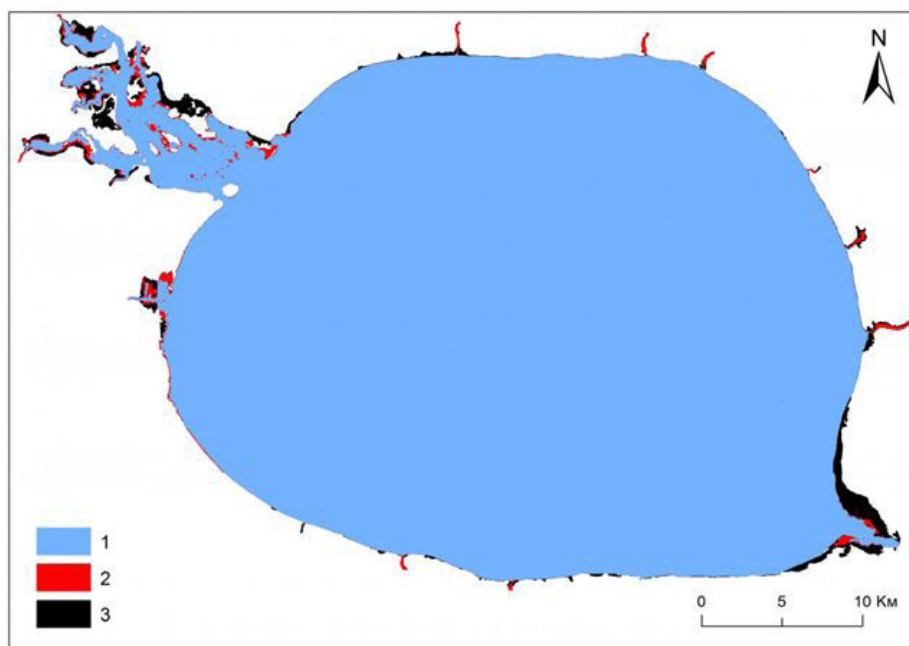


Рис. 2. Площадь акватории оз. Белое при разных уровнях воды: минимальном (1), среднемноголетнем максимальном (2), максимальном 2020 г. (3)

Fig. 2. Water area of Lake Beloe at different water levels: minimum (1), average long-term maximum (2), maximum 2020 (3)

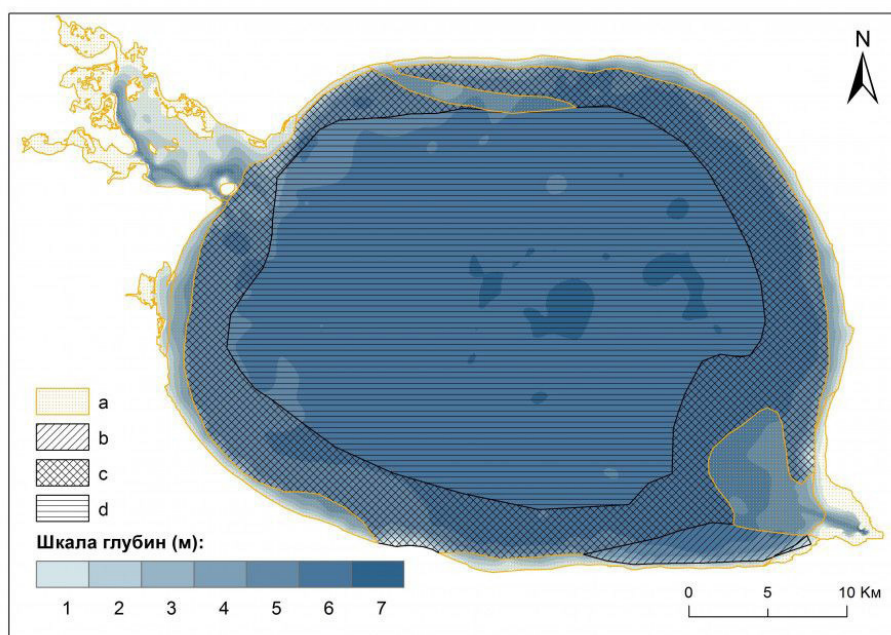


Рис. 3. Распределение донных отложений (по: Курочкина, 1981) на фоне батиметрической карты оз. Белое: а – пески, b – крупноалевритовый ил, c – мелкоалевритовый ил, d – глинистый ил

Fig. 3. Distribution of bottom sediments (according to A. A. Kurochkina, 1981) against the background of the bathymetric map of Lake Beloe: a – sands, b – coarse silt, c – fine silt, d – clayey silt

Распределение зообентоса. Зообентос оз. Белое можно охарактеризовать показателями глубоководной зоны, песчаной литорали и эстуариями устьев рек совместно с истоком р. Шексна (табл. 2). Высокие средние значения характерны для илов глубоководной зоны – 2741 экз./м² и 9.0 г/м². Несколько

ниже показатели в заросших макрофитами устьях рек, характеризующихся чередованием разнотипных донных субстратов, – 2340 экз./м² и 3.5 г/м². Низкие величины обнаружены на песках литоральной зоны – 987 экз./м² и 2.5 г/м² (см. табл. 2).

Таблица 1. Площадь зарастания акватории оз. Белое и отдельных его участков

Участки озера	Площадь зарослей макрофитов, км ²	Степень зарастания акватории, %	Доля макрофитов при минимальном уровне воды, %
Устье р. Ковжа	27	44.6	20.0
Устье р. Мегра	3.5	61.4	14.3
Исток р. Шексна	10.6	60.9	0.9
Озеро в целом	44.8	3.6	13.8

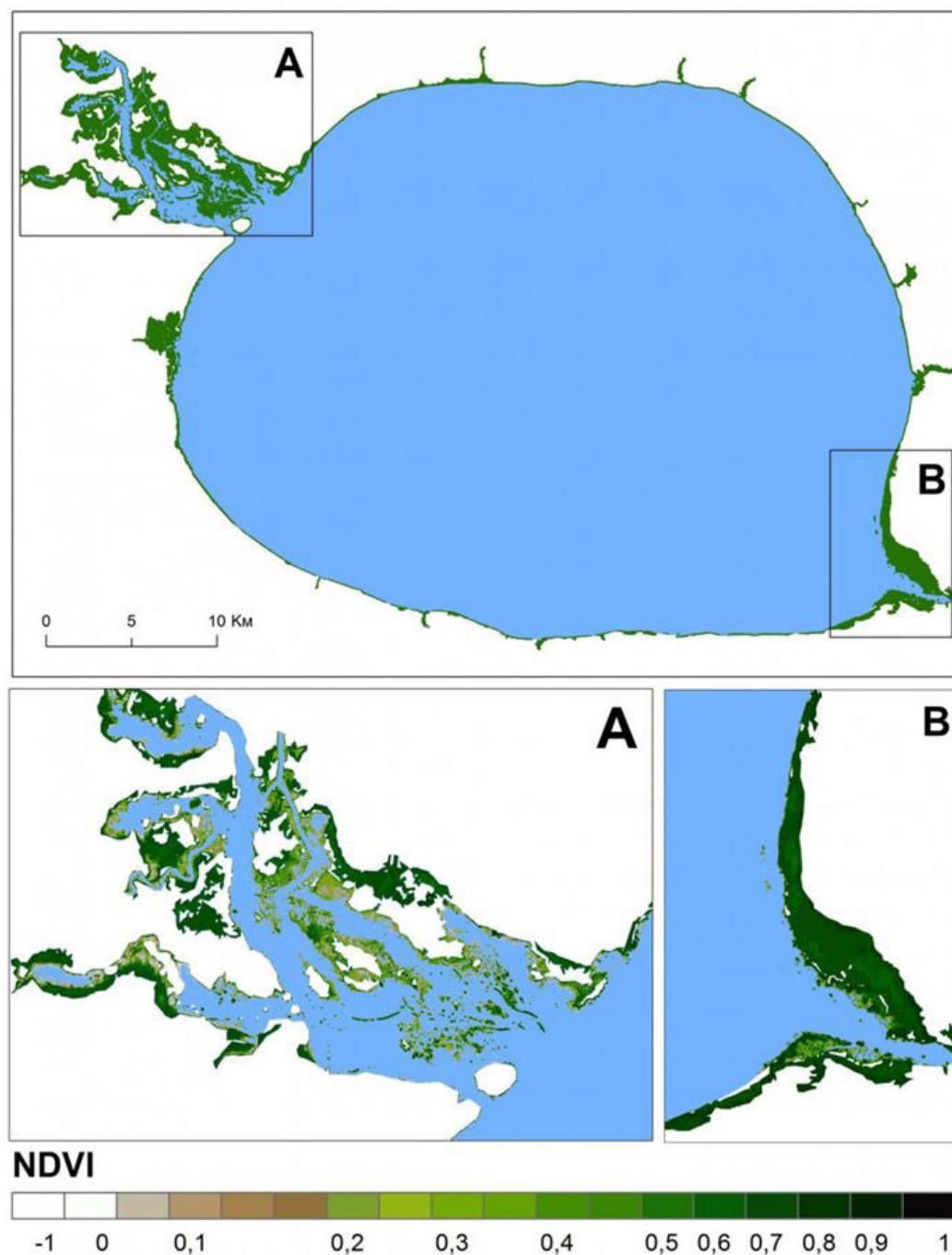


Рис. 4. Степень развития высшей водной растительности в границах максимального уровня воды оз. Белое

Fig. 4. The degree of development of aquatic vegetation within the maximum water level of Lake Beloe

Таблица 2. Средние количественные показатели зообентоса в различных биотопах оз. Белое в 2010–2020 гг.

Тип субстрата	Занимаемая площадь, км ²	Численность		Биомасса	
		экз./м ²	ст. откл.	г/м ²	ст. откл.
Разнотипные илы	1028.0	2741.7	1776.11	9.02	5.560
Песчаные грунты	124.3	987.0	669.24	2.52	1.542
Эстуарии устьев р. Ковжа и р. Мегра, исток р. Шексна	83.6	2339.5	1559.62	3.53	2.167

Обсуждение

Несмотря на однотипные условия обитания зообентоса на большей части акватории оз. Белое, обусловленные пологим склоном котловины (показатель емкости – 0.76) и большими размерами озера (Веселова, Дружинин, 1981), для получения сопоставимых количественных данных необходимо учитывать показатели развития бентосных сообществ глубоководной зоны, песчаной литорали, эстуарии устьев рек (Кема, Ковжа, Мегра) и истока р. Шексна через призму таких факторов, как фенологические процессы, среднегодовая и сезонная динамика уровня воды, донные отложения, характер распределения и степень развития макрофитов.

Сроки наступления сезонных явлений (сход и установление ледового покрова) различаются для судоходной части и отдаленных участков озера. В зимний период участки фарватера остаются долгое время не покрытыми льдом в связи с наличием течения в сторону Рыбинского водохранилища (Литвинов и др., 1981).

В отличие от других крупных озер региона среднесезонный уровеньный режим оз. Белое характеризуется относительным постоянством (среднесезонный уровень по гидропосту г. Белозерска составил 113.0 м; минимальный – 112.5 м; максимальный – 113.2 м) (Allrivers.info, 2020). Для оз. Кубенское амплитуда сезонных колебаний уровня воды может составлять более 2 м. В результате за вегетационный период урез воды в отдельных частях озера смещается до 1 км к центру водоема, что уменьшает зону мелководной литорали на 25 % (Филоненко, 2018). Среднегодовая амплитуда колебаний уровня воды на оз. Воже, по данным М. Ф. Веселовой (1978), составляет 1.4 м.

Для оз. Белое характерно отсутствие четко выраженной сезонной динамики колебания уровня воды. Многолетние показатели гидропоста в г. Белозерске

показывают слабый тренд падения уровня к осени, но периодически годовой максимум может быть достигнут в любой период года. Так же и снижение уровня воды может произойти даже весной, когда сброс воды осуществляется для поддержания работы водного транспорта. Непрогнозируемая динамика уровня воды негативно сказывается на всех гидробионтах мелководной зоны, вызывая их гибель на обмелевших участках.

Преобладание илистых субстратов (89 % от площади озера) и морфометрические параметры водоема, имеющего чащеобразную форму с равномерным нарастанием глубины (Веселова, Дружинин, 1981), определяют однообразие условий обитания донных организмов. Несмотря на представленность илов разного типа, характер распределения зообентоса глубоководной зоны в значительной степени обусловлен уровнем антропогенного воздействия (Филоненко, Ивичева, 2012).

Степень зарастания акватории оз. Белое макрофитами, по нашим данным, незначительна (3.6 %). Для сравнения на оз. Воже данный показатель составляет 10.7 % (Филоненко, Комарова, 2015). По данным И. М. Распопова (1985), высшая водная растительность на оз. Белое занимала площадь в 1320 га, что составляет немногим более 1 % площади водоема. При этом до включения оз. Белое в Волго-Балтийскую систему, по данным автора, площадь зарастания озера достигала 10 %. По материалам картирования 1995 г. зарастание оз. Белое составило 0.5 % от площади акватории и 8.3 % от площади мелководий (Папченков, Козловская, 1998).

Распределение сообществ высшей водной растительности по озеру неравномерное. Основные площади зарослей расположены в северо-западной (устья рек Кема, Ковжа и Мегра) и юго-восточной (исток р. Шексна) частях озера. Наибольшая площадь фитоценозов формируется в месте слияния р. Кема и р. Ковжа (27.0 км²), в

устье р. Мегра (3.5 км²), а также в истоке р. Шексна (10.6 км²). Общая площадь водной и прибрежно-водной растительности для оз. Белое составила 44.8 км². Из них лишь 13.8 % от общей площади зарослей находятся в обводненном состоянии при крайних значениях падения уровня воды. В отдельных частях водоема доля таких биотопов может меняться: в разливах рек Кема и Ковжа составляет 20 %, р. Мегра – 14 %, исток р. Шексна – менее 1 % от площади всех водных растений этих участков. Заросли макрофитов на 90 % представлены воздушно-водными растениями, среди которых доминантом является тростник (*Phragmites australis*). Достаточно слабо развиты гидрофиты и практически отсутствуют гигрофитные ценозы (в частности осочники) (Папченков, Козловская, 1998), что обусловлено сильным и частым волнением (Воронцов, 1981).

Показатели зообентоса оз. Белое могут быть охарактеризованы состоянием бентоценозов, сформировавшихся в устьях рек Кема, Ковжа и Мегра, истоке р. Шексна, а также разнотипных илов глубоководной зоны и песчаной литорали. В большей степени различаются биотопы зообентоса в районе впадения р. Ковжа и в истоке р. Шексна. Здесь определяющее влияние имеют течения, а высшая водная растительность наиболее разнообразна и развита. Активное судоходство, а также проведение дноуглубительных работ по судовому ходу приводят к нарушению структуры донных субстратов и способствуют поступлению в водоем разного рода загрязнителей (Дружинин, Румянцев, 1981).

Без учета экстремально высоких показателей 2020 г. изменения уровня воды оз. Белое в течение года незначительны по амплитуде и оказывают на зообентос умеренное воздействие. Зона, которая обнажается при снижении уровня, занимает не более 3.1 % от всей акватории (если не учитывать отдельно разливы, расположенные в истоке р. Шексна, устьях р. Ковжа и р. Мегра). Здесь обнажается от 34 % (устье р. Ковжа) до 50 % территории (исток р. Шексна и устье р. Мегра). На этих участках развиваются наиболее крупные по площади заросли макрофитов – данные биотопы служат постоянным местообитанием фитофильного зообентоса.

Биотопы прибрежного мелководья расположены на значительном расстоянии от основной магистрали Волго-Балтийского водного пути, где в условиях низкого

коэффициента извилистости береговой линии (1.1) первостепенное значение имеет волновой режим. Макрофиты практически отсутствуют, и высокие показатели зообентоса наблюдаются только среди немногочисленных каменистых гряд. Антропогенное влияние выражено в основном на путях движения крупных судов, для которых возможность подойти к берегу осталась только в районе г. Белозерска и пос. Нижняя Мондома.

Наиболее стабильными характеристиками зообентоса обладает в глубоководной части оз. Белое. Донные субстраты здесь представлены илами, и показатели зообентоса в среднем всегда выше. Основными представителями илов глубоководной зоны являются крупные хирономиды родов *Chironomus*, *Procladius* и виды сем. тубифициды – *Limnodrilus hoffmestery*, *Tubifex newaensis*, *T. tubifex*.

Зообентос активно развивается в зарослях макрофитов, при этом пиковые значения его показателей приходятся на период наибольшего развития фитомассы водной растительности. Сообщества макрофитов приурочены к мелководьям, и падение уровня воды может губительно отражаться не только на зарослях, но и на связанных с ними организмах зообентоса. По урезу воды на каменистых субстратах массово развивается инвазионный вид бокоплавов – *Gmelinoides fasciatus*, хотя общая площадь таких биотопов в озере незначительна.

Для оценки динамики кормовой базы водоема, поиска зависимостей состояния зообентоса и величины добываемых рыбных ресурсов желательно иметь некий общий показатель. В этом отношении характеристикой зообентоса оз. Белое могут быть состояние бентоценозов глубоководной зоны, показатель песчаной литорали, общий показатель устьев рек (Кема, Ковжа и Мегра) и истока р. Шексна. Соотношение этих биотопов в оз. Белое, рассчитанное по комплексу характеристик, составило 83.3 %, 10.0 % и 6.7 % соответственно. При использовании средних количественных значений зообентоса оз. Белое за последние 10 лет средневзвешенная численность составляет 2539 экз./м², биомасса – 8.0 г/м².

Заключение

Применение ГИС для оценки состояния зообентоса водоемов позволяет использовать большой набор разнотипных данных – топографических карт, ДЗЗ,

показателей станций учета. Проведение анализа по стандартизированной схеме дает возможность сравнивать разнотипные водные объекты по кормовой ценности. Определение площади биотопов зообентоса на основе влияния уровня воды, субстрата и степени развития высшей водной растительности позволило оценить средневзвешенную биомассу зообентоса оз. Белое (8.0 г/м^2), что в целом соотносится с величинами для других рыбопромысловых водоемов Вологодской области: оз. Кубенское – 7.1 г/м^2 (Филоненко, 2018),

оз. Воже – 3.0 г/м^2 (Филоненко, Комарова, 2017).

Зонирование водоема посредством геоинформационного анализа во многом применимо в отношении других гидробионтов. Так, площадь зоны затопления и степень развития высшей водной растительности характеризуют состояние основных нерестилищ фитофильных видов рыб и определяют условия формирования скоплений фитофильных видов зоопланктона.

Библиография

- Атлас единой глубоководной системы Европейской части РФ. Т. 3, ч. 2. Волго-Балтийский водный путь. От Онежского озера до Рыбинского водохранилища. М.: Росречфлот, 2004. 14 с.
- Веселова М. Ф. Природные особенности озер Воже и Лача // Гидробиология озер Воже и Лача в связи с прогнозом качества вод, перебрасываемых на юг. Л.: Наука, 1978. С. 5–11.
- Веселова М. Ф., Дружинин Г. В. Природные условия, этапы освоения и история исследования // Антропогенное влияние на крупные озера Северо-Запада СССР. Часть I. Гидрология и гидрохимия озера Белого. Л.: Наука, 1981. С. 5–23.
- Воронцов Ф. Ф. Волнение // Антропогенное влияние на крупные озера Северо-Запада СССР. Часть I. Гидрология и гидрохимия озера Белого. Л.: Наука, 1981. С. 58–68.
- Гусаков Б. Л., Дружинин Г. В. Белое озеро. Л.: Гидрометеиздат, 1983. 112 с.
- Дружинин Г. В., Румянцев В. Б. Влияние судоходства на прозрачность и температуру воды // Антропогенное влияние на крупные озера Северо-Запада СССР. Часть I. Гидрология и гидрохимия озера Белого. Л.: Наука, 1981. С. 220–225.
- Ивичева К. Н., Комарова А. С., Угрюмова Е. В., Филоненко И. В. Сообщества беспозвоночных зарослей макрофитов разнотипных водных объектов Вологодской области // Труды Института биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН. 2021. Вып. 94 (97). С. 94–104. DOI: 10.47021/0320-3557-2021-94-104.
- Курочкина А. А. Донные отложения // Антропогенное влияние на крупные озера Северо-Запада СССР. Часть II. Гидробиология и донные отложения озера Белого. Л.: Наука, 1981. С. 131–149.
- Литвинов А. С. Общие сведения о водохранилище // Современное состояние экосистемы Шекснинского водохранилища. Ярославль: ЯГТУ, 2002. С. 5–9.
- Литвинов А. С., Охлопкова А. Н., Терзевик А. Ю. Течения и внутренний водообмен // Антропогенное влияние на крупные озера Северо-Запада СССР. Часть I. Гидрология и гидрохимия озера Белого. Л.: Наука, 1981. С. 68–83.
- Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах. Зообентос и его продукция. Л., 1983. 47 с.
- Папченков В. Г., Козловская О. И. Флора и растительность Шекснинского водохранилища // Ботанический журнал. 1998. Т. 83, № 11. С. 13–23.
- Поздеев И. В., Алексева М. С. Роль личинок хирономид в структуре донных сообществ рек бассейна Верхней и Средней Камы // Биология внутренних вод. 2008. № 2. С. 57–61.
- Приказ Росводресурсов от 14.09.2017 № 194 «Об утверждении Правил использования водных ресурсов Ковжского и Шекснинского водохранилищ». URL: <https://minjust.consultant.ru/documents/37353> (дата обращения: 15.02.2020).
- Распопов И. М. Высшая водная растительность больших озер Северо-Запада СССР. Л.: Наука, 1985. 197 с.
- Федорова Л. П. Оценка состояния зообентоса Иваньковского водохранилища с целью биомониторинга водной среды // Вестник ТвГУ. Сер. «География и геоэкология». 2020. № 1 (29). С. 40–51. DOI: 10.26456/2226-7719-1-2020-40-51.
- Филоненко И. В. Оценка количественных показателей макрозообентоса озера Кубенского методами ГИС // Рыбохозяйственные водоемы России: фундаментальные и прикладные исследования: Материалы II Всерос. науч. конф. с междунар. участием (Санкт-Петербург, 2–4 апреля 2018 г.). СПб., 2018. С. 379–383.
- Филоненко И. В., Ивичева К. Н. Динамика изменения площади потенциальных нерестилищ озера Кубенского // Рыбохозяйственные водоемы России: фундаментальные и прикладные исследования: Материалы междунар. науч. конф., посвящ. 100-летию ГосНИОРХ. СПб.: ООО «Проект», 2014. С. 767–772.

- Филоненко И. В., Ивичева К. Н. Оценка пространственного распределения макрозообентоса Шекснинского водохранилища методами геоинформационного анализа // Бассейн Волги в XXI-м веке: структура и функционирование экосистем водохранилищ: Сб. материалов докл. участников Всерос. конф. Ижевск: Издатель Пермьяков С. А., 2012. С. 315–317.
- Филоненко И. В., Комарова А. С. Многолетняя динамика площади зарастания прибрежно-водной растительностью оз. Воже // Принципы экологии. 2015. Т. 4, № 4. С. 63–72. DOI: 10.15393/j1.art.2015.4622.
- Филоненко И. В., Комарова А. С. Степень развития макрозообентоса различных участков акватории оз. Воже как показатель состояния кормовой базы рыб // Эволюционные и экологические аспекты изучения живой материи: Материалы I Всерос. науч. конф. (Череповец, 8–9 февраля 2017 г.). Череповец: ЧГУ, 2017. С. 163–168.
- Щербина Г. Х. Видовой состав и структура макрозообентоса озера Севан в период повышения его уровня // Биология внутренних вод. 2013. № 2. С. 44–50. DOI: 10.7868/S0320965213020083.
- Allrivers.info – уровень рек онлайн. URL: <https://allrivers.info> (дата обращения: 15.02.2020).
- Herdendorf C. E. Large Lakes of the World // Journal of Great Lakes Research. 1982. Vol. 8. Issue 3. P. 379–412. DOI: 10.1016/S0380-1330(82)71982-3.
- Makarevich O. A. Basic results of long-term makrozoobenthos studies in lakes Naroch, Myastro, and Batorino (Belarus) // J. Sib. Fed. Univ. Biol. 2019. Vol. 12, No. 2. P. 180–195. DOI: 10.17516/1997-1389-0038.
- McFeeters S. K. The use of the Normalized Difference Water Index (NDWI) in the delineation of open water features // International Journal of Remote Sensing. 1996. Vol. 17, No. 7. P. 1425–1432. DOI: 10.1080/01431169608948714.
- Oyama Y., Matsushita B., Fukushima T. Distinguishing surface cyanobacterial blooms and aquatic macrophytes using Landsat/TM and ETM+ shortwave infrared bands // Remote Sensing of Environment, Special Issue: Remote Sensing of Inland Waters. 2015. Vol. 157. P. 35–47. DOI: 10.1016/j.rse.2014.04.031.
- Rouse J. W., Haas R. H., Schell J. A., Deering D. W. Monitoring vegetation systems in the great plains with ERTS // Proceedings of the Third Earth Resources Technology Satellite-1 Symposium, NASA SP-351, Washington DC, 10–14 December 1973. Washington, 1973. P. 309–317.
- Sakuno Y., Kunii H. Estimation of Growth Area of Aquatic Macrophytes Expanding Spontaneously in Lake Shinji Using ASTER Data // International Journal of Geosciences. 2013. Vol. 4. P. 1–5. DOI: 10.4236/ijg.2013.46A1001.
- USGS Global Visualization Viewer. URL: <http://glovis.usgs.gov> (дата обращения: 15.02.2020).
- Xu H. Modification of normalised difference water index (NDWI) to enhance open water features in remotely sensed imagery // International Journal of Remote Sensing. 2006. Vol. 27. P. 3025–3033. DOI: 10.1080/01431160600589179.

Благодарности

Работа А. С. Комаровой выполнена в рамках государственного задания № 121051100109-1. Работа И. В. Филоненко выполнена в рамках государственного задания № 076-00002-21-01. Авторы благодарят команду научно-исследовательского судна «Ихтиолог» (капитан В. Л. Скулябин) и коллег Вологодского отделения ВНИРО, принимавших участие в ежегодных траловых съемках, а также Д. А. Филиппова (ИБВВ РАН, ТюмГУ) за обсуждение рукописи.

ANALYSIS OF FACTORS SIGNIFICANT TO ZOOBENTHOS OF LAKE BELOE, VOLOGDA REGION

FILONENKO
Igor Vladimirovich

PhD, Vologda branch of VNIRO, igor_filonenko@mail.ru

KOMAROVA
Aleksandra Sergeevna

I.D.Papanin Institute of Biology of Inland Waters Russian Academy of Sciences, komarova.as90@yandex.ru

IVICHEVA
Ksenia Nikolaevna

PhD, Vologda branch of VNIRO, ksenya.ivicheva@gmail.com

Keywords:

zoobenthos
geographic information
systems
macrophytes
bottom sediments
lake level regime
Earth sensing data

Summary: To obtain comparable data on food value in different types of water bodies, it is necessary to take into account the complex effects of a number of factors (hydrological features, the nature and type of substrate, the presence of aquatic vegetation, etc.). In this study, an attempt is made to analyze the influence of some environmental factors on the quantitative indicators of zoobenthos of Lake Beloe (Vologda Region) using the results of field research in 2010–2020, analysis of topographic maps and remote sensing data of the Earth. In most of the lake's water area, the habitat conditions of benthos are of the same type, which is due to the morphometric parameters of the lake and the gentle slope of the basin, which has a bowl-like shape and a gradual increase in depths. The timing of the onset of phenological phenomena within the navigation pass of the Volga-Baltic waterway is shifted relative to the rest of the lake. The average long-term level regime of Lake Beloe is characterized by relative constancy, while there is no clearly pronounced seasonal dynamics of water level fluctuations, which negatively affects the hydrobionts of the shallow water zone, causing their death in shallow areas. The degree of overgrowth of the water area is 3.6 %, the distribution of macrophyte communities on the lake is uneven (the largest areas of thickets are formed at the confluence of the Kema River and Kovzha River, at the estuary of the Megra River, as well as at the source of the Sheksna River). Benthos of thickets is characterized by average values of biomass, but a high abundance. Zoobenthos indicators of Lake Beloe can be characterized by the state of the benthocenoses of the deep-water zone, the indicator of the sandy littoral zone, the general indicator of the estuaries of rivers and the source of the Sheksna River. The ratio of the area of these biotopes in Lake Beloe, calculated according to a set of characteristics, was 83.3 %, 10.0 % and 6.7 %, respectively. When using the average values of the zoobenthos of Lake Beloe over the past 10 years, the weighted average number is 2539 individuals/m², biomass – 8.0 g/m².

Reviewer: N. M. Kalinkina

Received on: 11 June 2021

Published on: 10 October 2021

References

- Allrivers.info – uroven' rek onlayn. URL: <https://allrivers.info> (data obrascheniya: 15.02.2020).
Druzhinin G. V. Rumyantsev V. B. Influence of shipping on water clarity and temperature, *Antropogennoe vliyaniye na krupnye ozera Severo-Zapada SSSR. Chast' I. Gidrologiya i gidrokhimiya ozera Belogo. L.: Nauka, 1981. P. 220–225.*
Fedorova L. P. Assessment of the zoobenthos status of the Ivankovo reservoir for the purpose of

- biomonitoring of the aquatic environment, *Vestnik TvGU. Ser. «Geografiya i geoekologiya»*. 2020. No. 1 (29). P. 40–51. DOI: 10.26456/2226-7719-1-2020-40-51.
- Filonenko I. V. Ivicheva K. N. Assessment of the spatial distribution of macrozoobenthos of the Sheksna reservoir using the methods of geoinformation analysis, *Basseyon Volgi v XXI-m veke: struktura i funkcionirovanie ekosistem vodohranilisch: Sb. materialov dokl. uchastnikov Vserop. konf. Izhevsk: Izdatel' Permyakov P. A.*, 2012. C. 315–317.
- Filonenko I. V. Ivicheva K. N. Dynamics of changes in the area of potential spawning grounds of Lake Kubenskoe, *Rybohozyaystvennyye vodoemy Rossii: fundamental'nye i prikladnye issledovaniya: Materialy mezhdunar. nauch. konf., posvyasch. 100-letiyu GosNIORH. SPb.: OOO «Procvet»*, 2014. P. 767–772.
- Filonenko I. V. Komarova A. S. Long-term dynamics of overgrowing area with coastal aquatic vegetation in Lake Vozhe, *Principy ekologii*. 2015. T. 4, No. 4. P. 63–72. DOI: 10.15393/j1.art.2015.4622.
- Filonenko I. V. Komarova A. S. The degree of development of macrozoobenthos in various parts of Lake Vozhe as an indicator of the state of the fish food reserve, *Evolucionnye i ekologicheskie aspekty izucheniya zhivoy materii: Materialy I Vserop. nauch. konf. (Cherepovec, 8–9 fevralya 2017 g.)*. Cherepovec: ChGU, 2017. P. 163–168.
- Filonenko I. V. Assessment of quantitative indicators of macrozoobenthos of Lake Kubenskoe by GIS methods, *Rybohozyaystvennyye vodoemy Rossii: fundamental'nye i prikladnye issledovaniya: Materialy II Vserop. nauch. konf. s mezhdunar. uchastiem (Sankt-Peterburg, 2–4 aprelya 2018 g.)*. SPb., 2018. P. 379–383.
- Gusakov B. L. Druzhinin G. V. Lake Beloe. L.: Gidrometeoizdat, 1983. 112 p.
- Herdendorf C. E. Large Lakes of the World, *Journal of Great Lakes Research*. 1982. Vol. 8. Issue 3. P. 379–412. DOI: 10.1016/s0380-1330(82)71982-3.
- Ivicheva K. N. Komarova A. S. Ugryumova E. V. Filonenko I. V. Macrophyte-associated macroinvertebrates of heterogeneous water bodies of the Vologda region, Russia, *Trudy Instituta biologii vnutrennih vod im. I. D. Papanina RAN*. 2021. Vyp. 94 (97). P. 94–104. DOI: 10.47021/0320-3557-2021-94-104.
- Kurochkina A. A. Bottom sediments, *Antropogennoe vliyanie na krupnye ozera Severo-Zapada SSSR. Chast' II. Gidrobiologiya i donnye otlozheniya ozera Belogo. L.: Nauka*, 1981. P. 131–149.
- Litvinov A. S. Ohlopkova A. N. Terzhevik A. Yu. Currents and internal water exchange, *Antropogennoe vliyanie na krupnye ozera Severo-Zapada SSSR. Chast' I. Gidrologiya i gidrohimiya ozera Belogo. L.: Nauka*, 1981. P. 68–83.
- Litvinov A. S. General information about the reservoir, *Sovremennoe sostoyanie ekosistemy Sheksninskogo vodohranilisha. Yaroslavl': YaGTU*, 2002. P. 5–9.
- Makarevich O. A. Basic results of long-term makrozoobenthos studies in lakes Naroch, Myastro, and Batorino (Belarus), *J. Sib. Fed. Univ. Biol*. 2019. Vol. 12, No. 2. P. 180–195. DOI: 10.17516/1997-1389-0038.
- McFeeters S. K. The use of the Normalized Difference Water Index (NDWI) in the delineation of open water features, *International Journal of Remote Sensing*. 1996. Vol. 17, No. 7. P. 1425–1432. DOI: 10.1080/01431169608948714.
- Methodical recommendations for the collection and processing of materials for hydrobiological research in freshwater reservoirs. Zoobenthos and its products. L., 1983. 47 p.
- On approval of the Rules for the use of water resources of the Kovzhskoe and Sheksninskoe reservoirs. URL: <https://minjust.consultant.ru/documents/37353> (data obrascheniya: 15.02.2020).
- Oyama Y., Matsushita B., Fukushima T. Distinguishing surface cyanobacterial blooms and aquatic macrophytes using Landsat/TM and ETM+ shortwave infrared bands, *Remote Sensing of Environment, Special Issue: Remote Sensing of Inland Waters*. 2015. Vol. 157. P. 35–47. DOI: 10.1016/j.rse.2014.04.031.
- Papchenkov V. G. Kozlovskaya O. I. Flora and vegetation of the Sheksna reservoir, *Botanicheskiy zhurnal*. 1998. T. 83, No. 11. P. 13–23.
- Pozdeev I. V. Aleksevina M. S. The role of chironomid larvae in the structure of river benthic communities of the upper and middle Kama River basin, *Biologiya vnutrennih vod*. 2008. No. 2. P. 57–61.
- RF. T. Atlas of the unified deep-water system of the European part of the Russian Federation. T. 3, part 2. Volga-Baltic waterway. From Lake Onega to Rybinsk Reservoir. M.: Rosrechflot, 2004. 14 p.
- Raspopov I. M. Higher aquatic vegetation of large lakes in the North-West of the USSR. L.: Nauka, 1985. 197 p.
- Rouse J. W., Haas R. H., Schell J. A., Deering D. W. Monitoring vegetation systems in the great plains with ERTS, *Proceedings of the Third Earth Resources Technology Satellite-1 Symposium, NASA SP-351, Washington DC, 10–14 December 1973*. Washington, 1973. P. 309–317.
- Sakuno Y., Kunii H. Estimation of Growth Area of Aquatic Macrophytes Expanding Spontaneously in Lake Shinji Using ASTER Data, *International Journal of Geosciences*. 2013. Vol. 4. P. 1–5. DOI: 10.4236/ijg.2013.46A1001.
- Scherbina G. H. The species composition and structure of macrozoobenthos of Lake Sevan during the

- period of its water level increase, *Biologiya vnutrennih vod*. 2013. No. 2. P. 44–50. DOI: 10.7868/S0320965213020083.
- USGS Global Visualization Viewer. URL: <http://glovis.usgs.gov> (data obrascheniya: 15.02.2020).
- Veselova M. F. Druzhinin G. V. Natural conditions, stages of development and history of research, Antropogennoe vliyanie na krupnye ozera Severo-Zapada SSSR. Chast' I. *Gidrologiya i gidrohimiya ozera Belogo*. L.: Nauka, 1981. P. 5–23.
- Veselova M. F. Natural features of lakes Vozhe and Lacha, *Gidrobiologiya ozer Vozhe i Lacha v svyazi s prognozom kachestva vod, perebrasyvaemyh na yug*. L.: Nauka, 1978. P. 5–11.
- Voroncov F. F. Wave, Antropogennoe vliyanie na krupnye ozera Severo-Zapada SSSR. Chast' I. *Gidrologiya i gidrohimiya ozera Belogo*. L.: Nauka, 1981. P. 58–68.
- Xu H. Modification of normalised difference water index (NDWI) to enhance open water features in remotely sensed imagery, *International Journal of Remote Sensing*. 2006. Vol. 27. P. 3025–3033. DOI: 10.1080/01431160600589179.



УДК 57.02

ВЛИЯНИЕ ПОНИЖЕННЫХ ТЕМПЕРАТУР НА ОБОРОНИТЕЛЬНОЕ ПОВЕДЕНИЕ БРЮ- ХОНОГИХ МОЛЛЮСКОВ НА ПРИМЕРЕ *HELISOMA DURYI* (WETHERBY, 1879)

ФОМИЧЕВА
Елена Михайловна

к.б.н., ФГБОУ Ярославский государственный университет им. П.Г. Демидова, fomalyona@bk.ru

ШУГЛАДЗЕ
Яна Владимировна

ФГБОУ Ярославский государственный университет им. П.Г. Демидова, shuglyana95@mail.ru

Ключевые слова:

моллюск
Helisoma duryi
оборонительное поведение
пониженные температуры
привыкание

Аннотация: Исследование влияния температуры среды на поведение пойкилотермных животных является важным этапом в понимании механизмов регуляции нервной деятельности и адаптационных процессов. Работа проводилась на пресноводном брюхоногом моллюске *Helisoma duryi*, являющемся представителем инвазивной фауны. Изучение оборонительного поведения моллюска проводили путем тактильного раздражения щупальца с использованием градуированных нейлоновых волосков с силой воздействия 0.01Н, 0.06Н и 0.001Н. Экспериментально установлена зависимость характеристик оборонительного поведения при воздействии волоском 0.001Н от длительности нахождения моллюсков при пониженных температурах и размеров моллюсков. Выявлено, что моллюски меньших размеров отвечают на раздражение двумя типами реакций – прикрытием тела раковиной (73.3 %) и ретракцией щупальца (26.7 %). С увеличением размеров моллюсков увеличивается доля особей, реагирующих на воздействие волоском ретракцией щупальца, и появляются особи, игнорирующие воздействие. Изучение оборонительного поведения при пониженных температурах проводили при температуре +4 °С и разных периодах экспозиции – 60, 120, 240, 360 минут и 24 часа. Показано, что по мере увеличения продолжительности экспозиции при данной температуре изменяется соотношение типов оборонительных реакций – увеличивается доля моллюсков, реагирующих надвиганием раковины (прикрытием тела раковиной), за счет снижения числа особей, отвечающих на стимул ретракцией щупальца и игнорирующих воздействие. Повторное предъявление стимула моллюскам через 20 минут от первого стимула после холодовой экспозиции разной продолжительности не выявило статистически значимых изменений в ответных реакциях моллюсков во всех вариантах опыта, кроме 60-минутной экспозиции. Это подтверждает глубокие функциональные перестройки в организме моллюсков при действии пониженных температур.

© Петрозаводский государственный университет

Получена: 01 апреля 2021 года

Подписана к печати: 10 октября 2021 года

Введение

Температура окружающей среды является одним из важнейших абиотических факторов для пойкилотермных животных. Она определяет скорость химических реакций и является одним из ограничивающих условий роста и метаболизма животного. Для большинства пресноводных беспозвоночных диапазон существования может находиться в пределах от 0 °C до +40 °C, однако температурные границы активной жизнедеятельности намного уже (Проссер, 1977). Температура среды оказывает воздействие на функциональное состояние организма и процессы, его обуславливающие (Николаева, 2014; Балаева-Тихомирова, Кацнельсон, 2018; Голубев и др., 2017).

В меняющихся условиях среды сохранение жизнеспособности является наиболее насущной реакцией организма. Именно оборонительная, защитная реакция направлена на сохранение безопасности особи и выступает как доминирующая в отсутствие пищевых, половых и других стимулов (Сидоров, 2003).

Для пресноводных легочных моллюсков характерна защитная пассивно-оборонительная реакция в ответ на раздражающий стимул. Единственной оборонительной реакцией является сокращение щупальца и втягивание тела в раковину. Легкое прикосновение кисточкой или волоском к кожной поверхности вызывает локальное сокращение гладкой мускулатуры, более сильное – защитную реакцию, проявляющуюся в прикрытии тела моллюска раковинной (Осипов, 1982; Сидоров, 2003). У моллюсков самой чувствительной по отношению к температуре является нервная система. Тактильная стимуляция кожи разных участков, в том числе и щупальца, вызывает реакции в щупальцевом нерве моллюска в форме кратковременных всплесков импульсной активности. Действие внешнего раздражителя на моллюска в первую очередь отражается на его поведении, только через некоторое время происходят глубокие физико-химические изменения в его организме (Осипов, 1982; Гудимов, 2012). Поэтому поведенческие реакции при действии раздражающего стимула служат определенным индикатором для исследователя, а изучение оборонительной реакции позволяет быстро увидеть ответ на любое внешнее воздействие.

В оборонительном поведении моллюсков важную роль играют медиатор-специфич-

ные системы нейронов, на эффективность работы которых влияют условия окружающей среды (Иерусалимский, 2009). Таким образом, температура среды может оказывать модулирующую роль на центральные нервные структуры моллюска, изменяя их активность, тем самым приводя к изменениям в ответных реакциях организма на предъявляемый стимул. В работе изучена зависимость оборонительного поведения от длительного воздействия пониженных температур.

Материалы

Работа выполнена на представителе пресноводных легочных моллюсков *Helisoma duryi*. Брюхоногие моллюски являются одним из удобных тест-объектов для изучения действия различных факторов внешней среды на состояние организма, т. к. они относительно быстро реагируют физиологическими, морфологическими, цитогенетическими и поведенческими изменениями (Толкачева, Хитров, 2015; Игнатов и др., 2013; Бондаренко, Боричева, 2004; Vasoro, Ngabaza, 2015).

Маточную культуру моллюсков содержали в аквариумах объемом 5 литров с грунтом, высшей водной растительностью и системой принудительной аэрации и фильтрации при температуре +18–20 °C. В рацион питания моллюсков входили листья капусты, морковь и сухой хлопьевидный корм «Tetra min» для аквариумных рыбок в качестве витаминной добавки. Для изучения зависимости типов оборонительного поведения от размеров моллюсков использовали 232 особи. В эксперименте по изучению оборонительного поведения при воздействии температуры использовали моллюсков размерной категории от 7 до 10 мм, по 30 особей на вариант эксперимента. Моллюсков по одному помещали в отдельные лунки лабораторного планшета с отстоянной аэрированной водой и прикрывали крышкой, чтобы избежать возможность перемещения особей из одной лунки в другую. После адаптации моллюска к лунке планшета через 10 минут проводили воздействие нейлоновым градуированным волоском. Особи, подвергавшиеся температурному воздействию хотя бы в одном варианте эксперимента, в дальнейших исследованиях не использовались.

Методы

Промеры моллюсков проводили с использованием штангенциркуля, в частности измеряли высоту раковины. В зависимости

от полученных данных моллюсков относили к одной из размерных категорий: 7.0–10.0 мм; 6–6.9 мм; 5.0–5.9 мм; 4.0–4.9 мм; 3.0–3.9 мм.

Изучение типов оборонительного поведения моллюсков проводили при температуре +18–20 °С. Моллюсков ($n = 30$, для каждого варианта) помещали в отдельные ячейки лабораторного планшета с отстоянной аэрированной водопроводной водой. После адаптации особей к условиям планшета в течение 10 минут начинали производить тактильное раздражение щупальца моллюска градуированным нейлоновым волоском с силой воздействия 0.01Н, 0.06Н и 0.001Н. Выделяли следующие типы ответов (по Сидорову, 2003): 1 – ретракция щупальца; 2 – прикрытие тела раковиной; 3 – игнорирование стимула. Определяли процент особей с разным типом реакций.

Для выбора экспериментальной температуры при изучении действия пониженных температур на оборонительное поведение проводили определение диапазона летальных температур при температуре акклимации +18–20 °С, период экспозиции 8 часов. Понижение температуры проводили с шагом в два градуса от +10 до -6 °С, экспозиция 8 часов. При необходимости шаг понижения температуры изменялся. Использовали три повторности, по 5 особей на повторность. Определение выживаемости моллюсков проводили по наличию двигательной активности. Испытания проводили с использованием климатической камеры (камера постоянной температуры и влажности, модель ТН-МЕ-025). Время экспозиции и скорость понижения температуры в климатической камере задавали автоматически, скорость понижения температуры 0.1 °С в минуту до выбранного значения температуры.

Для изучения изменения оборонительного поведения при действии пониженных

температур лабораторные планшеты с моллюсками (по 30 особей на вариант) помещали в климатическую камеру с заданными параметрами экспериментальных условий (температура, период экспозиции). После экспозиции отмечали характер реакции моллюска в ответ на тактильное раздражение щупальца нейлоновым волоском с силой воздействия 0.001Н. Аналогично проводили изучение реакции особей на данный стимул в контрольном варианте. Контрольной группой являлись моллюски, экспонированные в отстоянной аэрированной воде в лунках лабораторного планшета при температуре +18–20 °С. Повторное тактильное воздействие проводили через 20 минут после первого стимула.

Статистическая обработка данных проведена в программе Statistica 6.1. Статистическую значимость оценивали с помощью критерия соответствия χ^2 .

Результаты

В ходе исследования у моллюска *Helisoma duryi* отмечено три типа ответных реакций оборонительного поведения в ответ на тактильное раздражение нейлоновым градуированным волоском: игнорирование воздействия, ретракция щупальца, прикрытие тела раковиной (надвигание раковины).

Выявлено, что в зависимости от силы воздействия изменяется соотношение типов оборонительного поведения в ответ на раздражение. При силе воздействия 0.01Н реакция ретракции выявлена у 70 %, надвигание раковины у 20 %, игнорирование у 10 % особей. При силе воздействия 0.006Н 73.3 % отвечали ретракцией щупальца, 6.7 % надвиганием раковины, 20 % игнорированием стимула. При силе воздействия 0.001Н для 80 % особей отмечали реакцию ретракции, 3.4 % – надвигания, 36.6 % – игнорирования стимула (табл. 1).

Таблица 1. Изменение соотношения типов оборонительного поведения *Helisoma duryi* в зависимости от силы воздействия

Тип ответной реакции	Сила воздействия, Н		
	0.01	0.006	0.001
	Число особей, шт.		
Ретракция щупальца	21	22	18
Игнорирование	3	6	11
Прикрытие тела раковиной	6	2	1

Получены статистически значимые отличия в соотношении типов оборонительного поведения при сравнении силы воздействия 0.01Н и 0.001Н ($\chi^2 = 8.374$, $p < 0.05$). В дальнейшем во всех вариантах эксперимента использовали нейлоновый волосок с силой воздействия 0.001Н.

На втором этапе изучали взаимосвязь соотношения типов оборонительных реакций и размера/возраста моллюска. В за-

висимости от размера раковины моллюски были разделены на группы: 1-я группа (69 особей) – 7.0–10 мм, 2-я группа (31 особь) – 6.0–6.9, 3-я группа (68 особей) – 5.0–5.9, 4-я группа (49 особей) – 4.0–4.9, 5-я группа (15 особей) – 3.0–3.9 мм.

Отмечено, что с увеличением размеров, а соответственно, и возраста моллюска соотношение типов оборонительных реакций меняется (рис. 1).

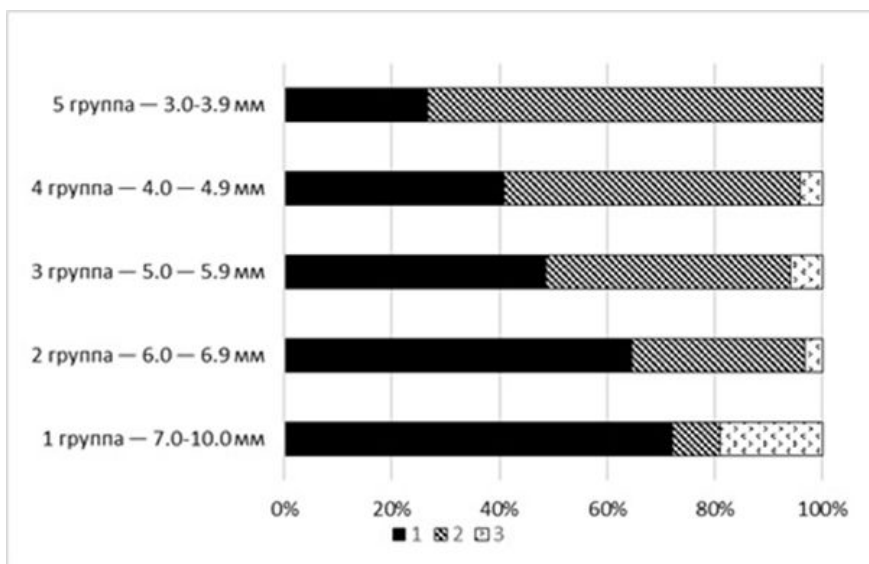


Рис. 1. Соотношение оборонительных реакций моллюсков *Helisoma duryi* в зависимости от их размера: 1 – ретракция щупальца, 2 – прикрытие тела раковинной, 3 – игнорирование воздействия

Fig. 1. The ratio of defensive reactions in *Helisoma duryi* mollusks depending on their size: 1 – tentacle retraction, 2 – covering the body with a shell, 3 – ignoring impact

Моллюски размером 3–3.9 мм проявляли только два варианта ответа: надвигание раковины (73.3 %) и ретракция щупальца (26.7 %). В группе от 4 до 4.9 мм реакцию игнорирования проявили 4.1 % особей, ретракцию щупальца – 40.8 %, надвигание раковины – 55.1 %. Процент моллюсков, отвечающих наиболее сильной реакцией (надвиганием раковины в ответ на раздражение), уменьшается, а отвечающих ретракцией щупальца – возрастает с увеличением размеров особи (см. рис. 1). Связь между размером моллюска и проявлением типа оборонительной реакции носит статистически значимый характер ($\chi^2 = 47.763$, $p < 0.01$). На основании

полученных данных для последующих экспериментов отбирали особей размером 7–10 мм.

Для изучения влияния температуры среды на поведение моллюсков возникла необходимость адекватного выбора температурного значения, позволяющего выявить воздействие пониженных температур, с одной стороны, и не приводящего к гибели особей при длительной экспозиции, с другой. В ходе исследования установлено, что в диапазоне температур от +10 °С до -2 °С при 8-часовой экспозиции выживали все особи. Гибель моллюсков наблюдали лишь при дальнейшем понижении температуры (табл. 2).

Таблица 2. Выживаемость моллюсков *Helisoma duryi* при воздействии пониженных температур

Температура, t, °С	+10	+8	+6	+4	+2	0	-2	-4	-4.5	-5	-6
Выживаемость, %	100	100	100	100	100	100	100	80	63.2	40	0

Примечательным, на наш взгляд, является относительно высокая выживаемость моллюсков как при холодовых температурах, так и при морозных. Данный вид моллюска, обитающий в водоемах Северной Америки, является типичным представителем аквариумной малакофауны и интродуцирован в открытые природные и искусственные водоемы Украины (Сон, 2009).

С учетом полученных данных по диапазону нижних пессимальных температур для дальнейших исследований была выбрана температура +4 °С, являющаяся верхней границей холодового воздействия (Угаров, 2013) и не приводящая к гибели организма за выбранный период экспозиции.

Для изучения влияния пониженной температуры (+4 °С) на оборонительное поведение использовали варианты с экспозицией 60, 120, 240, 360 минут и 24 часа (сутки). Для каждого варианта экспозиции ставили

отдельный контроль, тем самым получили серию вариантов для каждого временного промежутка.

При экспозиции в течение 60 минут при температуре +4 °С ответная реакция моллюсков на тактильное раздражение изменяется в сравнении с контролем. Несмотря на то что в ответных реакциях так же, как и в контрольном варианте, преобладает ретракция щупальца, отмечено увеличение количества особей моллюсков, отвечающих игнорированием тактильного воздействия. Так, 23.3 % особей в опытном варианте никак не отреагировали на раздражитель, тогда как в контроле таких особей выявлено 6.7 %. И только одна особь (3 %) отреагировала реакцией надвигания, в то время как в контроле число особей, реагирующих надвиганием раковины, составило 10 % (рис. 2). Однако полученные отличия не являются статистически значимыми ($\chi^2 = 3.969$, $p < 0.05$).

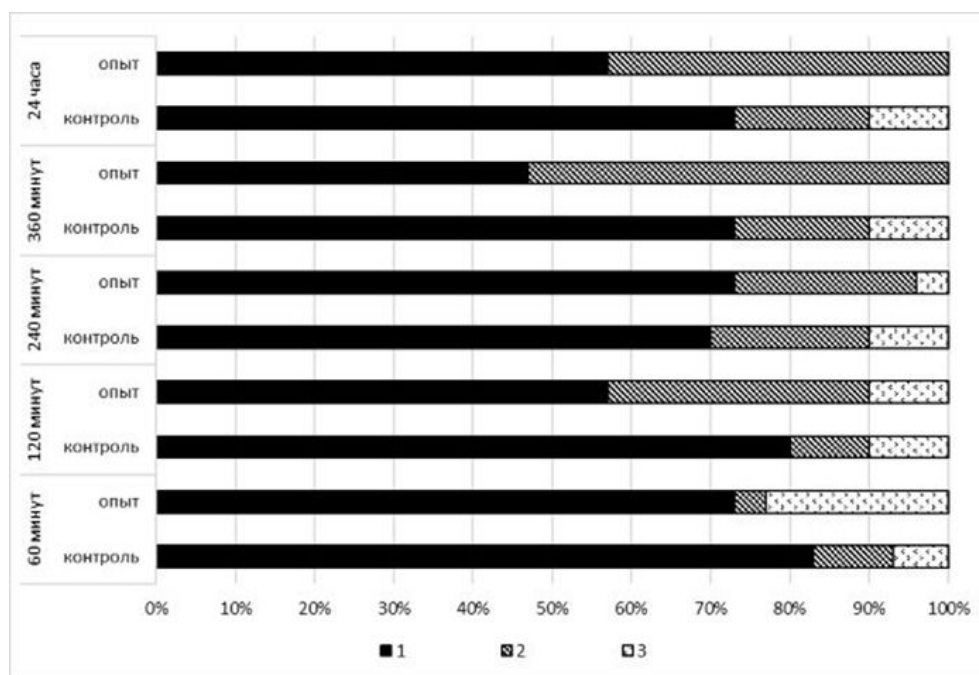


Рис. 2. Изменение соотношения типов поведения при температуре +4 °С в зависимости от времени экспозиции: 1 – ретракция щупальца, 2 – прикрытие тела раковиной, 3 – игнорирование воздействия

Fig. 2. Change in the ratio of defensive reactions of mollusks at a temperature of +4 °C, depending on the exposure time: 1 – tentacle retraction, 2 – covering the body with a shell, 3 – ignoring impact

Экспонирование моллюсков в течение 120 минут показало, что в ответных реакциях на тактильное раздражение по-прежнему преобладает реакция ретракции (57 %), но меньше, чем в контроле (80 %). В опытном варианте возрастает число моллюсков с сильной ответной реакцией на стимул – надвиганием раковины на передний конец тела (33 %). Тогда как в контроле число особей с реакцией надвигания составляет 10 %. Доля

моллюсков, игнорирующих тактильное раздражение, остается такой же, как и в контрольной группе (3 %) (см. рис. 2). Выявленные отличия не являются статистически значимыми ($\chi^2 = 4.964$, $p < 0.05$).

При экспозиции моллюсков в течение 240 минут сохраняется преобладание ретракции как в контрольном (70 %), так и в опытном варианте (74 %). Доля сильных оборонительных реакций в опыте лишь на 3 % ниже, чем

в контроле. Отмечено снижение числа особей, никак не отреагировавших на раздражение, в опытном варианте (3 %) по отношению к контролю (10 %) (см. рис. 2). Выявленные отличия не являются статистически значимыми ($\chi^2 = 1.100$, $p < 0.05$).

Несмотря на то что выявленные изменения в соотношении типов оборонительного поведения моллюсков при экспозиции от 60 до 240 минут статистически незначимы, однако наблюдается тенденция к уменьшению числа особей, игнорирующих стимул.

При экспозиции в течение 360 минут в опытном варианте отмечено отсутствие особей, игнорирующих раздражение. Выявлено только два типа оборонительных реакций – ретракция (47 %) и надвигание (53 %). В контрольном варианте – ретракция (73 %), надвигание (17 %), игнорирование (10 %). Изменение соотношения ответных реакций при холодном воздействии (+4 °C) в течение 360 минут носит статистически значимый характер ($\chi^2 = 10.540$, $p < 0.01$).

Аналогичные изменения выявлены и при 24-часовой экспозиции. Воздействие пониженной температуры привело к проявлению только двух типов оборонительных реакций – ретракция (57 %) и надвигание (43 %). Моллюсков, отвечающих на раздражение игнорированием, не выявлено. Обнаруженные отличия носят статистически значимый характер по отношению к контролю ($\chi^2 = 7.197$, $p < 0.05$).

Таким образом, показано, что в зависимости от времени экспозиции моллюсков при пониженных температурах происходит изменение соотношений типов ответных оборонительных реакций. При наименьшем времени экспозиции (60 минут) отмечено наибольшее количество особей, не реагирующих на тактильное раздражение (снижение чувствительности – гипозестезия). С увеличением времени экспозиции наблюдается постепенное увеличение количества особей, реагирующих на тактильное раздражение сильными оборонительными реакциями, т. е. отмечается усиление чувствительности особей (гиперэстезия). Через 360 минут экспозиции и более особей, игнорирующих раздражение, не выявлено.

Известно, что повторное предъявление стимула может приводить к развитию либо реакции привыкания, являющейся одной из форм физиологической адаптации животного к окружающей среде, либо сенситизации (облегчения), т. е. усилению ответной реакции (Осипов, 1982).

После повторного предъявления стимула через 20 минут в контрольном варианте статистически значимого изменения соотношений типов ответных реакций не выявлено ($\chi^2 = 3.529$, $p < 0.05$).

При повторном предъявлении стимула моллюскам, подвергавшимся холодному воздействию (+4 °C), статистически значимые отличия в соотношении типов ответных реакций выявлены только после часовой экспозиции при +4 °C ($\chi^2 = 13.233$, $p < 0.01$). Сравнение проводили между первым и вторым предъявлением стимула для каждого варианта опыта (рис. 3).

Повторное раздражение в других вариантах эксперимента не показало статистически значимых отличий в ответе на стимул.

Обсуждение

Оборонительное поведение, направленное на сохранение безопасности особи, преобладает над другими реакциями в отсутствие стимулов положительной эмоциональной направленности (пищевая, половая и др.) (Сидоров, 2003). В ответ на тактильное раздражение моллюски отвечают одним из типов оборонительных реакций: ретракцией (сокращение щупальца), отсутствием ответной реакции (игнорирование стимула), относящихся к проявлению слабых оборонительных реакций. Возможно полное прикрытие раковины тела, или надвигание, которое относят к сильным оборонительным реакциям моллюска (Сидоров, 2003). Реакция надвигания является основной адаптивной реакцией, обеспечивающей эффективную защиту от неблагоприятных воздействий, и аналогична изолирующему рефлексу двустворчатых моллюсков – реакции закрытия створок (Гудимов, 2012).

В зависимости от силы воздействия раздражителя соотношение типов оборонительных реакций может изменяться. Наиболее частым вариантом ответа моллюска на стимул при всех трех вариантах силы воздействия (от 0.001Н до 0.01Н) является сокращение щупальца (ретракция). Однако необходимо отметить, что изменяется соотношение реакций игнорирование стимула и надвигание раковины. Чем больше сила воздействия, тем чаще проявляются сильные оборонительные реакции организма, в частности надвигание раковины на передний конец, полное прикрытие тела. По закону силы величина ответа зависит от силы раздражителя, т. е. чем больше сила раздражителя, тем больше величина ответа (Ноз-

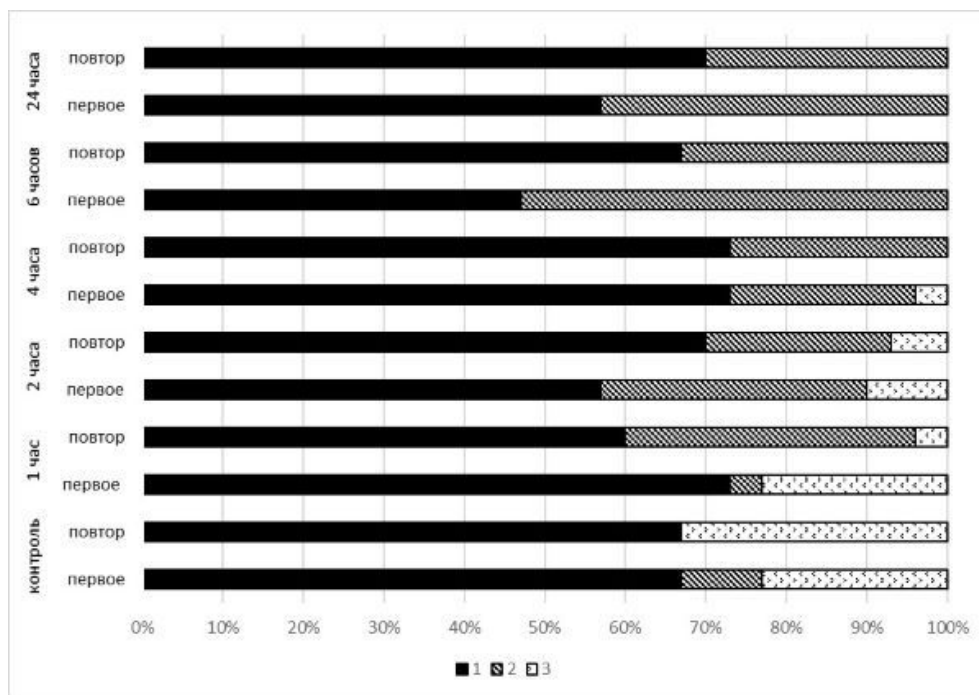


Рис. 3. Изменение соотношения ответных реакций оборонительного поведения моллюсков при повторном предъявлении стимула: 1 – ретракция щупальца, 2 – прикрытие тела раковиной, 3 – игнорирование воздействия

Fig. 3. Change in the ratio of defensive behavior responses in mollusks in repeated presentation of the stimulus: 1 – tentacle retraction, 2 – covering the body with a shell, 3 – ignoring impact

драчев и др., 1991). По мере снижения силы воздействия уменьшается процент особей, реагирующих на стимул надвиганием раковины (сильная оборонительная реакция) и увеличивается процент особей, отвечающих на тактильный стимул игнорированием (слабая оборонительная реакция).

Изучение зависимости соотношения типов оборонительных реакций от размера моллюска показало, что чем меньше размер моллюска, а соответственно, и его возраст, тем больший процент особей отвечает на раздражение щупальца надвиганием раковины вплоть до полного прикрытия тела. При этом минимизируется количество особей, не реагирующих на воздействие (реакция игнорирования) и снижается количество моллюсков, реагирующих ретракцией щупальца. Так, у группы моллюсков от 3.0 до 3.9 мм 73 % особей ответили на стимул надвиганием раковины, лишь 27 % особей – ретракцией щупальца, а особей, никак не отреагировавших на воздействие, выявлено не было. Такая ответная реакция моллюсков наименьших размеров может быть связана как с большей нагрузкой на единицу площади соприкосновения при равной силе воздействия, так и с физиологическими процессами.

Информация о тактильном раздражении от первично сенсорных нейронов поступает к мотонейронам и параллельно ко многим медиатор-специфичным нейронным системам, в т. ч. к премоторным интернейронам, способным запускать оборонительные реакции. У ряда животных описаны «командные» интернейроны, структурирующие сенсорную информацию, необходимые и достаточные для запуска определенного поведенческого акта (Балабан, Коршунова, 2011). Известно, что командные нейроны оборонительного поведения брюхоногого моллюска *Helix*, расположенные симметрично в левых и правых париетальных ганглиях, выполняют сходные функции – запускают оборонительное поведение в ответ на опасные стимулы и являются главным пластическим звеном условных оборонительных рефлексов (Гринкевич, Зачепило, 2017).

Важную роль в оборонительном поведении виноградной улитки *Helix* играют серотонин и нейропептид FMRFамид, т. к. серотонин содержится в модуляторных нейронах, получающих разнообразную сенсорную информацию об окружающей среде, а FMRFамид – в командных нейронах оборонительного поведения, отвечающих за оборонительные реакции, включая втягивание

всего тела в раковину. Помимо этого в регуляции оборонительного поведения имеются CNP- и ГАМК-нейропептиды. Наличие системы модуляторных нейронов позволяет отвечать на значимые воздействия внешней среды как единое целое (Асеев, 2005; Балабан, Коршунова, 2011; Иерусалимский, Балабан, 2010). Оборонительное поведение может отличаться в зависимости от возраста моллюсков. Предполагается, что у новорожденных особей Pulmonata сформировано большинство клеточных элементов, отвечающих за необходимые физиологические процессы, однако процессы нейрогенеза, в основном модуляторных нейронов и других опосредующих клеток в онтогенезе продолжают и могут лежать в основе меняющегося с возрастом поведения животного. Показано, что у ювенильных особей *Helix* слабо развита серотонинергическая система нейронов, играющих модулирующую роль в оборонительном поведении, однако отмечается наличие нейронов, содержащих ГАМК, но отсутствующих впоследствии у взрослых животных (Иерусалимский, 2009; Иерусалимский, Балабан, 2010).

Таким образом, возможно, что ответная реакция моллюска на тактильное воздействие на щупальце обусловлена синаптической передачей сигнала в командных нейронах оборонительного поведения, а тип реакции (ретракция щупальца, надвигание раковины, игнорирование) – работой медиатор-специфичных систем нейронов, модулирующих оборонительное поведение. Поскольку развитие медиатор-специфичных систем имеет возрастные особенности, это может также являться причиной различий в соотношении ответных реакций моллюсков в зависимости от их размеров.

Анализ изменений в соотношении типов оборонительного поведения при воздействии пониженных температур показал, что статистически значимые отличия в изменении соотношения типов оборонительного поведения происходят только при 6- и 24-часовой экспозиции моллюсков при температуре +4 °C. При данных экспозициях изменения в оборонительном поведении заключаются в отсутствии особей, отвечающих на воздействие игнорированием. Все опытные особи отвечают либо ретракцией щупальца, либо надвиганием раковины. Причем увеличивается доля особей, проявляющих наиболее сильную оборонительную реакцию (надвигание раковины), за счет уменьшения числа особей, отвечающих ретракцией. Необходи-

мо отметить, что рост числа особей, реагирующих на стимул надвиганием раковины, за счет снижения числа особей, игнорирующих воздействие, наблюдается по мере увеличения времени периода экспозиции.

Возможно, такая реакция моллюсков связана с влиянием температуры на соответствующие нейроны, контролирующие оборонительное поведение. Показано, что в ЦНС моллюсков между нейронами оборонительных, модуляторных, нейросекреторных клеток имеются электротонические контакты. Электрические контакты чувствительны к действию высоких температур, а химические – к действию низких (Сидоров, 2012).

Известно, что нейропептиды отличаются по степени зависимости от воздействий внешней среды. Их пластичность обусловлена как типом нейропептида, так и местом локализации. Экспрессия нейропептидов семейства CNP зависит от внешних воздействий, в то время как экспрессия FMRFамида и педального пептида не зависит (Иерусалимский, 2009). Нейропептиды, играющие роль нейромодуляторов, могут влиять на выброс медиатора из пресинаптической терминали и менять временные и амплитудные параметры постсинаптического ответа (Асеев, 2005). Таким образом, можно предположить, что по мере увеличения времени холодового воздействия изменяется экспрессия нейропептидов разных групп, а соответственно, и амплитудные параметры постсинаптического ответа в сторону усиления ответной реакции организма на стимул.

При рассмотрении полученных результатов с точки зрения теории адаптации можно допустить, что реакция моллюска на холодовое воздействие при экспонировании от 60 минут до 24 часов отражает разные стадии адаптационного процесса организма. При экспозиции от 60 до 240 минут проявляется неспецифическая реакция на воздействие, отражающая начальную реакцию систем организма. При данных экспозициях изменения в оборонительном поведении проявляются, но не носят статистически значимый характер. После 6-часовой экспозиции происходит переход организма к новому состоянию временной устойчивости функциональных систем, заключающемуся в изменениях проявления типов оборонительного поведения. Переход организма на эту «новую» стадию устойчивости систем подтверждается аналогичными изменениями в типах оборонительных реакций и после 24-часового воздействия.

При повторном предъявлении стимула через 20 минут после первого раздражения щупальца также отмечено изменение соотношения типов ответных реакций. В контрольном варианте при повторном предъявлении стимула отмечается уменьшение доли особей, реагирующих надвиганием, за счет увеличения доли особей, отвечающих на раздражитель игнорированием. Это отражает типичную модификацию поведения, выражающуюся в понижении амплитуды ответа организма на повторное предъявление стимула. Таким образом, в нормальных условиях появляются особи, отвечающие привыканием (габитуацией) в ответ на повторное воздействие.

Повторное воздействие на моллюсков, экспонировавшихся в течение 60 минут при +4 °С, показало противоположный результат – увеличение доли особей, реагирующих надвиганием раковины за счет уменьшения количества особей, отвечающих игнорированием. Такая реакция сенситизации (облегчения) может быть обусловлена повышением амплитуды, частоты или продолжительности ответа на повторное предъявление стимула. Возможно, это связано с первоначальной активацией серотонинергических модуляторных нейронов при опасных для животных параметрах окружающей среды (Балабан, Коршунова, 2011).

В других вариантах опыта (2, 4, 6, 24 часа) статистически значимых изменений в соотношении типов оборонительного поведения после повторного предъявления стимула не выявлено. На наш взгляд, это может свидетельствовать о постепенном привыкании организма к новым условиям среды и его переходу на новую стадию устойчивости функциональных систем. Причем отсутствие изменений в поведенческих реакциях на повторный стимул через 20 минут после первого воздействия свидетельствует о достаточно глубоких перестройках в организме и возможном преобладании деятельности одной из модулирующих систем нейропептидов. С учетом того что FMRFамид играет существенную роль в формировании привыкания, оказывая тормозное действие на

поведенческие реакции в ответ на стимулы, и его экспрессия не зависит от внешних воздействий (Гринкевич, Зачепило, 2018; Иерусалимский, 2009), вероятно, в условиях пониженных температур именно данные нейропептиды играют ключевую роль в ответной реакции на повторный стимул.

Заключение

1. Характеристики оборонительного поведения моллюсков *Helisoma duryi* зависят от силы оказываемого воздействия. По мере снижения силы воздействия уменьшается процент особей, реагирующих на стимул надвиганием раковины (сильная оборонительная реакция), и увеличивается процент особей, отвечающих на тактильный стимул игнорированием (слабая оборонительная реакция).

2. Выявлена взаимосвязь между размером моллюска и типом оборонительного поведения. С уменьшением размеров моллюсков увеличивается доля особей, отвечающих надвиганием раковины, за счет уменьшения числа особей, отвечающих ретракцией щупальца и/или игнорирующих стимул.

3. Холодовое воздействие (+4 °С) в зависимости от времени экспозиции приводит к изменению типов оборонительного поведения. Статистически значимые отличия в изменении соотношения типов оборонительного поведения выявлены при 6- и 24-часовой экспозиции моллюсков, они выражены в увеличении доли особей, реагирующих надвиганием раковины; снижении числа особей, отвечающих ретракцией щупальца; отсутствии особей, игнорирующих стимул.

4. Повторное предъявление стимула приводит к разнонаправленным изменениям в оборонительном поведении в зависимости от периода холодового воздействия. Кратковременная экспозиция в течение 60 минут приводит к сенситизации ответных реакций – увеличивается доля особей, отвечающих на стимул надвиганием раковины. При увеличении времени экспозиции повторное предъявление стимула не вызывает статистически значимых изменений в соотношении типов оборонительного поведения по отношению к первому воздействию.

Библиография

- Асеев Н. А. Обнаружение и функциональное исследование нейропептидов, гомологичных пептидам CNP улитки *Helix lucorum* L., в нервной системе других беспозвоночных : Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2005. 24 с.
- Балабан П. М., Коршунова Т. А. Сетевые, клеточные и молекулярные механизмы пластичности в простых нервных системах // Успехи физиологических наук. 2011. Т. 42. № 4. С. 3–19.
- Балаева-Тихомирова О. М., Кацнельсон Е. И. Особенности обмена веществ *Planorbis corneus* в

- зависимости от сезона года и местообитания // Веснік ВДУ. 2018. № 1. С. 66–74.
- Бондаренко В. Ф., Боричева Е. С. Изменение эффективности отдельных сахаров в стимуляции пищевого поведения у пресноводных легочных моллюсков прудовика обыкновенного (*Lymnaea stagnalis*) и катушки роговой (*Planorbarius corneus* L.) в зависимости от пищевого опыта // Сенсорные системы. 2004. Т. 18. № 1. С. 79–82.
- Голубев А. П., Хомич А. М., Долматова В. В., Толкачева Т. А. Действие гипертермии разной продолжительности на модельные тест-организмы // Веснік Віцебскага дзяржаўнага ўніверсітэта. 2017. № 4 (97). С. 34–39.
- Гринкевич Л. Н., Зачепило Т. Г. Регуляция ацетилирования гистона H4 в командных нейронах оборонительного поведения моллюска *Helix* // Рецепторы и внутриклеточная сигнализация: Сборник статей Международной конференции. СПб., 2017. С. 222–227.
- Гринкевич Л. Н., Зачепило Т. Г. Регуляция ацетилирования гистона H4 в центральной нервной системе и командных нейронах оборонительного поведения моллюска *Helix* серотонином и нейропептидом FMRFамидом // Вавиловский журнал генетики и селекции. 2018. Т. 22. № 5. С. 606–610.
- Гудимов А. В. Первые записи поведенческих реакций двустворчатых моллюсков исландского гребешка *Chlamys islandica* и модиолуса *Modiolus modiolus* // Вестник Камчатского государственного технического университета. 2012. № 20. С. 50–55.
- Игнатов Ю. Д., Тюренков И. Н., Вислобоков А. И., Перфилова В. Н., Мокроусов И. С. Изменения трансмембранных ионных токов нейронов моллюсков под влиянием соединения РГПУ-207 // Биологические мембраны. 2013. Т. 30. № 3. С. 206–213.
- Иерусалимский В. Н. Функциональная регуляция и онтогенез медиатор-специфичных систем нейронов беспозвоночных : Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 2009. 39 с.
- Иерусалимский В. Н., Балабан П. М. Серотонинергическая система нейронов в ЦНС виноградной улитки: морфология, онтогенез, контроль поведения // Журнал высшей нервной деятельности. 2010. Т. 60. № 5. С. 515–524.
- Николаева Н. Е. Влияние абиотических факторов на изменение фототропизма у брюхоногих моллюсков *Lymnaea lagotis* Schrank и *Segmentina montgazoniana* Borguignat // Вестник ТвГУ. Серия «Биология и экология». 2014. № 3. С. 42–52.
- Ноздрачев А. Д., Баранникова И. А., Батуев А. С. Общий курс физиологии человека и животных . Кн. 1: Физиология нервной, мышечной и сенсорной систем. М.: Высшая школа, 1991. 512 с.
- Проссер Л. Сравнительная физиология животных . М.: Мир, 1977. Т. 2. 571 с.
- Сидоров А. В. Влияние температуры на легочное дыхание, оборонительные реакции и локомоторное поведение пресноводного легочного моллюска *Lymnaea stagnalis* // Журнал высшей нервной деятельности им И. П. Павлова. 2003. Т. 53. № 4. С. 513–517.
- Сидоров А. В. Эволюция межклеточной коммуникации и структурная организация мозга // Журнал эволюционной биохимии и физиологии. 2012. Т. 48. № 4. С. 323–328.
- Сон М. О. Моллюски-вселенцы на территории Украины: источники и направления инвазии // Российский журнал биологических инвазий. 2009. № 2. С. 37–48.
- Толкачева Т. А., Хитров Д. М. Изучение физиологических, биохимических показателей тканей пресноводных моллюсков для экологического мониторинга водоемов // Наука – образованию, производству, экономике: Материалы XX (67) Регион. науч.-практ. конф. преподавателей, науч. сотрудников и аспирантов. Изд-во ВГБУ им. П. М. Машерова, 2015. С. 79–81.
- Угаров Г. С. Теоретические основы гипобиологии // Фундаментальные исследования. 2013. № 10. С. 1280–1283.
- Шмидт-Ниельсен К. Физиология животных. Приспособление и среда . Книга 1 / Пер. с англ. М. Д. Гроздовой, Г. И. Рожковой; Под ред Е. М. Крепса. М.: Мир, 1982. 426 с.
- Basoro N., Ngabaza T. Toxicological Effects of Chlorpyrifos and Lead on the Aquatic Snail *Helisoma duryi* // Advances in Biological Chemistry. 2015. № 5. P. 225–233.

THE EFFECT OF LOW TEMPERATURES ON THE DEFENSIVE BEHAVIOR OF GASTROPODS, ON THE EXAMPLE *HELISOMA DURYI* (WETHERBY, 1879)

FOMICHEVA
Elena Mikhailovna

*PhD, FSBEI HPE P.G. Demidov Yaroslavl State University,
fomalyona@bk.ru*

SHUGLADZE
Yana Vladimirovna

*FSBEI HPE P.G. Demidov Yaroslavl State University, shug.
yana95@mail.ru*

Keywords:

mollusk
Helisoma duryi
defensive behavior
low temperatures
adaptation

Summary: The study of the influence of ambient temperature on the behavior of poikilothermic animals is an important stage in understanding the mechanisms of regulation of nervous activity and adaptation processes. The work was carried out on the freshwater gastropod *Helisoma duryi*, which is a representative of the invasive fauna. The study of the defensive behavior of the mollusk was carried out by tactile stimulation of the tentacles using graduated nylon hairs with an impact force of 0.01N, 0.06N, and 0.001N. The dependence of the characteristics of defensive behavior when exposed to a hair of 0.001H on the duration of the stay of mollusks at low temperatures and the size of mollusks was experimentally established. It was found that smaller mollusks responded to irritation with two types of reactions – covering the body with a shell (73.3 %) and retraction of the tentacle (26.7 %). With the increase in the size of mollusks, the proportion of individuals responding to the effect of the hair by retraction of the tentacles increases, and individuals appear that ignore the effect. The study of defensive behavior at low temperatures was carried out at a temperature of + 4 °C and different exposure periods – 60, 120, 240, 360 minutes and 24 hours. It was shown that as the duration of exposure at a given temperature increased, the ratio of types of defensive reactions changed – the proportion of mollusks responding by pushing the shell (covering the body with a shell) increased, due to a decrease in the number of individuals responding to the stimulus by retraction of the tentacle and ignoring the effect. When the stimulus was presented to mollusks repeatedly 20 minutes after the first stimulus after cold exposure of different duration, it did not reveal statistically significant changes in the responses of mollusks in all variants of the experiment, except for 60 minutes of exposure. This confirms the profound functional rearrangements in the body of mollusks under the action of low temperatures.

Received on: 01 April 2021

Published on: 10 October 2021

References

- Aseev N. A. Detection and functional study of neuropeptides homologous to CNP peptides of the snail *Helix lucorum* L. in the nervous system of other invertebrates: Avtoref. dip. ... kand. biol. nauk. M., 2005. 24 p.
- Balaban P. M. Korshunova T. A. Network, cellular and molecular mechanisms of plasticity in simple nervous systems, *Uspehi fiziologicheskikh nauk*. 2011. T. 42. No. 4. P. 3–19.
- Basopo N., Ngabaza T. Toxicological Effects of Chlorpyrifos and Lead on the Aquatic Snail *Helisoma duryi*, *Advances in Biological Chemistry*. 2015. No. 5. R. 225–233.
- Bondarenko V. F. Boricheva E. S. Variation in efficiency of individual sugars in stimulating feeding behavior in freshwater lung mollusks of the common pond snail (*Lymnaea stagnalis*) and horny coils (*Planorbis* *corneus* L.) depending on the feeding experience, *Sensornye sistemy*. 2004. T. 18. No. 1. P. 79–82.
- Golubev A. P. Homich A. M. Dolmatova V. V. Tolkacheva T. A. Impact of hypothermia of different duration on model test organisms, *Vesnik Vicebskaga dzyarzhaynaga ūniversiteta*. 2017. No. 4 (97). P. 34–39.
- Grinkevich L. N. Zachepilo T. G. Regulation of histone H4 acetylation in the command neurons of defensive behavior in the mollusk *Helix*, *Receptory i vnutrikletchnaya signalizaciya: Sbornik statey*

- Mezhdunarodnoy konferencii. SPb., 2017. P. 222–227.
- Grinkevich L. N. Zachepilo T. G. Regulation of histone H4 acetylation in the CNS and command neurons of defensive behavior in the mollusk *Helix* mediated by serotonin and neuropeptide FMRFamide, *Vavilovskiy zhurnal genetiki i selekcii*. 2018. T. 22. No. 5. P. 606–610.
- Gudimov A. V. The first records of behavioral responses of the bivalves, Icelandic scallop *Chlamys islandica* and horse mussel *Modiolus modiolus*, *Vestnik Kamchatskogo gosudarstvennogo tekhnicheskogo universiteta*. 2012. No. 20. P. 50–55.
- Ierusalimskiy V. N. Balaban P. M. Serotonergic system of neurons in the CNS of terrestrial snail: morphology, ontogenesis, control of behavior, *Zhurnal vysshey nervnoy deyatel'nosti*. 2010. T. 60. No. 5. P. 515–524.
- Ierusalimskiy V. N. Functional regulation and ontogenesis of mediator-specific systems of invertebrate neurons: Avtoref. dip. ... d-ra biol. nauk. M., 2009. 39 p.
- Ignatov Yu. D. Tyurenkov I. N. Vislobokov A. I. Perfilova V. N. Mokrousov I. S. Changes in transmembrane ionic currents in mollusk neurons under the influence of a new compound RGPU-207, *Biologicheskie membrany*. 2013. T. 30. No. 3. P. 206–213.
- Niel'sen K. Animal physiology. Adaptation and environment. Kniga 1, Per. s angl. M. D. Grozdovoy, G. I. Rozhkovoy; Pod red E. M. Krepsa. M.: Mir, 1982. 426 p.
- Nikolaeva N. E. The influence of abiotic factors on epy change of phototropism of gastropods *Lymnaea lagotis* Schrank and *Segmentina montgazoniana* Borguignat, *Vestnik TvGU. Seriya «Biologiya i ekologiya»*. 2014. No. 3. P. 42–52.
- Nozdrachev A. D. Barannikova I. A. Batuev A. S. General course of human and animal physiology. Kn. 1: *Fiziologiya nervnoy, myshechnoy i sensornoy sistem*. M.: Vysshaya shkola, 1991. 512 p.
- Prosser L. Comparative animal physiology. M.: Mir, 1977. T. 2. 571 p.
- Sidorov A. V. Evolution of intercellular communication and structural brain organization, *Zhurnal evolyucionnoy biohimii i fiziologii*. 2012. T. 48. No. 4. P. 323–328.
- Sidorov A. V. The effect of temperature on respiration, defensive behavior and locomotion of the freshwater snail *Lymnaea stagnalis*, *Zhurnal vysshey nervnoy deyatel'nosti im I. P. Pavlova*. 2003. T. 53. No. 4. P. 513–517.
- Son M. O. Mollusks-invaders in the Ukraine territory: the sources and directions of invasion, *Rossiyskiy zhurnal biologicheskikh invaziy*. 2009. No. 2. P. 37–48.
- Tihomirova O. M. Kacnel'son E. I. Features of the metabolism of *Planorbarius corneus* depending on the season and habitat, *Vesnik VDU*. 2018. No. 1. P. 66–74.
- Tolkacheva T. A. Hitrov D. M. Study of physiological and biochemical parameters of freshwater mollusk tissues for ecological monitoring of water bodies, *Nauka – obrazovaniyu, proizvodstvu, ekonomike: Materialy XX (67) Region. nauch, prakt. konf. prepodavateley, nauch. sotrudnikov i aspirantov*. Izd-vo VGBU im. P. M. Masherova, 2015. P. 79–81.
- Ugarov G. S. Teoretical foundations of hypobiology, *Fundamental'nye issledovaniya*. 2013. No. 10. P. 1280–1283.



УДК 574.586 + 574.587

ДИАТОМОВЫЕ ВОДОРΟΣЛИ АЛЬГОЦЕНО- ЗОВ БЕНТАЛИ КАК ПОКАЗАТЕЛИ КАЧЕ- СТВА ВОДЫ УСТЬЯ Р. ОКИ (РОССИЯ)

ХЕДАИРИА
Табет Мохамидович

ННГУ им. Н. И. Лобачевского, khedairiatabet1989@gmail.com

ОХАПКИН
Александр Геннадьевич

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

Ключевые слова:
экологические
характеристики
р. Ока
диатомовые
водоросли
индексы сапробности

Аннотация: На основе характеристик состава и структуры таксоценоза донных диатомовых водорослей дана оценка экологического состояния и качества воды устьевоего участка р. Оки (в районе г. Нижнего Новгорода) – второго по лимнологическим показателям притока р. Волги. Показано, что высокие видовая насыщенность донных альгоценозов диатомовыми водорослями и их обилие позволяют в целом получить надежные биоиндикационные характеристики. Продемонстрировано удовлетворительное соответствие экологических показателей диатомовой флоры химизму окских вод, дана сравнительная оценка значений индексов сапробности, подсчитанных с использованием списков индикаторных организмов разных авторов, а также индексов эвтрофикации / загрязнения (EPI) и загрязнения Т. Ватанабе с преимуществом применения списка R. Wegl (1983). Применение различных подходов к оценке качества воды достоверно отразило пространственные и временные аспекты процессов самоочищения в реке и продемонстрировало сходные результаты. В период максимальных скоростей самоочищения минимальная степень загрязнения органическими веществами вод р. Оки соответствовала уровню средних значений β-мезосапробной зоны. При этом биоиндикация по сообществам эпилитона дала несколько лучшие результаты в сравнении с сообществами эпифитона и эпипелона.

© Петрозаводский государственный университет

Рецензент: Е. В. Лепская

Получена: 24 февраля 2021 года

Подписана к печати: 07 июля 2021 года

Введение

Биотические компоненты проточных водных экосистем являются важными критериями оценки качества воды и экологического состояния водоемов. Для этих целей таксономический состав, численность и соотношение чувствительных и нечувствительных таксонов рассматриваются как биологические индикаторы качества воды (Chaib, Tison-Rosebery, 2012). В России в общегосударственной системе оценки вод водоемов и водотоков (Росгидромет) среди принятых

гидробиологических показателей для автотрофного звена водных экосистем рассматриваются параметры фитопланктона (состав, обилие, доминирующие виды, первичная продукция, индекс сапробности), среди бентосных – перифитона. С 2000 г. в странах ЕС регламентами Рамочной водной директивы (ВРД) (European Community..., 2000) значительное внимание при экологической оценке водоемов уделяется бентосу, а среди его автотрофной компоненты – диатомовым водорослям, которые в лотических экосисте-

мах являются наиболее значимой по видовому богатству группой (Round et al., 1990; Diatomeen..., 2013).

В большинстве стран Европы и США фитобентос широко используется для целей мониторинга качества воды в реках (Whitton, Rott, 1996; Prygiel et al., 1999; Оксийук, Давыдов, 2011, 2012). В России среди биологических компонентов качества доминирует характеристика сапробности в основном по фитопланктону. Река Волга и ее водохранилища в этом отношении изучены достаточно хорошо, продемонстрирована индикационная роль системы сапробности, применение которой позволило отразить происходившие на протяжении XX века процессы загрязнения и эвтрофирования вод реки (Волга и ее жизнь, 1978; Охупкин, 2011). При этом данные по оценке качества воды по индикаторным видам фитопланктона р. Оки немногочисленны (Охупкин, 1994, 2011).

Поскольку диатомовые водоросли, как наиболее разнообразный и значимый компонент фитобентосного комплекса с хорошо известными экологическими характеристиками (Kelly, 2000), активно применяются для биологического мониторинга лотических экосистем (Bere, Tundisi, 2010), исследова-

ния их состава, пространственно-временной динамики и показательных возможностей имеют несомненный интерес для оценки качества воды р. Оки.

Цель работы – на основе исследований видового состава и структуры диатомовых комплексов донных альгоценозов дать их экологическую характеристику, в сравнительном аспекте оценить возможности различных подходов определения качества воды и современного ее состояния по организмам фитобентоса.

Материалы

Пробы фитобентоса отбирали на 3 станциях, расположенных в рипапи правобережья р. Оки в пределах г. Нижнего Новгорода (рис. 1) летом (первая декада июля) и осенью (первая декада ноября) 2018 г. на глубине 1.0–1.5 величины прозрачности по диску Секки. Температура воды в июле изменялась от 24 до 27°, а в ноябре была практически одинакова на всех станциях (4.9°). Прозрачность воды (0.5–0.8 м) как летом, так и осенью была невелика, а ее электропроводность осенью колебалась в пределах 634–663.1 $\mu\text{S}/\text{cm}$. Активная реакция среды, достигая в июле 8.3–8.7, осенью изменялась незначительно (7.8–8.1).

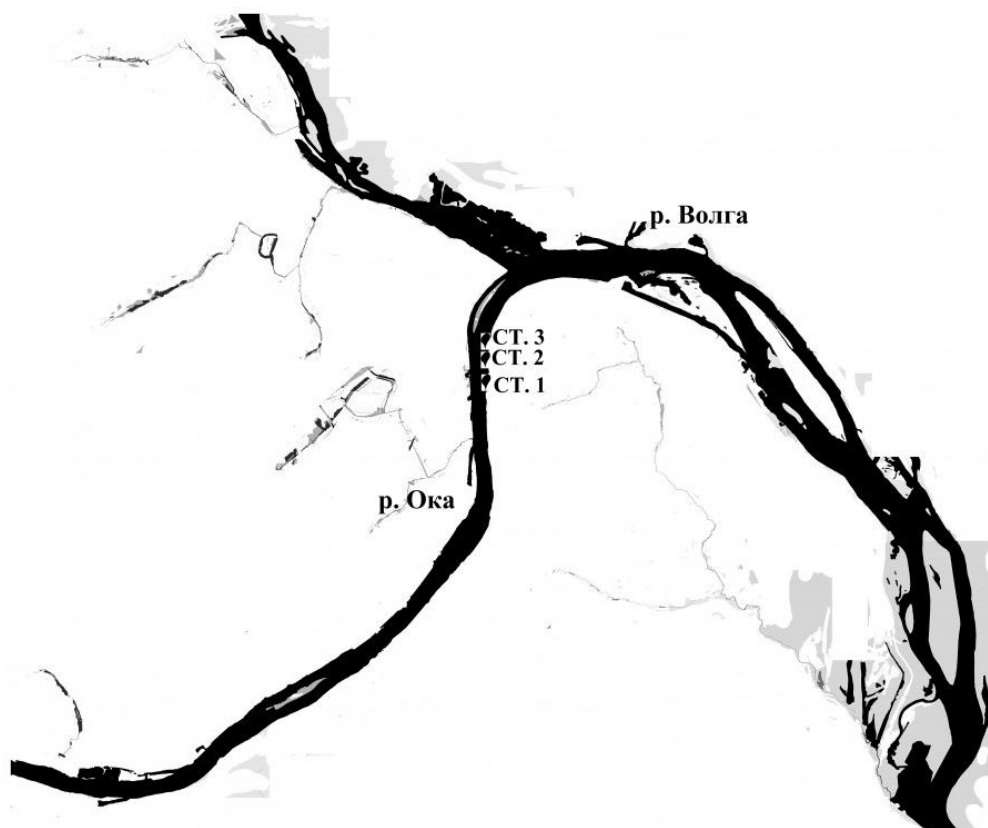


Рис. 1. Карта-схема устья р. Оки с расположением станций отбора проб
Fig. 1. Map of the mouth of the Oka river with the location of sampling stations

Грунты изученного нами участка правобережья р. Оки представлены в основном илами и сильно заиленными песками с вкраплением каменистого субстрата, сформированного преимущественно известняками. Высшая водная и прибрежно-водная растительность развита довольно слабо и представлена отдельными куртинами стрелолиста и немногочисленными особями кубышки и рдеста.

Река Ока – это второй по величине русла и объему стока крупный приток реки Волги (длина 1500 км, площадь водосбора 24500 км²), оказывающий важную роль в формировании гидрологического, гидрохимического и гидробиологического ее режимов, особенно речного участка Чебоксарского водохранилища до устья р. Суры. Качество окских

вод на протяжении последних десятилетий оставалось низким и, по данным Верхне-Волжского управления по гидрометеорологии и контролю природной среды (УГКС), оценивалось 4-м классом. Характеристика гидрохимического состава вод р. Оки в пределах города, по данным этой организации (табл. 1), демонстрирует, что воды устьевого участка реки в пределах г. Н. Новгорода отличались высокой мутностью, повышенными концентрациями минеральных форм азота, фосфора, органического вещества, тяжелых металлов и других компонентов загрязнения. Река, как и ранее (Охупкин и др., 2015; Джамалов и др., 2017), относится к категории эвтрофно-гипертрофных водных объектов с высоким уровнем антропогенного влияния.

Таблица 1. Гидрофизические и гидрохимические показатели вод устья р. Оки (2018 г., данные Верхне-Волжского УГКС)

Показатели	VI–VII 2018 г.	X–XI 2018 г.
pH	8.23 ± 0.16	8.49 ± 0.04
Взвешенные вещества, мг/л	23.3 ± 3.53	12.4 ± 2.03
Растворенный кислород, мг O ₂ /л	8.60 ± 0.09	10.2 ± 0.42
Сумма ионов, мг/л	349*	596*
Ионы Ca ²⁺ , мг/л	60.2*	85.6*
Ионы Mg ²⁺ , мг/л	26.7*	25.5*
Сумма ионов, Na ⁺ + K ⁺ , мг/л	9.6*	46.0*
Гидрокарбонаты, HCO ₃ ⁻ , мг/л	128.0*	229.0*
Сульфаты, SO ₄ ²⁻ , мг/л	106.0*	182.0*
Хлориды, Cl ⁻ , мг/л	27.1*	27.6*
БПК ₅ , мг O ₂ /л	3.0 ± 0.56	2.19 ± 0.31
ХПК, мг O ₂ /л	24.4 ± 4.6	28.8 ± 1.7
Азот нитратов, NO ₃ ⁻ , мг N/л	1.152*	0.91 ± 0.04
Азот нитритов, NO ₂ ⁻ , мг N/л	0.013 ± 0.006	0.02 ± 0.006
Азот аммонийный, NH ₄ ⁺ , мг N/л	0.39 ± 0.16	0.20 ± 0.04
Фосфаты, PO ₄ ²⁻ , мкг P/л	30.0*	91 ± 46
Фосфор общий, P _{общ} , мкг P/л	99 ± 34	95 ± 26
Кремний, Si, мг/л	0.50*	1.80*
Железо общее, мг/л	0.08 ± 0.01	0.02*

Примечание. Приведены средние арифметические ± ошибка среднего; * – данные единичных измерений.

Методы

Образцы бентосных альгоценозов отбирали с поверхности донных отложений (эпипелон), каменистого субстрата (эпилитон) и высших водных и прибрежно-водных растений (эпифитон) с использованием принятых методических подходов (Водоросли..., 1989; Комулайнен, 2003; Неврова и др., 2015).

Водоросли эпилитона отбирали путем очистки камней жесткой зубной щеткой. Эпифитные диатомовые водоросли счищали с поверхности погруженных макрофитов зубной щеткой, помещая растение в кювету с добавлением дистиллированной воды. Полученные суспензии диатомей помещали в пластиковую бутылку с маркировкой. Пробы

населения мягких грунтов (эпипелона) отбирали с помощью пластиковой трубки площадью захвата 14.5 см² из столба донных отложений, собранных с помощью дночерпателя Петерсена или Экмана – Берджи путем вырезания поверхностного слоя толщиной 5–7 мм. Затем содержимое помещали в маркированный контейнер. Пробы фиксировали 40 % раствором формалина. Всего было отобрано 25 количественных и качественных проб.

В лаборатории образцы диатомовых водорослей обрабатывали перекисью водорода и соляной кислотой (горячее окисление перекисью водорода), постоянные препараты готовили с использованием среды Naphrax (показатель преломления 1.74, Brunel Microscopes Ltd). Идентификация диатомовых водорослей проводилась методами световой микроскопии с применением определителей, основной список которых приведен в работе Е. Н. Невровой с соавторами (2015).

Количественную представленность видов оценивали по модифицированной глазомерной балльной шкале Стармаха (Водоросли..., 1989): 1 – единично, 3 – немного, 5 – умеренно, 7 – много, 9 – массово. Анализировали частоты встречаемости видов (% проб, в которых он обнаружен) и доминирования (% проб, в которых обилие вида составило 7 или 9 баллов). Экологическая характеристика диатомей приведена по С. С. Бариновой с соавторами (2019).

Качество и экологическое состояние окских вод оценивали по индикационным величинам средовых характеристик отдельных видов (Баринова и др., 2019), а также значению сапробности (трофности) посредством расчета индексов загрязнения Т. Ватанабе (DIApo) (Watanabe et al., 1986, 1988, 1990), эвтрофикации / загрязнения А. Дель Уомо (EPI) (Dell' Uomo, 1996) и индекса сапробности Пантле и Букка в модификации В. Сладечека (Sládeček, 1973, 1986). При этом применяли списки индикаторных видов разных авторов (Sládeček, 1973, 1986 – SLA; Wegl, 1983 – WEG; Marvan et al., 2005 – MAR; Баринова и др., 2019 – BAR).

Результаты

В альгоценозах бентали правобережья устьевого участка р. Оки в районе г. Нижний Новгород выявлено 133 вида и внутривидовых таксона диатомовых водорослей, относящихся к 2 классам, 6 порядкам, 17 семействам и 46 родам. Общие характеристики

флоры диатомовых бентоса р. Оки довольно схожи с таковыми крупных европейских рек: заметная роль семейств Naviculaceae и Nitzschiaceae, ведущие ранговые позиции родов *Navicula*, *Nitzschia*, *Gomphonema*, *Achnanthydium* являются чертами сходства и определенной стабильности альгофлоры донных диатомей средних и больших эвтрофированных и заметно загрязненных европейских рек. Преобладание родов *Nitzschia*, *Navicula*, *Gomphonema* и их ведущая роль в составе альгоценозов бентоса установлены ранее для многих европейских водотоков (Волга и ее жизнь, 1978; Владимирова, 1989; Koziychuk, 2019). Преобладание пеннатных шовных диатомей, ранговое распределение ведущих семейств и родов и в целом состав альгоценозов бентали устьевого района р. Оки свойственны характеристикам диатомовых бентоса крупных речных экосистем с заметным антропогенным влиянием.

Массовые виды, отмеченные более чем в половине проб, составляли лишь одну пятую видового состава, а редкие виды, найденные единично, – 40 %. Состав доминирующих видов со встречаемостью более 50 % и заметной частотой доминирования (20–40 %) небогат (всего 6 видов). Большая часть обычных компонентов бентосных альгоценозов продемонстрировала низкую частоту доминирования, что косвенно свидетельствует о пространственно-временном разнообразии условий обитания диатомей в р. Оки с преобладанием субстратной и сезонной приуроченности (табл. 2).

Центрические диатомовые водоросли (в основном различные *Stephanodiscus*, *Cyclotella*, *Aulacoseira*) как доминанты и субдоминанты постоянно отмечались во всех типах сообществ бентоса в результате процессов седиментации из водной толщи на дно, демонстрируя максимальную интенсивность доминирования в альгоценозах эпифитона. В сообществах эпифитона более заметная частота доминирования (29 %) наблюдалась у *Stephanodiscus neoastraea*. В эпипелоне только *Fragilaria vaucheriae* в 14 % проб выступала в качестве доминанта. Комплекс бентосных видов эпифитона сформирован *Nitzschia palea*, *Cocconies placentula*, *Ulnaria ulna*, *Gomphonema pumilum* и *G. parvulum*. В два раза реже в качестве доминантов или сопутствующих доминантам компонентов в эпифитоне развивались *Navicula tripunctata*, *Diatoma vulgaris*, *Cocconies pediculus*, *Nitzschia dissipata* и *Nitzschia sp.* С максимальными для бентос-

ных альгоценозов показателями доминирования в группировках диатомовых эпилимниона отмечены *Navicula tripunctata*, *Nitzschia dissipata*, *Nitzschia sp.*, *Diatoma vulgaris* и *Achnantheidium affine* (Grun.) Czarn. Реже в состав преобладающих видов входили *Gomphonema parvulum*, *G. pumilum*, *Navicula cryptocephala* и *Fragilaria vaucheriae* (см. табл. 2).

Таблица 2. Частоты встречаемости (1) и доминирования (2) массовых видов диатомовых водорослей

Вид	Эпипелон		Эпифитон		Эпилимнион		Все альгоценозы бентали	
	1	2	1	2	1	2	1	2
<i>Achnantheidium affine</i> (Grunow) Czarn	14	0	29	0	55	27	36	12
<i>Amphora copulata</i> (Kütz.) Schoeman et R. E. M. Archibald	57	0	71	0	73	9	68	4
<i>A. pediculus</i> (Kütz.) Grunow ex A. W. F. Schmidt	43	0	9	0	82	9	68	4
<i>Cocconeis pediculus</i> Ehr.	43	0	57	14	73	9	68	8
<i>C. placentula</i> Ehr.	100	0	100	29	91	9	96	12
<i>Diatoma vulgaris</i> Bory	71	0	57	14	73	36	68	20
<i>Encyonema caespitosum</i> Kütz.	29	0	12	0	55	9	36	4
<i>E. leibleinii</i> (C. Agardh) W. J. Silva, R. Jahn, T. A. V. Ludwig, et M. Menezes	14	0	12	0	45	9	28	4
<i>E. reichardtii</i> (Krammer) D. G. Mann	0	0	29	0	0	9	4	4
<i>E. ventricosum</i> (C. Agardh) Grunow	57	0	12	0	55	9	44	4
<i>Fragilaria vaucheriae</i> (Kütz.) Peters	57	14	57	0	64	18	60	12
<i>Gomphonema pumilum</i> (Grunow.) Reich. et Lange-Bert	57	0	86	42	91	18	80	20
<i>G. parvulum</i> Kütz.	71	0	71	29	82	27	76	4
<i>Navicula cryptocephala</i> Kütz.	86	0	86	0	91	18	88	8
<i>N. tripunctata</i> (O. Müll.) Bory	86	0	100	14	82	54	88	28
<i>Nitzschia dissipata</i> (Kütz.) Rabenh.	71	0	43	14	73	54	64	28
<i>N. linearis</i> W. Sm.	14	0	43	0	18	9	24	4
<i>N. palea</i> (Kütz.) W. Sm.	29	0	100	29	63	0	64	8
<i>Nitzschia sp.</i>	53	0	43	14	34	18	44	12
<i>Pseudostaurasira brevistriata</i> (W. Smith) E. Morales	43	0	57	0	55	9	52	4
<i>Sellaphora seminulum</i> (Grunow) D. G. Mann	0	0	0	0	18	9	8	4
<i>Staurosira venter</i> (Ehr.) Cl. et Möller	14	0	0	0	55	9	28	4
<i>Stephanodiscus hantzschii</i> (Grunow)	100	29	100	42	100	9	100	24
<i>S. invisitatus</i> M. H. Hohn & Hellermann	71	0	57	14	27	0	48	4
<i>S. neoastreae</i> Håk. et Hick	100	29	100	71	100	29	100	40
<i>Tryblionella hungarica</i> (Grunow) Frenguelli	57	0	86	0	73	9	72	4
<i>Ulnaria ulna</i> (Nitzsch.) Compère	86	0	100	29	82	0	88	8

Сезонные изменения общего видового богатства бентосных диатомовых оказались незначительными, хотя удельные показатели (число видов в пробе) немного возрастали от июля (в среднем 32.6 ± 2.6) к ноябрю (37.5 ± 2.0). Летом среднее по станциям и типам субстратов обилие диатомовых водорослей достигало 77.9 ± 10.0 балла, а в ноябре оно достоверно возрастало (94.9 ± 9.3) (табл. 3). Участие планктонных центри-

ческих водорослей в организации донных альгоценозов вслед за снижением их количественных показателей в толще окских вод от лета к осени (Okharkin et al., 2014) также уменьшалось с 34 % в июле до 18 % в ноябре. Основу суммарного обилия диатомей часто создавали редкие и единичные виды (обилие 1 и 3 балла), осенью – представители с обилием 5–7 баллов (рис. 2).

Таблица 3. Средние показатели обилия диатомовых водорослей донных альгоценозов ($M \pm m$)

Месяц	Июль	Ноябрь
Ст. 1	91.6 ± 10.89	104 ± 9.18
Ст. 2	61.5 ± 17.27	97.66 ± 25.45
Ст. 3	77.2 ± 8.73	96.67 ± 12.44
Эпилитон	89.4 ± 12.14	115.83 ± 7.12
Эпипелон	44.66 ± 12.99	77.25 ± 11.30
Эпифитон	84.66 ± 5.20	99
Суммарное обилие	77.9 ± 9.97	94.85 ± 9.31

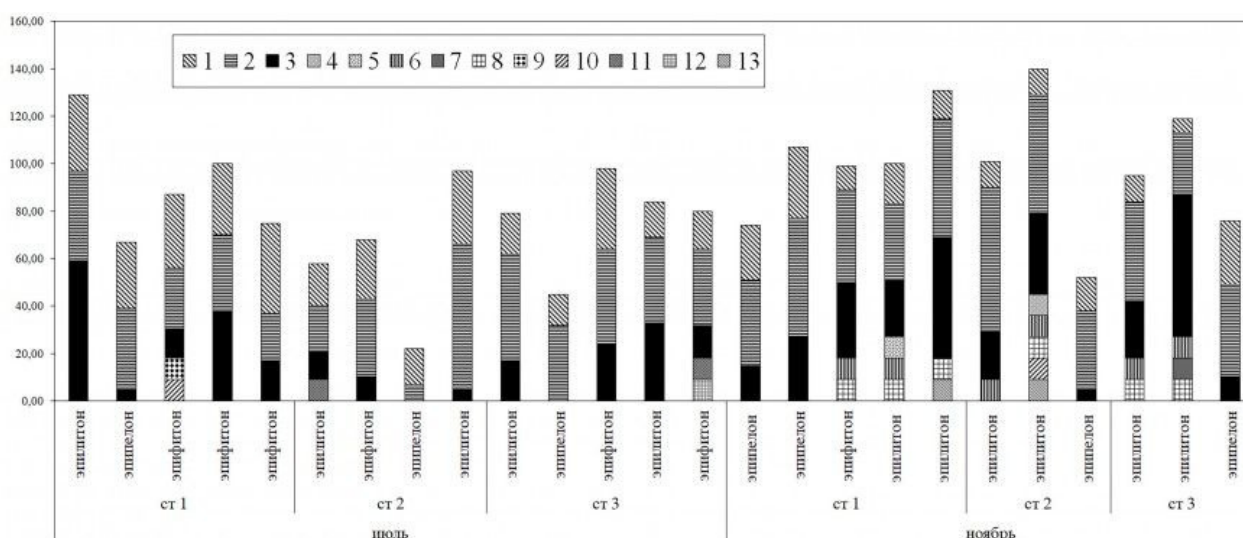


Рис. 2. Пространственно-временная динамика обилия (баллы) сообществ диатомовых водорослей различных субстратов. 1 – центрические, 2 – водоросли с обилием 1 + 3 баллов, 3 – водоросли с обилием 7 + 5 баллов, 4 – *Sellaphora seminulum*, 5 – *Pseudostaurosira brevistriata*, 6 – *Nitzschia dissipata*, 7 – *Navicula cryptocephala*, 8 – *Navicula tripunctata*, 9 – *Gomphonema parvulum*, 10 – *Gomphonema olivaceum*, 11 – *Gomphonema pumilum*, 12 – *Cocconeis pediculus*, 13 – *Achnanthis affine*

Fig. 2. Spatial-temporal dynamics of the abundance (points) of communities of diatoms of various substrates. 1 – Centric, 2 – algae with an abundance of 1 + 3 points, 3 – the same, 7 + 5 points, 4 – *Sellaphora seminulum*, 5 – *Pseudostaurosira brevistriata*, 6 – *Nitzschia dissipata*, 7 – *Navicula cryptocephala*, 8 – *Navicula tripunctata*, 9 – *Gomphonema parvulum*, 10 – *Gomphonema olivaceum*, 11 – *Gomphonema pumilum*, 12 – *Cocconeis pediculus*, 13 – *Achnanthis affine*

Интенсивность развития диатомовых водорослей эпилитона оказалась несколько большее, чем эпифитона и особенно эпипелона (см. табл. 3). При этом разнообразнее был и общий перечень диатомей, обитающих на каменистом субстрате, хотя вклад основных таксономических групп в формирование видового богатства на уровне классов для разных субстратов был практически одинаковым.

Экологическая характеристика водорослей-индикаторов условий существования донных альгоценозов в р. Оке приведена на рис. 3. По типу местообитания видовой состав диатомовых водорослей отразил одинаковый вклад планктонно-бентосных и бентосных форм (46 и 45 % соответственно), доля компонентов планктона в списке видов невелика.

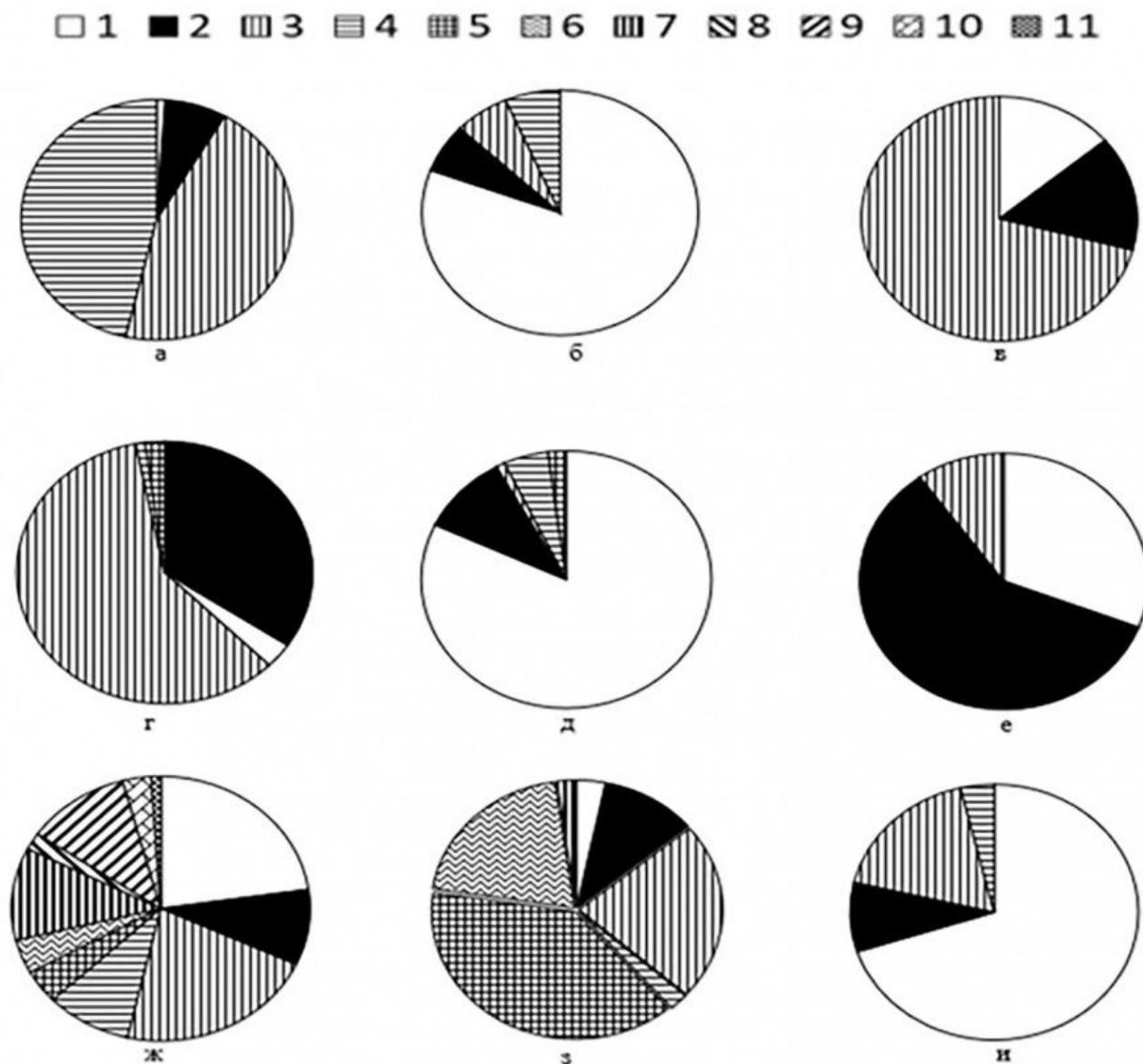


Рис. 3. Экологическая характеристика состава донных Bacillariophyta. Условные обозначения: а: 1 – бентосные; 2 – планктонно-бентосные; 3 – планктонные; 4 – эпибионты; б: 1 – виды умеренного температурного режима; 2 – теплолюбивые; 3 – эвритермные; 4 – холодолубивые; в: 1 – виды, предпочитающие стоячие воды; 2 – предпочитающие текущие воды; 3 – индифференты; г: 1 – индифференты; 2 – алкалибионты; 3 – алкалофилы; 4 – нейтрофилы; 5 – ацидофилы; д: 1 – индифференты; 2 – галофилы; 3 – галофилы, мезогалофы; 4 – мезогалофы; 5 – галофобы; е: 1 – сапроксены; 2 – эврисапрофы; 3 – сапрофилы; ж: 1 – олигосапробионты; 2 – ксено-альфа-мезосапробионты; 3 – бета-мезосапробионты; 4 – альфа-олигосапробионты; 5 – альфа-мезосапробионты; 6 – бета-альфа-мезосапробионты; 7 – альфа-олигосапробионты; 8 – ксено-олигосапробионты;

9 – олиго-бета-мезосапробионты; 10 – ксено-бета-мезосапробионты; 11 – ксеносапробионты; 3 – мезотрафенты; 2 – гипертрафенты; 3 – эутрафенты; 4 – гиперэутрафенты; 5 – мезоэутрафенты; 6 – олигомезотрафенты; 7 – олиготрафенты; и: 1 – азотно-автотрофные, выдерживающие повышенные концентрации органически связанного азота; 2 – факультативно азотно-гетеротрофные; 3 – азотноавтотрофные, обитающие при малых концентрациях органически связанного азота; 4 – облигатно-азотногетеротрофные

Fig. 3. Ecological characteristics of the composition of benthic Bacillariophyta. Legend: a: 1 – benthic; 2 – plankton – benthic; 3 – plankton; 4 – epibionts; b: 1 – species of moderate temperature conditions; 2 – thermophilic; 3 – eurythermal; 4 – cold – loving; c: 1 – species that prefer stagnant waters; 2 – preferring flowing waters; 3 – indifferent; d: 1 – indifferent; 2 – alkalibionts; 3 – alkaliphiles; 4 – neutrophils; 5 – acidophiles; e: 1 – indifferent; 2 – halophiles; 3 – halophiles, mesohalobes; 4 – mesohaloba; 5 – halophobes; f: 1 – saproxenes; 2 – evrisaprobic; 3 – saprophiles; g: 1 – oligosaprobic; 2 – xeno – alpha – mesosaprobic; 3 – beta mesosaprobic; 4 – alpha oligosaprobic; 5 – alpha mesosaprobic; 6 – beta – alpha mesosaprobic; 7 – alpha oligosaprobic; 8 – xeno – oligosaprobic; 9 – oligo – beta – mesosaprobic; 10 – xeno – beta – mesosaprobic; 11 – xenosaprobic; h: 1 – mesotrafents; 2 – hypertrafents; 3 – eutrafents; 4 – hypereutrafents; 5 – meso – eutrafents; 6 – oligo – mesotrafents; 7 – oligotrafents; and: 1 – nitrogen autotrophic, withstanding increased concentrations of organically bound nitrogen; 2 – optionally nitrogen heterotrophic; 3 – nitrogen – autotrophic, living at low concentrations of organically bound nitrogen; 4 – obligate nitrogen – heterotrophic

По приуроченности к температурному режиму преобладали обитатели умеренно теплых вод (81 % видов с известными из литературы температурными предпочтениями). Среди них – преобладающие виды из сообществ мягких грунтов (*Cocconeis placentula*, *Gomphonema parvulum*), эпифитона (*Epithemia sorex* Kütz., *Eunotia bilunaris* (Ehr.) Schaarsch.) и эпилитона (*Craticula cuspidata* (Kütz.) Mann, *Hantzschia amphioxys* (Ehr.) Grun.). Единично отмечены эвритермные (*Sellaphora pupula* (Kütz.) Mereschk., *Achnanthes minutissimum* (Kütz.) Czarn.), теплолюбивые (*Planothidium lanceolatum* (Bréb. ex Kütz.) Lange-Bert., *Staurosira venter*) и холодноводные диатомеи (*Odontidium mesodon* (Kütz.) Kütz., *Gyrosigma acuminatum* (Kütz.) Rabenh.).

Индикция отношения к гидродинамике водных масс и кислородному режиму показала, что состав показательных видов почти на две трети сформирован обитателями вод с замедленным течением, умеренно насыщенных кислородом (*Surirella angusta* Kütz.), представителей, предпочитающих текучие воды, богатые кислородом (*Placoneis clementis* (Grun.) Cox), и обитателей стоячих вод (*Nitzschia recta* Hantzsch ex Rabenh.) значительно меньше (по 14 %).

Среди видов индикторов РН воды преобладали акалифилы (т. е. широко распространенные при РН более 7.0), которые формировали около 60 % состава показательных видов. Среди них основу обилия диатомовых группировок создавали *Halampyrea veneta* (Kütz.) Levkov, *Navicula cryptocephala*. Немногим более трети состава сформировано индифферентами, предпочитающими

РН около 7.0 (например, *Meridion circulare* (Grev.) Ag.); число алкалибионтов (*Ulnaria acus* (Kütz.) Aboal), ацидофилов (*Eunotia incisa* W. Sm. ex Greg.) и нейтрофилов (*Odontidium mesodon* (Kütz.) Kütz.) много меньше.

По отношению к степени галобности среды 82 % перечня индикаторных видов – это индифференты, типичные обитатели пресных вод с заметным обилием, но в небольших количествах встречающиеся в водах с низкой соленостью. Среди них в качестве ведущих компонентов альгоценозов развивались *Fragilaria vaucheriae*, *Gomphonema italicum* Kütz. Галофилы, предпочитающие воды с большой минерализацией, составляли только десятую часть состава индикаторов солености воды, доля галофобов и мезогалобов незначительна (1–5 видов). Среди показателей повышенных значений минерализации вод отметим *Meridion constrictum* (Ralfs) Kütz., *Navicula capitatoradiata* Germ и др.

Согласно системе Т. Ватанабе (Watanabe, 1988, 1990), по отношению к степени загрязнения воды органическими веществами преобладали эврисапробы (59 % индикаторных видов, например *Navicula radiosa* Kütz., *Nitzschia clausii* Hantzsch., *Planothidium rostratum* (Østr.) Lange-Bert.) – водоросли, устойчивые к органическому загрязнению, обычно развивающиеся в слабо- и умеренно загрязненных водах. Обитателей чистых и слабо загрязненных вод – сапроксов много меньше (31 %, например *Nitzschia dissipata*, *Fragilaria vaucheriae*). Сапрофилов, преобладающих в водах с сильным органическим загрязнением, немного (10 %). Среди них отметим *Luticola goeppertiana* (Bleisch)

Mann, *Nitzschia frustulum* (Kütz.) Grun.

Среди индикаторов сапробности, по В. Сладечку (Sladeček, 1973), по разнообразию видов преобладали обитатели чистых вод (от ксеносапробов до β -олигомезосапробов, 61 % видов списка индикаторов). Показателем средней степени загрязнения – β -мезосапробов значительно меньше (22 %). Диатомей, предпочитающих воды с заметной и значительной степенью содержания органических веществ (от β - α -мезосапробов до α -мезосапробов), немного (17 видов, 17 %, например *Craticula cuspidata*, *Halamphora veneta*). Но среди массовых видов с наибольшей представленностью и обилием показатели чистых вод и виды, развивающиеся в водах со средним, повышенным и высоким загрязнением, представлены равным числом индикаторов.

Оценка трофического состояния вод р. Оки продемонстрировала преобладание мезо-эузрафентов (*Cocconeis pediculus*) и эузрафентов (*Diatoma tenuis* Ag.) (в сумме более 60 % количества индикаторов) над олиго- (*Encyonema caespitosum*) и олиго-мезоэузрафентами (*Cymbella cymbiformis* Ag.). Несмотря на преобладание в списке видов разнообразия обитателей чистых вод (от

ксеносапробов до β -мезо-олигосапробов) распределение диатомовых водорослей по категориям типов питания показало, что подавляющее их большинство — это организмы, требующие для своего развития повышенного (*Nitzschia acicularis* (Kütz.) W. Sm.) и высокого содержания органических форм азота (*Gomphonema parvulum*), в том числе и миксотрофы, и только 17 % видов обитателей чистых вод (*Neidium dubium* (Ehr.) Cl.) предпочитало малые его концентрации.

Из 133 видов диатомовых, зарегистрированных в ходе исследования, для расчета индексов загрязнения использованы только 97. Результаты оценки качества воды устья р. Оки различными биотическими индексами представлены в табл. 4. Пространственно-временные и субстратные изменения показателей, оцененные индексами Пантле и Букка, Ватанабе и Дель Уомо, были невелики, а полученные оценки качества воды несколько различались. В целом степень сапробности вод рипали устьевое участка р. Оки оказалась близкой к средним значениям β -мезосапробной зоны III класса качества с незначительно выраженными тенденциями пространственно-временных изменений.

Таблица 4. Средние показатели ($M \pm m$) различных индексов оценки качества воды по диатомовым водорослям

Индексы	SLA	BAR	MAR	WEG	WAT	EPI
Ст. 1	1.87 $\pm$ 0.04	1.87 $\pm$ 0.04	1.80 $\pm$ 0.03	2.09 $\pm$ 0.03	53.2 $\pm$ 3.05	2.25 $\pm$ 0.05
Ст. 2	1.94 $\pm$ 0.04	1.94 $\pm$ 0.04	1.80 $\pm$ 0.05	2.14 $\pm$ 0.07	50.42 $\pm$ 2.30	2.29 $\pm$ 0.05
Ст. 3	1.89 $\pm$ 0.02	1.89 $\pm$ 0.02	1.81 $\pm$ 0.01	2.08 $\pm$ 0.02	57.5 $\pm$ 2.15	2.25 $\pm$ 0.03
Эпилитон	1.86 $\pm$ 0.02	1.87 $\pm$ 0.02	1.77 $\pm$ 0.02	2.07 $\pm$ 0.02	57.18 $\pm$ 2.21	2.24 $\pm$ 0.03
Эпипелон	1.92 $\pm$ 0.04	1.92 $\pm$ 0.04	1.82 $\pm$ 0.05	2.11 $\pm$ 0.05	52.28 $\pm$ 2.19	2.31 $\pm$ 0.07
Эпифитон	1.94 $\pm$ 0.04	1.94 $\pm$ 0.04	1.84 $\pm$ 0.03	2.14 $\pm$ 0.03	50.00 $\pm$ 3.55	2.26 $\pm$ 0.04
Июль	1.95 $\pm$ 0.02	1.95 $\pm$ 0.02	1.84 $\pm$ 0.03	2.14 $\pm$ 0.03	48.57 $\pm$ 1.45	2.24 $\pm$ 0.01
Ноябрь	1.84 $\pm$ 0.02	1.84 $\pm$ 0.02	1.76 $\pm$ 0.02	2.05 $\pm$ 0.02	60.45 $\pm$ 1.52	2.29 $\pm$ 0.04

Индикация качества вод с помощью индекса эвтрофикации / загрязнения Дель Уомо (EPI), проявляющего значительную корреляцию с химическими и физическими свойствами воды (БПК₅, биогенные элементы, электропроводность, хлориды и т. д.) (Зуева и др., 2019), показала, что он изменялся от 2.05 (умеренное загрязнение) до 2.61 (очень сильное загрязнение) (Dell'Uomo, 2003). Средние значения этого индекса (2.24–2.31) характеризуют окские воды как сильно загрязненные и эвтрофированные.

Обсуждение

В период наблюдения характеристики компонентного состава и уровень загрязнения окских вод в сравнении с данными 2011 г. (Охупкин и др., 2015) изменились незначительно (см. табл. 1). По-прежнему низовья реки можно рассматривать как эвтрофно-гипертрофный водный объект с высоким уровнем антропогенного эвтрофирования и загрязнения (Джамалов и др., 2017) при росте со второй половины XX века к началу XXI минерализации и содержания сульфатов и щелочных металлов.

Динамика химических показателей качества окских вод достаточно четко отразила сезонный ход процессов самоочищения вод в направлении от лета к осени (см. табл. 1). Так, к октябрю – ноябрю в воде отмечен рост (в 1.2 раза) содержания кислорода, снижение количества взвешенных веществ (в 1.9 раза), в том числе и за счет уменьшения интенсивности вегетации фитопланктона (Okhapkin et al., 2014). Кроме того, установлена тенденция к уменьшению содержания в воде лабильного органического вещества (БПК₅) и минеральных форм азота (оба показателя в 1.4 раза). При недостоверно выраженных изменениях химического потребления кислорода (ХПК) и концентрации общего фосфора процессы минерализации фосфорсодержащих органических соединений к осени происходили почти полностью. Так, относительное содержание минеральных форм фосфора в общем его запасе с 0.30 летом осенью увеличилось до 0.96. Эти факты отразили тенденцию оптимизации показателей качества воды с возрастанием гидродинамики водных масс и улучшением кислородного режима в реке.

Несмотря на низкий класс качества вод, локальность изученного участка бентали и непродолжительность периода исследования, видовой состав комплексов диатомовых водорослей дна оказался весьма богатым (133 таксона рангом ниже рода). Видовое богатство Bacillariophyta оказалось сопоставимым с перечнем донных и эпифитных представителей диатомей (137 таксонов), обнаруженных нами в составе фитопланктона р. Оки и определенных по результатам многолетних исследований планктонных альгоценозов с 1960-х гг. до настоящего времени (Охупкин, Хедаири, 2019). Разнообразие видов диатомовых водорослей бентали р. Оки, оцененное нами по результатам рекогносцировочного обследования на основании относительно небольшого числа проб, оказалось сопоставимым с таковым донных диатомей нижнего течения р. Днепр (Владимирова, 1989), но оказалось в 1.7 раза меньше, чем в устьевом районе р. Дунай (Kozıychuk, 2019), и в 1.3 раза ниже, чем в нижнем течении р. Енисей (Левадная, 1986) при значительно большем объеме изученного материала.

Самые многочисленные виды диатомовых водорослей исследованного района р. Оки (*Cocconeis placentula*, *C. pediculus*, *Gomphonema olivaceum*, *G. parvulum*, *Navicula tripunctata*, *Nitzschia dissipata* и др.)

являются широко распространенными, эврибионтными по многим экологическим факторам видами – обычными компонентами диатомовой флоры многих рек Европы с заметным антропогенным влиянием (β - и α -мезосапробного типа) (Van Dam et al., 1994).

Таким образом, высокие разнообразие и индикационные свойства диатомовых донных сообществ, а также заметная и часто определяющая их ценотическая роль дают основания для получения надежных и адекватных оценок экологического состояния и качества воды исследованной водной экосистемы.

Оценка экологической целостности проточных вод часто требует разработки комплексных методов, учитывающих сложные взаимосвязи внутри сообществ и между ними на фоне непрерывной изменчивости факторов окружающей среды. Связи между диатомовыми водорослями и экологическими переменными являются достаточно надежными и поддающимися количественной оценке, что делает их подходящими количественными индикаторами экологических условий в лотических экосистемах (Chaïb, Tison-Rosebery, 2012). Диатомовые водоросли используются в качестве альтернативного дополнительного средства оценки качества воды в связи с наличием у многих из них индивидуальных предпочтений к загрязненности или чистоте воды, чувствительности и четкой реакции на физико-химические и биологические изменения (Adewole et al., 2019). При этом считают, что использование диатомовых водорослей для оценки качества воды дешевле, чем обычные химические анализы, и прямо показывает влияние загрязнения на водную биоту (Adewole et al., 2019).

Состав диатомей бентосных альгоценозов устья р. Оки поровну представлен планктонно-бентосными и бентосными видами, обитателями умеренно теплых нейтрально-олигощелочных вод с замедленным течением и умеренно насыщенных кислородом. Их население сформировано главным образом типичными представителями пресных вод с заметным обилием, индифферентами, видами, устойчивыми к органическому загрязнению, показателями как незначительной, так и высокой степени сапробности. Насыщенность вод р. Оки биогенными элементами (фосфор, азот) и органическими веществами отразилась на преимущественном развитии мезо-эутрафентов и эутрафентов –

видов, требующих для своей жизнедеятельности повышенного и высокого содержания органических форм азота, в том числе и миксотрофов.

Преобладание в списке видов диатомей представителей, обитающих в чистых водах (60 % от числа индикаторов органического загрязнения), и небольшая доля обитателей высокосапробных вод могут быть связаны с постепенным и незначительным улучшением экологического состояния реки в сравнении с данными 1970–1990-х гг., а также, возможно, с заниженными величинами индивидуальных характеристик многих видов, приведенных в списке С. С. Бариновой с соавторами (2019). Это еще раз подтверждает необходимость работ по региональной адаптации индикаторной значимости отдельных видов. Возможно, такой результат является следствием химического состава грунтов, органическое вещество которых может состоять в основном не из лабильных компонентов (сапробного типа), а из трудно окисляемых, на которые сапробные организмы не реагируют. В связи с этим анализ степени загрязнения вод только на основе списка видов без учета их ценотической значимости может привести к недостоверным оценкам.

Расчеты индексов сапробности Пантле и Букка с использованием списков индикаторных видов разных авторов дали сходные результаты. Средние их значения колебались от 1.76 до 1.95, но определенные по списку R. Wegl (1983) оказались относительно более высокими (2.05 до 2.14) и немного превышающими средние значения для β-мезосапробной зоны. Оценки по индексам Т. Ватанабе аналогичны таковым по индексу сапробности Пантле и Букка. Диатомовый индекс EPI А. Дель Уомо (Dell'Uomo, 2003), на наш взгляд, реальнее отразил уровень качества окских вод (от умеренно до очень сильно загрязненных), что более соответствует оценкам по их химическому составу.

Степень органического загрязнения водной толщи по сезонам колебалась в пределах одного класса качества и имела тенденцию к снижению от июля к ноябрю (см. табл. 4). Эту тенденцию к незначительному улучшению качества воды осенью более четко отразил индекс Ватанабе: средние показатели в ноябре оказались достоверно выше (но сапробность ниже), чем в июле. При этом в ноябре в организации альгоценозов бентали заметно снизилось ценотическое значение обитателей стоячих вод (с 19 до 14

%), что косвенно свидетельствует об усилении процессов гидродинамики. Кроме того, аналогичная тенденция установлена и для факультативных и облигатных гетеротрофов по органическим формам азота, относительное среднее обилие которых с 31 % в июле снизилось в ноябре до 17 %. Таким образом, получено удовлетворительное соответствие оценки временной динамики процессов самоочищения в реке по биоценотическим и химическим показателям.

Сезонные изменения в группировках диатомовых водорослей были обнаружены также и в других реках, например р. Сегр (Франция, Испания) (Goma et al., 2005), реках Каталонии (Leira, Sabater, 2005), р. Куарто (Кордова, Аргентина) (Martínez de Fabricius et al., 2003), реках южной Финляндии (Soinine, Eloranta, 2004) и Восточной Фенноскандии (Комулайнен, 2005). Изменения в сообществах диатомовых водорослей в течение года отражают колебания температуры, интенсивности освещения, продолжительности дня, динамики жизненных циклов травоядных, стока (Luis Alberto, 2015) и определяются как природными, так и антропогенными факторами (орошение, забор воды для промышленных целей и др.). Динамика расхода воды может быть основным фактором, контролирующим сезонные изменения состава и структуры фитоперифитона, в том числе и таксоценоза диатомовых водорослей, что отмечалось рядом авторов (Комулайнен, 2005; Boix et al., 2010; Martínez de Fabricius et al., 2003; Tang, Dudgeon, 2013).

Пространственные изменения качества воды были выражены значительно слабее временных, что неудивительно при близком расположении станций отбора проб. Тем не менее, несмотря на это и недостоверность различий индексов в пространственном аспекте, большинство их значений (кроме рассчитанных по спискам Marvan et al., 2005) оказалось выше на ст. 2, особенно индекс Ватанабе. Ст. 2, расположенная ниже нового Окского моста по течению реки, установлена в месте, где река незначительно вдаётся в береговую полосу правобережья с визуально менее выраженной (в сравнении с другими станциями) гидродинамикой водных масс и ее возможным воздействием на интенсивность процессов самоочищения.

Оценки степени органического загрязнения, полученные с использованием сообществ диатомовых разных субстратов, отобранных на одном участке, в целом были весьма схожими, поскольку в большинстве

случаев они были сгруппированы близко друг к другу, что отмечалось также и другими исследователями (Bere, Tundisi, 2011). Тем не менее биоценотические индексы, рассчитанные по сообществам эпилимнона, оказались более низкими в сравнении с сообществами других субстратов. Различия структурных и индикационных характеристик альгоценозов, развивающихся на разных субстратах, отмечались рядом авторов (Комулайнен, 2005; Porter et al., 1993; Lowe, Rap, 1996; Kelly et al., 1998), которые говорили об отсутствии единого мнения относительно сравнения оценки качества воды на основе эпифитных и эпилитных сообществ. Предполагалось, что для структуры диатомовых комплексов небольшие различия гидрологических и гидрохимических условий между участками являются более значимыми, чем роль субстратов (Soinine, Eloranta, 2004). Тем не менее в р. Зауэр (Люксембург) и в некоторых реках Финляндии были получены разные результаты в значениях биоценологических индексов по диатомовым водорослям, меняющимся в зависимости от типа субстрата (Torrizi et al., 2006; Bere, Tundisi, 2011). Это, возможно, происходит из-за влияния нескольких абиотических факторов, таких как свет, температура (Tesolin, Tell, 1996) или концентрация нитратов (Coleman, Burkholder, 1995), которые приводят к изменениям в конкретном составе эпилимнона. Также было показано, что в сравнении с эпилимном, видовое разнообразие эпифитона было относительно невелико (Комулайнен, 2005; Cazaubon, 1989), а виды, его составляющие, обладают экологическими характеристиками, которые могут изменять показатели биологического качества окружающей среды.

Ранее на основе оценок сапробности по фитопланктону (Охупкин, 2011) было показано, что в устье р. Оки отмечался постепенный рост средневегетационных индексов Пантле и Букка с 1.98 ± 0.07 (по численности индикаторных видов) и 2.16 ± 0.06 (по биомассе) в 1989–1990 гг. до 2.20 ± 0.03 и 2.31

± 0.05 соответственно в 2011 г. Эти значения получены на основе большого массива материалов, но при подсчете индексов применялась не балльная система определения обилия, а конкретные показатели численности или биомассы видов в пробе. Оценки, полученные по результатам изучения бентосных диатомей, могут быть несколько заниженными в связи с локальностью участка исследований, небольшим периодом исследований, а также недоучетом индикационных свойств водорослей других отделов.

Заключение

- Высокие видовое богатство и индикационные свойства диатомовых донных сообществ, а также заметная и часто определяющая их ценотическая роль дают основания для получения, как правило, надежных и адекватных оценок экологического состояния и качества воды исследованной водной экосистемы.

- Применение различных подходов к оценке качества воды и экологического состояния окских вод отразило пространственно-временные аспекты процессов самоочищения в реке и показало довольно сходные результаты.

- Сообщества эпилимнона, как правило, демонстрировали несколько лучшие оценки качества среды обитания, чем таковые эпифитона и эпипелона.

- Индексы сапробности Пантле и Букка в модификации Сладечека отразили средний или немного превышающий средний для β-мезосапробной зоны уровень загрязнения. Индекс эвтрофирования / загрязнения Дель Уомо изменялся в более широких пределах (от умеренного до очень сильного загрязнения), а его средние значения характеризуют окские воды как сильно загрязненные и эвтрофированные.

- При оценке степени сапробности окских вод по составу и структуре альгоценозов бентали, на наш взгляд, оптимальнее применение списков индикаторных организмов R. Wegl (1983) с последующей их региональной адаптацией и диатомового индекса EPI.

Библиография

- Барина С. С., Белоус Е. П., Царенко П. М. Альгоиндикация водных объектов Украины: методы и перспективы. Хайфа; Киев: Изд-во Университета Хайфы, 2019. 367 с.
- Владимирова К. С. Фитомикробентос Днепра, его водохранилищ и Днепро-Бугского лимана. Киев: Наук. думка, 1989. 232 с.
- Водоросли: Справочник / С. П. Вассер, Н. В. Кондратьева, Н. П. Масюк и др. Киев: Наук. думка, 1989. 608 с.
- Волга и ее жизнь. Л.: Наука, 1978. 348 с.
- Джамалов Р. Г., Никаноров А. М., Решетняк О. С., Сафронова Т. И. Воды бассейна Оки: химический

- состав и источники загрязнения // Вода и экология. 2017. Т. 21. № 3. С. 114–132.
- Зуева Н. В., Алексеев Д. К., Куличенко А. Ю., Примаков Е. А., Зуев Ю. А., Воякина Е. Ю., Степанова А. Б. Биоиндикация и биотестирование в пресноводных экосистемах: Учебное пособие для высших учебных заведений. СПб.: РГГМУ, 2019. 140 с.
- Комулайнен С. Ф. Методические рекомендации по изучению фитоперифитона в малых реках. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2003. 43 с.
- Комулайнен С. Ф. Структура и функционирование фитоперифитона в малых реках Восточной Финляндии: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб.: ЗИН РАН, 2005. 52 с.
- Левадная Г. Д. Микрофитобентос реки Енисей. Новосибирск: Наука, 1986. 286 с.
- Неврова Е. Л., Снигирева А. А., Петров А. Н., Ковалева Г. В. Руководство по изучению морского микрофитобентоса и его применению для контроля качества среды. Симферополь: Н. Оріанда, 2015. 175 с.
- Оксиюк О. П., Давыдов О. А. Санитарно-гидробиологическая характеристика водных экосистем по микрофитобентосу // Гидробиологический журнал. 2011. Т. 47. № 4. С. 66–79.
- Оксиюк О. П., Давыдов О. А. Санитарная гидробиология в современный период. Основные положения, методология, задачи // Гидробиологический журнал. 2012. Т. 48. № 6. С. 50–65.
- Охупкин А. Г. Фитопланктон Чебоксарского водохранилища. Тольятти: ИЭВБ РАН, 1994. 274 с.
- Охупкин А. Г. Опыт применения системы сапробности к оценке качества воды реки Волги // Биоиндикация в мониторинге пресноводных экосистем II: Сборник материалов международной конф. СПб.: Любавич, 2011. С. 91–96.
- Охупкин А. Г., Андриянова Н. В., Максимова В. А., Шарагина Е. М., Воденеева Е. Л. Динамика гидрохимического состава вод нижнего течения р. Оки // Вода: химия и экология. 2015. № 5. С. 15–21.
- Охупкин А. Г., Хедаири Т. Диатомовые водоросли как компонент донных альгоценозов устьевого участка реки Оки // Вопросы современной альгологии. 2019. № 2 (20). С. 60–63.
- Adewole M. G., Benjamin O. Di., Adewale M. T., Isaac T. O. Application of Diatom-Based Indices in River Quality Assessment: A Case Study of Lower Ogun River (Abeokuta, Southwestern Nigeria) Using Epilithic Diatoms // Limnology – Some New Aspects of Inland Water Ecology. Didem Gökçe, IntechOpen, 2019. DOI: 10.5772/intechopen.86347.
- Bere T., Tundisi J. G. Biological monitoring of lotic ecosystems: the role of diatoms // Brazilian Journal of Biology. 2010. Vol. 70. P. 493–502.
- Bere T., Tundisi J. G. The Effects of Substrate Type on Diatom-Based Multivariate Water Quality Assessment in a Tropical River (Monjolinho), São Carlos, SP, Brazil // Water Air Soil Pollut. 2011. Vol. 216. P. 391–409.
- Boix D., Garcia-Berthou E., Gascon S., Benejam L., Tornes E., Sala J., Benito J., Munne A., Sola C., Sabater S. Response of community structure to sustained drought in Mediterranean rivers // Journal of Hydrology. 2010. Vol. 383. P. 135–146.
- Cazaubon A. La florule épiphyte principalement diatomique de diverses plantes-hôtes à la source d'une rivière méditerranéenne (l'Argens, sud-est de la France) // Cryptogamie Algol. 1989. Vol. 10. P. 195–207.
- Chaïb N., Tison-Rosebery J. Water quality assessment and application of the biological diatom index in the Kebir-East wadi, Algeria // African Journal of Aquatic Science. 2012. Vol. 37. № 1. P. 59–69.
- Coleman V. L., Burkholder J. M. Response of microalgal epiphyte communities to nitrate enrichment in an eelgrass (*Zostera marina*) meadow // J. Phycol. 1995. Vol. 31. P. 36–43.
- Dell'Uomo A. Algae of running waters in Italy and their importance for monitoring rivers // Boccone. 1996. Vol. 16. № 1. P. 367–377.
- European Community Directive 2000/60/EC of the European parliament and of the Council of 23 October 2000 establishing a framework for Community action in the field of water policy. Official Journal of the European communities L327, 2000.
- Goma J., Rimet F., Cambra J., Hoffmann L., Ector L. Diatom communities and water quality assessment in Mountain Rivers of the upper Segre basin (La Cerdanya, Oriental Pyrenees) // Hydrobiologia. 2005. Vol. 551. Issue 1. P. 209–225.
- Hofmann G., Werum M. und H. Lange-Bertalot. Diatomeen im süßwasser-benthos von mitteleuropa. Kanigstein: Scientific Books, 2013. 908 S.
- Kelly M. G., Cazaubon A., Coring E., Dell'Uomo A., Ector L., Goldsmith B., et al. Recommendations for the routine sampling of diatoms for water quality assessments in Europe // Journal of Applied Phycology. 1998. Vol. 10. P. 215–224.
- Kelly M. G. Identification of Common Benthic Diatoms in Rivers // Field Studies. 2000. Vol. 9. P. 583–700.
- Koziychuk E. Sh. Phytomicrobenthos Diversity in Water courses of the Killya Delta of the Danube River // Hydrobiol. J. 2019. Vol. 55. № 5. P. 44.
- Leira M., Sabater S. Diatom assemblages distribution in catalan rivers, NE Spain, in relation to chemical and physiographical factors // Water Research. 2005. Vol. 39. P. 73–82.

- Lowe R. L., Pan Y. Benthic algal communities as biological indicators // R. J. Stevenson, M. L. Bothwell, & R. L. Lowe, Eds. *Algal ecology, Freshwater benthic ecosystems*. San Diego: Academic, 1996. P. 705–739.
- Luis Alberto Quevedo Báez. Effects of global change on benthic communities of the lower Ebro River: implications for the assessment of the ecological status: PhD Thesis. ... URV. Tarragona, Spain, 2015. 164 p.
- Martinez de Fabricius A. L., Maidana N., Gomez N., Sabater S. Distribution patterns of benthic diatoms in a Pampean river exposed to seasonal floods: the Cuarto River (Argentina) // *Biodiversity and Conservation*. 2003. Vol. 12. P. 2443–2454.
- Marvan P., Maršálek B., Heteša J., Sukačova K., Maršálková E., Geriš R., Kozáková M. Comments on the revised tables of algal (and other botanical) water quality indicators listed in CSN 75 7716-discussion material for assessment of trophic status of water bodies. Association Flos Aquae www.cyanobacteria.net on 6th May. 2005.
- Okhapkin A. G., Genkal S. I., Sharagina E. M., Vodeneeva E. L. Structure and dynamics of phytoplankton in the Oka river mouth at the beginning of the 21th century // *Inland Water Biol.* 2014. Vol. 7. № 4. P. 357–365.
- Porter S. D., Cuffney T. F., Gurtz M. E., Meador M. R. Methods for collecting algal samples as part of the National Water-Quality Assessment Program. US Geological Survey Open-File Report 93-409. US Geological Survey, Raleigh, North Carolina, 1993. 39 p.
- Prygiel J., Whitton B. A., Bukowska J. Use of algae for monitoring rivers III. Douai, France: Agence de l'Eau Artois-Picardie, 1999. P. 224–238.
- Round F. E., Crawford R. M., Mann D. G. *The Diatoms: biology and morphology of the genera*. Cambridge: Cambridge University Press, 1990. 760 p.
- Sládeček V. System of Water Analysis from the Biologica Point of View. *Archiv fur Hydrobiologie-Beiheft Ergebnisse der Limnologie*, 1973. 222 p.
- Sládeček V. Diatoms as indicators of organic pollution // *Acta Hydrochim.* 1986. Vol. 14. № 5. P. 555–566.
- Soinine J., Eloranta P. Seasonal persistence and stability of diatom communities in rivers: Are there habitat specific differences? // *European Journal of Psychology*. 2004. Vol. 39. P. 153–160.
- Tang T. S., Niu D. Dudgeon. Responses of epibenthic algal assemblages to water abstraction in Hong Kong streams // *Hydrobiologia*. 2013. Vol. 703. P. 225–237.
- Tesolin G., Tell G. The epiphytic algae on floating macrophytes of a Paraná river floodplain lake // *Hydrobiologia*. 1996. Vol. 333. P. 111–120.
- Torresi M., Rimet F., Cauchieb H. M., Hoffmann L., Ector L. Bioindication par les diatomees epilithiques et epiphytes dans la rivier Sure (Luxembourg) // *Royal Botanical Society of Belgium*. 2006. Vol. 139. № 1. P. 39–48.
- Van Dam H., Mertens A., Sinkeldam J. A coded checklist and ecological indicator values of freshwater diatoms from the Netherlands. Netherlands // *Journal of Aquatic Ecology*. 1994. Vol. 28. № 1. P. 177–133.
- Watanabe T., Asai K., Houki A. Numerical water quality monitoring of organic pollution using diatom assemblages // *Sci. Total. Environ.* 1986. Vol. 55. P. 209–218.
- Watanabe T., Asai K., Houki A. Biological information closely related to the numerical index DAipo (Diatom Assemblage Index to Organic Water Pollution) // *Jpn. J. Diatomol.* 1988. Vol. 4. P. 49–58.
- Watanabe T., Asai K., Houki A. and Michiaki S. Numerical simulation of organic pollution based on the attached diatom assemblage in Lake Biwa // *Diatom*. 1990. Vol. 5. P. 9–20.
- Wegl R. *Index fur die Limnosaprobitat. Wasser und Abwasser*. German: Print book, 1983. 175 p.
- Whitton B. A., Rott E. Use of algae for monitoring rivers II. Innsbruck: Institut für Botanik, Universität Innsbruck, 1996. 196 p.

DIATOMS IN ALGOCENOSES OF BENTAL AS INDICATORS OF WATER QUALITY IN THE MOUTH OF THE OKA RIVER (RUSSIA)

KHEDAIRIA
Tabet Mohamidovich

Lobachevsky Nizhny Novgorod State University,
khedairiabet1989@gmail.com

OKHAPKIN
Alexander Gennadivich

Dr. Sc., Lobachevsky Nizhny Novgorod State University,
okhapkin@bio.unn.ru

Keywords:
ecological
characteristics
the Oka River
diatom
saprobitity indices

Summary: Based on the characteristics of the composition and structure of the estuaria of the Oka river, the second tributary of the Volga river located in the Nizhny Novgorod region. It is shown that the high species saturation of bottom algocenoses with diatoms and their abundance allow, in general, to obtain reliable bioindication characteristics. Satisfactory correspondence of the ecological indicators of diatom flora to the chemistry of the Oka waters was demonstrated. We carried out a comparative assessment of the values of the saprobitary indices calculated using the lists of indicator organisms by different authors, as well as the indices of eutrophication pollution (EPI) and pollution by T. Watanabe with the advantage of using the R. Wegl list (1983). The use of different approaches for assessing water quality reliably reflected the spatial and temporal aspects of self-purification processes in the river and demonstrated similar results. During the period of maximum rates of self-purification, the minimum degree of pollution by organic substances of the waters of the Oka river corresponded to the level of mean values of the β -mesosaprobitic zone. At the same time, bioindication by communities of Epilithon gave slightly better results in comparison with communities of Epiphyton and Epipelon.

Received on: 24 February 2021

Published on: 27 July 2021

References

- Adewole M. G., Benjamin O. Di., Adewale M. T., Isaac T. O. Application of Diatom-Based Indices in River Quality Assessment: A Case Study of Lower Ogun River (Abeokuta, Southwestern Nigeria) Using Epilithic Diatoms, *Limnology – Some New Aspects of Inland Water Ecology*. Didem Gökçe, IntechOpen, 2019. DOI: 10.5772/intechopen.86347.
- Barinova S. S. Belous E. P. Carenko P. M. Algoindication of water objects of Ukrain: methods and prospects. Hayfa; Kiev: Izd-vo Universiteta Hayfy, 2019. 367 p.
- Bere T., Tundisi J. G. Biological monitoring of lotic ecosystems: the role of diatoms, *Brazilian Journal of Biology*. 2010. Vol. 70. P. 493–502.
- Bere T., Tundisi J. G. The Effects of Substrate Type on Diatom-Based Multivariate Water Quality Assessment in a Tropical River (Monjolinho), São Carlos, SP, Brazil, *Water Air Soil Pollut.* 2011. Vol. 216. P. 391–409.
- Boix D., Garcia-Berthou E., Gascon S., Benejam L., Tornes E., Sala J., Benito J., Munne A., Sola C., Sabater S. Response of community structure to sustained drought in Mediterranean rivers, *Journal of Hydrology*. 2010. Vol. 383. P. 135–146.
- Cazaubon A. La florule épiphyte principalement diatomique de diverses plantes-hôtes à la source d'une rivière méditerranéenne (l'Argens, sud-est de la France), *Cryptogamie Algol.* 1989. Vol. 10. P. 195–207.
- Chaïb N., Tison-Rosebery J. Water quality assessment and application of the biological diatom index in the Kebir-East wadi, Algeria, *African Journal of Aquatic Science*. 2012. Vol. 37. No. 1. P. 59–69.
- Coleman V. L., Burkholder J. M. Response of microalgal epiphyte communities to nitrate enrichment in an eelgrass (*Zostera marina*) meadow, *J. Phycol.* 1995. Vol. 31. P. 36–43.
- Dell'Uomo A. Algae of running waters in Italy and their importance for monitoring rivers, *Boccone*. 1996. Vol. 16. No. 1. P. 367–377.
- Dzhamalov R. G. Nikanorov A. M. Reshetnyak O. S. Safronova T. I. The waters of the Oka River: chemical

- composition and sources of pollution, *Voda i ekologiya*. 2017. T. 21. No. 3. P. 114–132.
- European Community Directive 2000/60/EC of the European parliament and of the Council of 23 October 2000 establishing a framework for Community action in the field of water policy. Official Journal of the European communities L327, 2000.
- Goma J., Rimet F., Cambra J., Hoffmann L., Ector L. Diatom communities and water quality assessment in Mountain Rivers of the upper Segre basin (La Cerdanya, Oriental Pyrenees), *Hydrobiologia*. 2005. Vol. 551. Issue 1. P. 209–225.
- Hofmann G., Werum M. und H. Lange-Bertalot. *Diatomeen im süßwasser-benthos von mitteleuropa*. Kanigstein: Scientific Books, 2013. 908 S.
- Kelly M. G. Identification of Common Benthic Diatoms in Rivers, *Field Studies*. 2000. Vol. 9. P. 583–700.
- Kelly M. G., Cazaubon A., Coring E., Dell' uomo A., Ector L., Goldsmith B., et al. Recommendations for the routine sampling of diatoms for water quality assessments in Europe, *Journal of Applied Phycology*. 1998. Vol. 10. P. 215–224.
- Komulainen S. F. Methodical recommendations for the study of phytoplankton in small rivers. Petrozavodsk: KNC RAN, 2003. 43 p.
- Komulainen S. F. The structure and functioning of phytoplankton in small rivers of Eastern Fennoscandia: *Avtoref. dip. ... d-ra biol. nauk. SPb.: ZIN RAN*, 2005. 52 p.
- Kozichuk E. Sh. Phytomicrobenthos Diversity in Water courses of the Killya Delta of the Danube River, *Hydrobiol. J.* 2019. Vol. 55. No. 5. P. 44.
- Leira M., Sabater S. Diatom assemblages distribution in catalan rivers, NE Spain, in relation to chemical and physiographical factors, *Water Research*. 2005. Vol. 39. P. 73–82.
- Levadnaya G. D. *Microphytobenthos of the Yenisei River*. Novosibirsk: Nauka, 1986. 286 p.
- Lowe R. L., Pan Y. Benthic algal communities as biological indicators, R. J. Stevenson, M. L. Bothwell, & R. L. Lowe, Eds. *Algal ecology, Freshwater benthic ecosystems*. San Diego: Academic, 1996. P. 705–739.
- Luis Alberto Quevedo Báez. Effects of global change on benthic communities of the lower Ebro River: implications for the assessment of the ecological status: PhD Thesis. ... URV. Tarragona, Spain, 2015. 164 p.
- Martinez de Fabricius A. L., Maidana N., Gomez N., Sabater S. Distribution patterns of benthic diatoms in a Pampean river exposed to seasonal floods: the Cuarto River (Argentina), *Biodiversity and Conservation*. 2003. Vol. 12. P. 2443–2454.
- Marvan P., Maršálek B., Heteša J., Sukačova K., Maršálková E., Geriš R., Kozáková M. Comments on the revised tables of algal (and other botanical) water quality indicators listed in CSN 75 7716-discussion material for assessment of trophic status of water bodies. Association Flos Aquae www.cyanobacteria.net on 6th May. 2005.
- Nevrova E. L., Snigireva A. A., Petrov A. N., Kovaleva G. V. Guidance on the study of marine microphytobenthos and its application for environmental quality control. Simferopol': N. Orianda, 2015. 175 p.
- Okhapkin A. G., Andriyanova N. V., Maksimova V. A., Sharagina E. M., Vodeneeva E. L. Dynamics of the hydrochemical composition of waters in the lower reaches of the Oka river, *Voda: himiya i ekologiya*. 2015. No. 5. P. 15–21.
- Okhapkin A. G., Khedairia T. Diatoms as a component of benthic algocenoses in the mouth of the Oka River, *Voprosy sovremennoy al'gologii*. 2019. No. 2 (20). P. 60–63.
- Okhapkin A. G. Experience in applying the system of saprobity to assessing water quality in the Volga River, *Bioindikaciya v monitoringe presnovodnyh ekosistem II: Sbornik materialov mezhdunarodnoy konf. SPb.: Lyubavich*, 2011. P. 91–96.
- Okhapkin A. G. Phytoplankton of the Cheboksary Reservoir. Tol'yatti: IEVB RAN, 1994. 274 p.
- Okhapkin A. G., Genkal S. I., Sharagina E. M., Vodeneeva E. L. Structure and dynamics of phytoplankton in the Oka river mouth at the beginning of the 21st century, *Inland Water Biol.* 2014. Vol. 7. No. 4. P. 357–365.
- Oksiyuk O. P., Davydov O. A. Sanitary and hydrobiological characteristics of aquatic ecosystems by microphytobenthos, *Gidrobiologicheskii zhurnal*. 2011. T. 47. No. 4. P. 66–79.
- Oksiyuk O. P., Davydov O. A. Sanitary hydrobiology in the modern period. Basic provisions, methodology, tasks, *Gidrobiologicheskii zhurnal*. 2012. T. 48. No. 6. P. 50–65.
- Porter S. D., Cuffney T. F., Gurtz M. E., Meador M. R. Methods for collecting algal samples as part of the National Water-Quality Assessment Program. US Geological Survey Open-File Report 93-409. US Geological Survey, Raleigh, North Carolina, 1993. 39 p.
- Prygiel J., Whitton B. A., Bukowska J. Use of algae for monitoring rivers III. Douai, France: Agence de l'Eau Artois-Picardie, 1999. P. 224–238.
- Round F. E., Crawford R. M., Mann D. G. *The Diatoms: biology and morphology of the genera*. Cambridge: Cambridge University Press, 1990. 760 p.
- Seaweed: Guide, P. P. Vasser, N. V. Kondrat'eva, N. P. Masyuk i dr. Kiev: Nauk. dumka, 1989. 608 c.
- Sládeček V. Diatoms as indicators of organic pollution, *Acta Hydrochim.* 1986. Vol. 14. No. 5. P. 555–566.

- Sládeček V. System of Water Analysis from the Biologica Point of View. *Archiv fur Hydrobiologie-Beiheft Ergebnisse der Limnologie*, 1973. 222 p.
- Soinine J., Eloranta P. Seasonal persistence and stability of diatom communities in rivers: Are there habitat specific differences?, *European Journal of Psychology*. 2004. Vol. 39. P. 153–160.
- Tang T. S., Niu D. Dudgeon. Responses of epibenthic algal assemblages to water abstraction in Hong Kong streams, *Hydrobiologia*. 2013. Vol. 703. P. 225–237.
- Tesolin G., Tell G. The epiphytic algae on floating macrophytes of a Paraná river floodplain lake, *Hydrobiologia*. 1996. Vol. 333. P. 111–120.
- Torresi M., Rimet F., Cauchieb H. M., Hoffmann L., Ector L. Bioindication par les diatomees epilithiques et epiphytes dans la rivier Sure (Luxembourg), *Royal Botanical Society of Belgium*. 2006. Vol. 139. No. 1. P. 39–48.
- Van Dam H., Mertens A., Sinkeldam J. A coded checklist and ecological indicator values of freshwater diatoms from the Netherlands. *Netherlands, Journal of Aquatic Ecology*. 1994. Vol. 28. No. 1. P. 177–133.
- Vladimirova K. S. Phytomicrobenthosis of the Dnieper River and Dnieper-Bug estuary. Kiev: Nauk. dumka, 1989. 232 c.
- Volga River and its life. L.: Nauka, 1978. 348 p.
- Watanabe T., Asai K., Houki A. Biological information closely related to the numerical index DAIPo (Diatom Assemblage Index to Organic Water Pollution), *Jpn. J. Diatomol*. 1988. Vol. 4. P. 49–58.
- Watanabe T., Asai K., Houki A. Numerical water quality monitoring of organic pollution using diatom assemblages, *Sci. Total. Environ*. 1986. Vol. 55. P. 209–218.
- Watanabe T., Asai K., Houki A. and Michiaki S. Numerical simulation of organic pollution based on the attached diatom assemblage in Lake Biwa, *Diatom*. 1990. Vol. 5. P. 9–20.
- Wegl R. Index fur die Limnosaprobitat. Wasser und Abwasser. German: Print book, 1983. 175 p.
- Whitton B. A., Rott E. Use of algae for monitoring rivers II. Innsbruck: Institut für Botanik, Universität Innsbruck, 1996. 196 p.
- Zueva N. V. Alekseev D. K. Kulichenko A. Yu. Primak E. A. Zuev Yu. A. Voyakina E. Yu. Stepanova A. B. Bioindication and biotesting in freshwater ecosystems: a textbook for higher education institutions. SPb.: RGGMU, 2019. 140 p.



ЗДОРОВЬЕ В ЭПОХУ ПАНДЕМИИ

ИЛЮХА

Виктор Александрович

*д. б. н., Федеральное государственное бюджетное учреждение
науки Институт биологии Карельского научного центра РАН,
ilyukha.62@mail.ru*

Подписана к печати: 27 сентября 2021 года

В советское время Отделение физиологии Академии наук СССР выпускало в издательстве «Наука» книги серии «Руководство по физиологии». Это были обзоры того, что к моменту издания книги было известно в мире по определенному разделу физиологии. Поскольку доступ к иностранной литературе был затруднен, то такие книги были большим подспорьем для молодых исследователей. Это были своего рода продвинутые учебники, которые не обязательно было читать от корки до корки, а можно было выбрать только заинтересовавшую тебя часть. И главное – было ясно, где найти достоверную и проверенную информацию. Трудно сказать, по какой или каким причинам книги подобного рода перестали выходить.

Работа коллектива авторов подкупает своей капитальностью. Во-первых, в ней четко и ясно определены понятия, о которых в дальнейшем идет речь. Во-вторых, все, заявленное в книге, выполнено. Обычно, когда рекомендуют книгу для прочтения, указывают, какому кругу читателей она предназначена. Данная книга может быть рекомендована всем людям, и, независимо от того, к какому выводу придут мировые эксперты по поводу происхождения COVID-19, любой прочитавший эту книгу сделает вывод, что здоровье среды настолько ослаблено, что неминуемо возникнут другие напасти для вида, продолжающего его подрывать, – человека. Некоторые выводы о состоянии здоровья среды расходятся с теми оптимистичными заключениями, которые можно услышать в средствах массовой информации, но они подтверждаются расчетами, сделанными на основе официальных данных.

Оценка состояния здоровья среды проведена на разных уровнях: страна (Российская Федерация), бассейн крупной реки (река Волга), регион (Самарская область), район (Кинель-Черкасский район), город (г. То-

льятти, г. Сибай, г. Сургут, г. Лянтор, пгт Фёдоровский, г. Самара, пос. Шантала), предприятие (ООО «Тольяттинский Трансформатор», АО «АвтоВАЗ», Сургутская дистанция пути Свердловской железной дороги ОАО «Российские железные дороги»). Понятно, что объемы информации для анализа по каждому из объектов сильно различаются, однако авторам удалось выдержать заявленные в начале книги некие единые подходы к оценке. Для любого читателя, который попытается осуществить самостоятельную оценку здоровья среды, такое деление дает подсказку, с чего начинать. Еще одним несомненным достоинством книги, которая предназначена в основном для медиков и биологов, является то, что авторы использовали в тексте минимальное количество формул, отпугивающих большинство читателей.

То, что в книге есть некоторые опечатки, например «1991–21016 гг.», даже радует: это не даст читателю расслабиться при чтении, а студентов заставит перепроверять материал, который они скопируют отсюда в свои курсовые и дипломные работы.

Заканчивая рассказ об этой несомненно интересной и полезной книге, мне хотелось бы, взяв пример с авторов, пошутить и сообщить, что все изложенные при написании синопсиса мысли пришли мне благодаря выполнению госбюджетной темы № 0218-2019-0073. По моему мнению, одна из причин, по которой массово не издаются подобные великолепные книги, – это методология оценки такого труда Минобрнауки РФ (пресловутый комплексный балл публикационной результативности, или КБПР). «Стоит» такая книга по КБПР как две статьи в любом журнале из списка ВАК, или одна статья в изданиях, индексируемых в Scopus, или одна статья в изданиях, имеющих квартиль не ниже Q4 в Web of Science.

ЗДОРОВЬЕ НАСЕЛЕНИЯ

И ЗДОРОВЬЕ СРЕДЫ:



PRO ET CONTRA

Библиография

[Здоровье населения и здоровье среды: pro et contra](#) / Под ред. чл.-корр. РАН Г. С. Розенберга, к. б. н. Р. С. Кузнецовой, д. б. н. Н. В. Костиной, д. м. н. Н. В. Лазаревой. Тольятти: Анна, 2021. 374 с.

HEALTH IN THE ERA OF A PANDEMIC

ILYUKHA

Viktor Alexandrovitch

D.Sc., Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences, ilyukha.62@mail.ru