



Издатель

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

Научный электронный журнал

ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИИ

<http://ecopri.ru>

№ 1 (43). Март, 2022

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
Г. С. Антипина
В. В. Вапиров
А. М. Макаров

Редакционная коллегия

Т. О. Волкова
Е. П. Иешко
В. А. Илюха
Н. М. Калинкина
J. P. Kurhinen
А. Ю. Мейгал
J. B. Jakovlev
B. Krasnov
A. Gugotek
В. К. Шитиков
В. Н. Якимов

Службы поддержки

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

ISSN 2304-6465

Адрес редакции

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

E-mail: ecopri@psu.karelia.ru

<http://ecopri.ru>





Содержание № 1. 2022

От редакции

Новый старт

3

Оригинальные исследования

- | | | |
|---|---|-----------|
| Артемяев А. В.,
Толстогузов А. О. | <i>Возрастная структура гнездового населения большой синицы (<i>Parus major</i>) в разных типах местообитаний таежной зоны европейской России</i> | 4 – 15 |
| Зима Ю. А.,
Федоренко В. А. | <i>Распространение змей семейства гадюковых <i>Viperidae</i> в Казахстане и моделирование их потенциальных ареалов</i> | 16 – 46 |
| Ивантер Э. В.,
Моисеева Е. А. | <i>Материалы к изучению экологии средней бурозубки (<i>Sorex caecutiens laxm.</i>) в европейской части ареала. Сообщение 1. Численность и биотопическое размещение</i> | 47 – 57 |
| Кочеткова А. И.,
Брызгалина Е. С.,
Филиппов О. В.,
Баранова М. С. | <i>Динамика зарастания Волгоградского водохранилища (1972–2018 гг.)</i> | 58 – 73 |
| Массалимов И. А.,
Ахметшин Б. С.,
Мустафин А. Г.,
Буркитбаев М. М.,
Уракаев Ф. Х. | <i>Антифунгальные свойства наночастиц серы и ее значение в современном растениеводстве</i> | 74 – 81 |
| Мельникова Е. Б.,
Мельников А. В. | <i>Определение ритмических закономерностей функционирования пелагического сообщества методом преобразования Фурье</i> | 82 – 91 |
| Полынова Г. В.,
Мишустин С. С. | <i>Пространственная структура круглоголовки-вертихвостки (<i>Phrynoscephalus guttatus guttatus</i>, <i>Agamidae</i>) в условиях зарастания полупустынь Астраханской области</i> | 92 – 109 |
| Шапошникова Л. М.,
Рачкова Н. Г.,
Гляд В. М.,
Музакка Т. Н.,
Таранкова Е. В. | <i>Формы нахождения радионуклидов уранового ряда в листовом опаде деревьев семейства ивовые</i> | 110 – 121 |

Синописис

- | | | |
|----------------|-----------------------------------|-----------|
| Курхинен Ю. П. | <i>Модели распределения видов</i> | 122 – 124 |
|----------------|-----------------------------------|-----------|



Выпуск № 1

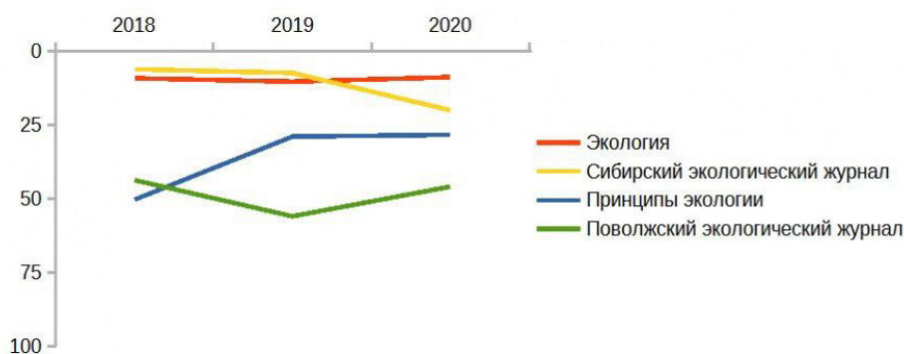
От редакции

НОВЫЙ СТАРТ

Уважаемые читатели, авторы и рецензенты!

Предстоящий путь есть продолжение пройденного. Важно не сбиваться с темпа и держать строй.

Для текущей оценки своей деятельности мы привлекли данные рейтинга в SCIENCE INDEX (для тематики: Биология) по РИНЦ (https://elibrary.ru/titles_compare.asp). Поскольку количество российских биологических журналов все время растет (в 2018–2020 гг.: 197, 204, 205), мы привели места в общем рейтинге к условным 100 журналам. Оказалось, с уровня середнячков (<https://ecopri.ru/journal/article.php?id=8682>) мы уже поднялись в первую треть.



Будем продолжать. Ждем ваши статьи.

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



УДК 598.289.1:[591.521+574.91](470.2)

ВОЗРАСТНАЯ СТРУКТУРА ГНЕЗДОВОГО НАСЕЛЕНИЯ БОЛЬШОЙ СИНИЦЫ (*PARUS MAJOR*) В РАЗНЫХ ТИПАХ МЕСТООБИТАНИЙ ТАЕЖНОЙ ЗОНЫ ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ

АРТЕМЬЕВ
Александр Владимирович

д. б. н., Институт биологии – обособленное подразделение
ФГБУН ФИЦ Карельский научный центр РАН (ИБ КарНЦ
РАН), ficedul@gmail.com

ТОЛСТОГУЗОВ
Андрей Олегович

Институт биологии – обособленное подразделение ФГБУН
ФИЦ Карельский научный центр РАН (ИБ КарНЦ РАН),
edrenlimon1@rambler.ru

Ключевые слова:
большая синица
лесные и
урбанизированные
местообитания
возрастная структура
популяции

Аннотация: Проанализирована возрастная структура гнездового населения большой синицы (*Parus major*) в двух типах местообитаний южной Карелии: в удаленных от населенных пунктов таежных лесах стационара «Маячино» ИБ КарНЦ РАН и в насаждениях Ботанического сада ПетрГУ, расположенного на окраине г. Петрозаводска. В лесах стационара «Маячино» преобладали годовалые особи – 59 % гнездящихся ($n = 118$). В район прежнего гнездования возвращалось 7.2 % самцов и 5.8 % самок, а в район рождения – 0.3 % птенцов. Гнездовое население ежегодно почти полностью обновлялось и на 96 % состояло из птиц-иммигрантов. Гнездовая группировка насаждений Ботанического сада состояла преимущественно из особей старших возрастов (72 %, $n = 129$) и по многим показателям была близка к оседлым популяциям Западной Европы. Доля иммигрантов составляла 57.8 %, резидентов – 33.8 %, птиц местного происхождения – 8.4 %. Уровень филопатрии был значительно выше, чем в лесах стационара «Маячино», в район прежнего гнездования возвращалось 34.7 % самцов и 20 % самок, а в район рождения – 0.8 % птенцов. Установлено, что гнездовое население большой синицы в удаленных от поселений человека таежных лесах и пригородных древостоях формируют птицы с разным отношением к миграциям. Вблизи мест зимовки у населенных пунктов гнездится оседлая часть региональной популяции, в которой преобладают представители старших возрастных классов с высоким уровнем филопатрии, а вдали от урбанизированных территорий гнездятся птицы, склонные к сезонным перемещениям разной дальности, среди которых много первогодков со слабыми территориальными связями.

© Петрозаводский государственный университет

Получена: 18 марта 2022 года

Подписана к печати: 31 марта 2022 года

Введение

Большая синица – широко распространенный политипический вид, освоивший разнообразные лесные местообитания в нескольких природно-климатических зонах Палеарктики и Индо-Малайской зоогеографической области. В разных частях ареала отмечают различные формы отношения птиц к территории – от полной оседлости, кочевков и локальных перемещений до регулярных сезонных миграций средней дальности. Освоение видом северных широт шло по двум направлениям: приспособлению к зимовке поблизости от мест гнездования и развитию миграций. В умеренных и высоких широтах эти птицы становятся частичными мигрантами: часть особей в таких популяциях ведет оседлый образ жизни, другая – перемещается в пределах региона или улетает за его пределы на территории с более мягкими зимами, причем соотношение оседлых и перелетных птиц в популяции зависит от региональных особенностей климата (Glutz von Blotzheim, Bauer, 1993). В таежных лесах северо-запада России большая синица зимой практически не встречается: птицы перемещаются на зимовку в окрестные населенные пункты или мигрируют на расстояние до 2000 км. Данные кольцевания указывают на то, что в пределах Северо-Западного региона зимует около 80 % населения большой синицы, 10–15 % особей проводят зиму на сопредельных территориях Финляндии и Эстонии, а около 5 % мигрируют на более значительные дистанции (Носков, Смирнов, 2020). Освоение видом высоких широт шло по селитебным территориям, и значительное расширение ареала, зарегистрированное на севере Фенноскандии за последние 150 лет, связывают с ростом урбанизации (Haftorn, 1971; Бианки, Шутова, 1978; Karvonen et al., 2012). Тяготение птиц к поселениям человека отмечают и в гнездовой период. В южной и средней тайге северо-запада России большая синица является обычным, или фоновым, видом, но наиболее высокую плотность гнездового населения демонстрирует в древостоях, расположенных поблизости от мест зимовки на территории и в окрестностях населенных пунктов, а на крайнем севере ареала на гнездовании встречается лишь в таких местообитаниях (Артемиев, 2020; Носков, Смирнов, 2020).

В последние десятилетия проводят интенсивные исследования влияния урбанизации на большую синицу, при этом основное внимание уделяют вопросам гнездовой био-

логии, динамике численности или изучению фенотипических и генетических особенностей птиц и редко анализируют возрастную структуру гнездового населения, хотя она является одной из основных характеристик локальной популяции, по которой можно судить об уровне смертности, качестве местообитания и других особенностях экологии (Hôrak, Lebreton, 1998; Solonen, 2001; Blank et al., 2007; Куранов, 2009; Seress et al., 2020; Caizergues et al., 2021; Markowski et al., 2021). Заполнению этого пробела посвящено настоящее сообщение. Цель работы – выяснить возрастную структуру гнездового населения большой синицы в разных по удаленности от мест зимовки и по составу древостоев местообитаниях на северо-западе России.

Материалы

Материалом для работы послужили результаты мониторинга гнездового населения большой синицы, собранные в двух пунктах южной Карелии в 2015–2021 гг. На стационаре ИБ КарНЦ РАН «Маячино», расположенном на побережье Ладожского озера (60°46' с. ш., 32°48' в. д.), работы по изучению птиц-дуплогнездников ведутся с 1979 г. В его окрестностях в характерных для средней тайги типах леса в 1979–1980 гг. на территории около 10 кв. км было вывешено 350 дощатых синичников. Большинство из них располагались линиями в спелых сосновых и сосново-березовых лесах разного возраста, часть в спелых ельниках, елово-сосновых и лиственно-еловых лесах и черноольшанике. В ходе исследований вышедшие из строя искусственные гнездовья (ИГ) заменяли новыми, и в 2015–2021 гг. их число колебалось от 325 до 340. Участок развески ИГ располагался в сплошном лесном массиве вдали от населенных пунктов. Расстояние от его центра до ближайшей деревни Обжа (менее 20 жителей), где могли зимовать птицы, составляло 6 км, а до ближайшего небольшого города Олонец (около 8 тыс. жителей) – около 25 км. Детальное описание района проведения работ и данные по экологии обследованной популяции опубликованы ранее (Artemyev, 2008).

Второй пункт исследований был организован близ побережья Онежского озера в Ботаническом саду ПетрГУ (61°51' с. ш. 34°20' в. д.). На территории выставочной и заповедной зон Ботанического сада, существенно отличающихся по облику растительности, в 2015 г. было вывешено 53 ИГ. В 2016 г. их число увеличили до 118, в 2017 г. – до 123, а с 2018 г. – довели до 126 (по 63 ИГ в

каждой зоне). Насаждения выставочной зоны сформированы древесными интродуцентами с участием аборигенных видов и зарослями кустарников, лиственные породы составляли немногим более половины состава первого яруса, и по своему внешнему облику этот участок напоминал смешанные леса средней полосы России. Большую часть заповедной зоны занимал характерный для побережий Онежского озера скальный сосняк черничный с примесью мелколиственных пород деревьев. Участок развески ИГ располагался близ северной окраины г. Петрозаводска (население около 280.7 тыс. жителей), расстояние от его центра до границы ближайшего микрорайона составляло около 800 м. Подробная характеристика растительности Ботанического сада и предварительные данные по биологии модельного вида опубликованы (Лантратова и др., 2001; Толстогузов, 2019).

Методы

В контролируемых группах ИГ ежегодно прослеживали судьбу всех гнезд и проводили практически сплошное мечение птенцов. Взрослых птиц отлавливали на гнездах во время выкармливания 7–14-дневных птенцов и метили стандартными кольцами. За 2015–2021 гг. на стационаре «Маячино» было отловлено и обследовано 59 самцов и 59 самок большой синицы (89 % гнездившихся), в Ботаническом саду – 59 самцов и 70 самок (64 % и 76 % гнездившихся соответственно). Возраст птиц определяли по контрасту кроющих перьев крыла и делили их на две категории – годовики и особи старше года (Swensson, 1992). При расчете плотности гнездового населения учитывали только площадь ближайших окрестностей ИГ: при развеске гнездовой линией в расчет включали 100 м полосу вдоль нее (по 50 м с каждой стороны), а к ее протяженности добавляли 100 м (по 50 м от крайних ИГ). Для характеристики некоторых показателей были привлечены материалы, собранные на стационаре «Маячино» в 1979–2021 гг. При обработке данных пользовались обычными методами элементарной статистики, для сравнения процентов использовали критерий Фишера с угловым преобразованием исходных значений (Ивантер, Коросов, 2011).

Результаты

Динамика возрастной структуры гнездового населения большой синицы в окрестностях стационара «Маячино» и на территории Ботанического сада представлена

в табл. 1. Несмотря на то что соотношение годовиков и особей старше года в каждом из пунктов исследований менялось по годам, обнаружены заметные различия в доле молодых птиц, участвующих в размножении на этих территориях. В таежных лесах стационара «Маячино» преобладали годовые птицы (59 % среди птиц обоих полов), в то время как в насаждениях и окрестных лесах Ботанического сада их доля была значительно меньше и составляла всего 28 % ($F = 15.7$, $p < 0.01$, $df_1 = 1$, $df_2 = 235$). Данная тенденция была более выражена и достоверна у самок ($F = 32.5$, $p < 0.01$, $df_1 = 1$, $df_2 = 127$), тогда как у самцов различия были невелики, и их статистическая оценка не показала достаточного уровня значимости ($F = 2.2$, $p > 0.05$, $df_1 = 1$, $df_2 = 116$).

Существенные различия возрастной структуры гнездового населения большой синицы в лесах стационара «Маячино», удаленного от населенных пунктов, и в насаждениях и прилегающих лесах Ботанического сада, расположенного на окраине Петрозаводска, указывают на то, эти местообитания заселяли птицы с разным отношением к территории. Основу населения на стационаре «Маячино» формировали мигрирующие на разные дистанции особи, часть из них, по-видимому, проводили зиму в немногочисленных окрестных населенных пунктах, а часть – на значительном удалении от мест гнездования. Это подтверждают возвраты колец от гнездившихся здесь птиц, среди которых 5 самцов и 4 самки проводили зиму в ближайших населенных пунктах на расстоянии до 10 км от мест гнездования, а еще один самец и самка были помечены предшествующей осенью на территории Финляндии и Эстонии в 450 км и 690 км. Анализ возрастной структуры весенних мигрантов, отловленных на побережье Ладожского озера в окрестностях Ладожской орнитологической станции в марте – апреле 1970-х гг., показал, что годовики составляли около 53 % среди самцов и 72 % среди самок (Смирнов, Носков, 1975). По-видимому, именно мигранты ежегодно формировали местное население стационара «Маячино», поскольку в 1979–2021 гг. доля годовиков среди гнездящихся на его территории самцов и самок была почти такой же – 51.2 % и 71.5 % соответственно. Население большой синицы на территории Ботанического сада отличалось преобладанием особей старших возрастных классов. Очевидно, его основу составляли оседлые птицы, зимовавшие в

Таблица 1. Возрастная структура гнездового населения большой синицы в искусственных гнездовьях стационара «Маячино» и Ботанического сада в 2015–2021 гг.

Год	Гнездилось пар	Самцы		Самки	
		обследовано	первогодки, %	обследовано	первогодки, %
Стационар «Маячино»					
2015	13	11	9.1	11	54.5
2016	10	10	60.0	10	70.0
2017	0	0	0	0	0
2018	7	5	60.0	5	80.0
2019	7	4	50.0	6	66.7
2020	15	16	68.8	15	73.3
2021	14	13	61.5	12	58.3
Всего	66	59	52.5	59	66.1
Ботанический сад					
2015	4	4	25.0	4	25.0
2016	9	2	50.0	6	16.7
2017	11	2	0	5	0
2018	15	11	54.5	12	16.7
2019	21	12	50.0	14	21.4
2020	22	18	50.0	19	26.3
2021	10	10	0	10	10.0
Всего	92	59	39.0	70	18.6

г. Петрозаводске и близлежащих поселках, и возрастная структура отражала состав зимующей группировки.

Существенные различия в отношении к территории больших синиц, гнездящихся на стационаре «Маячино» и в Ботаническом саду, проявлялись и в уровне их филопатрии (табл. 2). Для птиц, населяющих леса стационара «Маячино», была характерна довольно низкая верность территории прежнего гнездования, тогда как у птиц, гнездившихся в насаждениях Ботанического сада, показатели возврата в гнездовой район приближались к значениям, характерным для оседлых популяций Западной Европы. Население стационара «Маячино» ежегодно почти полностью обновлялось: из 66 птиц, обследованных в 2019–2021 гг., 95.5 % были иммигрантами, появившимися на свет за пределами контролируемого участка и впервые поселившимися на нем, 3 % – резидентами, гнездившимися здесь ранее, и 1.5 % – особями местного происхождения. Среди 83 птиц, гнездившихся в те же годы на территории Ботанического сада, на долю иммигрантов приходилось 57.8 %, резидентов – 33.8 %, птиц местного происхождения – 8.4 %, и все показатели значимо отличались от приведенных выше (соответствующие значения $F = 35.5$, $p < 0.01$, $F = 32.5$, $p < 0.01$, $F = 4.3$,

$p < 0.05$, $df1 = 1$, $df2 = 147$). По соотношению этих групп птиц структура населения большой синицы в Ботаническом саду близка к оседлым популяциям европейских широколиственных лесов, где основу гнездового населения составляли резиденты, на долю иммигрантов приходилось от 20 до 57 %, а на особей местного происхождения – от 10 до 25 % (Kluuyver, 1951; Perrins, 1965; Balen et al., 1987; McCleery, Clobert, 1990). Близкое к нашему соотношение данных групп птиц отмечено и в северной Финляндии в оседлой группировке большой синицы в пригороде Оулу, где иммигранты составляли около 53 % населения, резиденты – 35 % и птицы местного происхождения – 12 % (Orell, 1989).

В каждом из пунктов исследований отмечены небольшие и, как правило, не значимые биотопические различия возрастной структуры гнездового населения. На стационаре «Маячино» наиболее низкая доля первогодков среди самцов была в сосново-березовых лесах, а наиболее высокая – в черноольшанике ($F = 5.4$, $p < 0.05$, $df1 = 1$, $df2 = 114$), в остальных случаях различия были не значимыми (табл. 3). Среди самок преобладание первогодков отмечено в ельнике и лиственно-еловом лесу. В древостоях с участием сосны и черноольшанике их доля была сходной, но значимые различия выяв-

Таблица 2. Показатели возврата больших синиц в район прежнего гнездования и рождения в лесах стационара «Маячино» и на территории Ботанического сада

Группа птиц	Маячино (1979–2021 гг.)		Ботанический сад (2015–2021 гг.)		Значение и уровень значимости критерия Фишера	
	помечено	вернулись, %	помечено	вернулись, %	<i>F</i>	<i>p</i>
Самцы	237	7.2	49	34.7	20.9	< 0.01
Самки	243	5.8	60	20	9.4	< 0.01
Птенцы	2657	0.3	750	0.8	2.8	> 0.05

лены лишь между лиственненно-еловым и сосново-березовым лесами ($F = 4.3$, $p < 0.05$, $df_1 = 1$, $df_2 = 196$). Судя по приведенным данным, самцы старших возрастных классов при выборе места гнездования предпочитали леса с участием сосны и лиственненно-еловые древостои и менее охотно селились в ельнике и черноольшанике. Самки этой возрастной группы наряду с лесами с участием сосны охотно заселяли черноольшаник, но в меньшем числе встречались в ельнике и лиственненно-еловом лесу.

Плотность гнездового населения большой синицы в ИГ стационара «Маячино» в 1979–2021 гг. варьировала от 0 до 13.4 пары / кв. км и в среднем составляла 4.9 пары / кв. км. С учетом того что ежегодно на территории развески ИГ от 0 до 3 пар птиц гнездилось в естественных дуплах, плотность населения птиц на контролируемом участке была несколько выше и составляла около 5.8 пары / кв. км. Дистанция между гнездами соседних пар варьировала от 60 до 2800 м и в среднем составляла около 730 м. В условиях столь низкой численности конкуренции птиц за местообитания не отмечено: обычно они ограничивались лишь акустическими контактами, а иногда и не знали о существовании соседей (Artemyev, 2008). Для

птиц-дуплогнездников фактором, лимитирующим плотность населения, может выступать недостаток дупел (Haartman, 1971). Но в районе исследований более половины ИГ ежегодно оставались не занятыми птицами, и их наличие не ограничивало возможности поселения первогодков в наиболее привлекательных стациях. Очевидно, отмеченные нами различия возрастной структуры населения большой синицы в некоторых биотопах стационара «Маячино» обусловлены не конкуренцией птиц за территорию, а другими факторами. Возможно, это связано с разной способностью молодых и старых птиц оценивать пригодность места будущего гнездования или с другими особенностями их биологии. Известно, что в нашем регионе в первой половине весенней миграции летят преимущественно взрослые большие синицы, среди которых преобладают самцы, а основу второй волны мигрантов составляют молодые птицы, и среди них преобладают самки (Смирнов, Носков, 1975). Привлекательность биотопов может меняться в ходе весны, поэтому не исключено, что биотопические предпочтения птиц разного пола и возраста обусловлены разными сроками их прилета в район гнездования.

Таблица 3. Возрастная структура гнездового населения большой синицы в различных местообитаниях стационара «Маячино» в 1979–2021 гг.

Биотоп	Самцы		Самки	
	обследовано	первогодки, %	обследовано	первогодки, %
Сосняк	24	54.2	28	64.3
Сосново-березовый лес	98	42.9	99	65.7
Ельник	13	61.5	13	84.6
Лиственненно-еловый лес	97	53.6	99	78.8
Черноольшаник	18	72.2	17	64.7
Все биотопы	250	51.2	256	71.5

В Ботаническом саду на разных по характеру растительности участках развески ИГ гнездовое население большой синицы практически не отличалось по возрасту: в местообитаниях выставочной зоны с преобладанием лиственных пород деревьев доля первогодков среди птиц обоих полов составляла 26 % ($n = 73$) и была чуть ниже, чем в сосновом лесу заповедной зоны (30.4 %, $n = 56$), но эти различия не были значимыми. Значимых различий в соотношении годовалых и более старых птиц не выявлено и при раздельном анализе показателей у представителей каждого пола. В выставочной зоне первогодки составляли 31.4 % среди самцов ($n = 35$) и 21.1 % среди самок ($n = 38$), а в заповедной – 50 % ($n = 24$) и 15.6 % ($n = 32$) соответственно.

Плотность гнездового населения большой синицы на территории Ботанического сада была значительно выше, чем в лесах стационара «Маячино»: в 2015–2021 гг. она варьировала от 12.6 до 36.9 пары / кв. км и в среднем составляла 23.8 пары / кв. км. Небольшим было и расстояние между гнездами соседних пар, варьировавшее от 25 до 407 м и в среднем составившее около 170 м. В условиях столь высокой плотности населения вполне вероятно обострение конкуренции птиц за привлекательные местообитания и вытеснение первогодков в субоптимальные станции, но наши материалы этого не показали. На контрастно различающихся по составу древостоя участках развески ИГ на территории Ботанического сада выраженного предпочтения птицами старших возрастных групп какого-либо из биотопов не обнаружено. Сходный возрастной состав населения большой синицы в насаждениях выставочной зоны с преобладанием лиственных пород деревьев и в сосновом лесу заповедной зоны свидетельствует о том, что данные местообитания были одинаково привлекательными для птиц. Это подтверждается и сходством плотности гнездового населения на обоих участках, составлявшей в среднем 23.2 и 24.8 пары / кв. км. Значительные межгодовые колебания этого показателя, варьировавшего на первом участке от 9.5 до 38.3 пары / кв. км, а на втором – от 10.6 до 42.4 пары / кв. км, указывают на то, что в большинстве сезонов численность птиц не достигала критических для контролируемых территорий значений, и оставалась возможность для гнездования новых особей. Вселению новых птиц не препятствовал и недостаток мест, пригодных для гнездования,

т. к. ежегодно от 35 до 53 % ИГ оставались свободными. Однако заметного притока первогодков не наблюдали даже в годы низкой численности, а показатели плотности населения на контролируемой территории, по-видимому, отражали уровень выживаемости птиц в зимующей на территории г. Петрозаводска группировке.

Обсуждение

Существенные отличия многих демографических параметров большой синицы в урбанизированных и естественных ландшафтах связаны не только с разным уровнем антропогенной трансформации местообитаний, на что указывают в большинстве работ по экологии этого вида (Hôrak, Lebreton, 1998; Solonen, 2001; Hinsley et al., 2008; Кыранов, 2009; Vaugoyeau et al., 2016; de Satge et al., 2019; Seress et al., 2020 и др.), но и с тем, что их населяют птицы с разными стратегиями территориального поведения. Полиморфизм по отношению к перелетности и разное соотношение мигрирующих и оседлых особей в разных биотопах позволили эстонским исследователям выделить три экологические группировки птиц: оседлую, обитающую в городах, промежуточную, населяющую культурный ландшафт, и перелетную, гнездящуюся в естественных ландшафтах (Вильбасте, Лейвитс, 1983). Полученные нами результаты укладываются в эту концепцию. Известно, что у данного вида в осенних миграциях участвуют в основном молодые птицы и среди них численно преобладают самки, в то время как большинство взрослых особей ведут оседлый образ жизни или перемещаются на небольшие расстояния (Ефремов, 1975; Смирнов, Носков, 1975; Носков, Смирнов, 1981; Wojarinova et al., 2002). В Ленинградской области и Карелии на осеннем пролете первогодки составляли около 89.4 %. Они же преобладали и при весенних перемещениях вдоль направляющих линий миграций, в которых участвовали как особи, зимовавшие в пределах региона и не сумевшие найти мест гнездования на зимовочных участках, так и мигранты из удаленных мест зимовки (Носков, Смирнов, 2020). Наши материалы показывают, что гнездовое население таежных лесов региона формируют перелетные, преимущественно молодые птицы, которые помимо участия в миграциях отличаются более слабыми связями с территорией гнездования и рождения, а основу гнездового населения урбанизированных территорий и их ближайших окрестностей

составляют взрослые особи с высоким уровнем филопатрии, ведущие оседлый образ жизни.

Биотопические предпочтения у птиц разного возраста на обследуемых территориях выражены слабо. Известно, что вариации соотношения первогодков и особей старших возрастных групп в различных биотопах могут быть результатом конкуренции птиц за гнездовые территории. На разных видах птиц показано, что представители старших возрастных классов обычно занимают оптимальные местообитания, и при их заполнении молодые, впервые гнездящиеся особи вытесняются в субоптимальные станции (Kluuyver, Tinbergen, 1953; Lack, 1966; Хохлова, Яковлева, 2012; Gamelon et al., 2016). Следует отметить, что социальный статус у большой синицы связан не только с возрастом, но и с другими характеристиками особи: полом, размерами, особенностями окраски оперения, уровнем базального метаболизма (Керимов и др., 1994). Поэтому часть первогодков может входить в число доминантов в зимних группировках синиц и успешно конкурировать со старшими особями в период весеннего распределения по территории. Заметной конкуренции за местообитания у птиц разного возраста на наших материалах не прослеживалось. По-видимому, это связано с невысокой плотностью гнездового населения большой синицы, не превышающей экологическую емкость контролируемых участков. Изменения соотношения особей разного возраста в некоторых лесных биотопах стационара «Маячино», скорее всего,

обусловлены разными сроками их появления в районе гнездования и изменением привлекательности этих местообитаний в ходе весны.

Заключение

Полученные материалы свидетельствуют о том, что гнездовое население большой синицы в удаленных от поселений человека таежных лесах и в пригородных древостоях формируют разные по отношению к миграциям группы птиц. Оседлая часть региональной популяции, в которой преобладают представители старших возрастных классов с высоким уровнем филопатрии, гнездится неподалеку от мест зимовки на территории и в ближайших окрестностях населенных пунктов. А птицы, для которых характерны сезонные перемещения разной дальности, представлены в основном первогодками со слабыми территориальными связями, освоили все типы лесов региона далеко за пределами селитебных территорий. Различия возрастной структуры гнездового населения птиц в двух пунктах исследований, отличающихся как по характеру растительности, так и по удаленности от поселений человека, были связаны с близостью зимовочных местообитаний. Биотопические предпочтения особей разного возраста в лесах региона выражены слабо. В условиях невысокой плотности гнездового населения конкуренции птиц за территории не отмечено, предполагается, что распределение по местообитаниям особей разного пола и возраста связано со сроками их появления в районе гнездования.

Библиография

- Артемов А. В. Большая синица *Parus major* // Атлас гнездящихся птиц европейской части России / Ред.-сост. М. В. Калякин, О. В. Волцит. М.: Фитон XXI, 2020. С. 763–766.
- Бианки В. В., Шутова Е. В. К экологии большой синицы в Мурманской области // Бюллетень МОИП. Отд. биологии. 1978. Т. 83, № 2. С. 63–70.
- Вильбасте Х., Лейвитс А. Размер кладки у большой синицы: роль плотности и полиморфизма в разных биотопах // Тезисы докл. XI Прибалтийской орнитологической конференции. Таллин, 1983. С. 70–71.
- Ефремов В. Д. Возрастной и половой состав больших синиц *Parus major*, проходящих Куршскую косу в период осенней миграции // Сообщения Прибалтийской комиссии по изучению миграций птиц. 1975. № 9. С. 83–90.
- Ивантер Э. В., Коросов А. В. Введение в количественную биометрию. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2011. 302 с.
- Керимов А. Б., Иванкина Е. В., Ильина Т. А., Гаврилов В. М. Динамика морфо-физиологических коррелятов социального статуса в годовом цикле большой синицы (*Parus major*, Passeriformes; Aves) // Доклады Академии наук. 1994. Т. 334, № 2. С. 249–252.
- Куранов Б. Д. Гнездовая биология урбанизированных популяций птиц-дуплогнездников // Сибирский экологический журнал. 2009. Т. 16, № 3. С. 429–438.
- Лантратова А. С., Марковская Е. Ф., Обухова Е. Л., Платонова Е. А., Прохоров А. А. 50-летняя история Ботанического сада Петрозаводского государственного университета // Hortus botanicus. 2001. Т. 1. URL: http://hb.karelia.ru/files/redaktor_pdf/1366058631.pdf

- Носков Г. А., Смирнов О. П. Территориальное поведение и миграции большой синицы (*Parus m. major* L.) // Экология птиц Приладожья. Труды БИНИИ ЛГУ. 1981. Вып. 32. С. 100–130.
- Носков Г. А., Смирнов О. П. Большая синица *Parus major* // Миграции птиц Северо-Запада России. Воробьиные / Ред. Г. А. Носков, Т. А. Рымкевич, А. Р. Гагинская. СПб.: Реноме, 2020. С. 346–355.
- Смирнов О. П., Носков Г. А. Структура популяции большой синицы в Ленинградской области // Экология. 1975. № 6. С. 79–83.
- Толстогузов А. О. Мониторинг популяции большой синицы (*Parus major*) на территории Ботанического сада ПетрГУ // Научные труды Национального парка «Хвалынский»: Сборник научных статей. Саратов; Хвалынский: ООО «Амирит», 2019. Вып. 11. С. 49–55.
- Хохлова Т. Ю., Яковлева М. В. Динамика численности белобровика *Turdus iliacus* и степень возврата птиц на места предыдущего гнездования в Карелии (по данным индивидуального мечения) // Русский орнитологический журнал. 2012. Т. 21, № 753. С. 987–996.
- Artemyev A. V. Population ecology of the Great Tit *Parus major* in the taiga forest on Lake Ladoga coast // Avian Ecology and Behaviour. 2008. Vol. 14. P. 1–33.
- Balen J. H. van, Noordwijk A. J. van, Visser J. Lifetime reproductive success and recruitment in two Great Tit populations // Ardea. 1987. Vol. 75, No 1. P. 1–11.
- Blank J., Staus M. J., Tomiuk J., Fietz J., Segelbacher G. Habitat type does not affect population genetic structure in sympatric great tits (*Parus major*) and blue tits (*P. caeruleus*) // Journal of Negative Results. 2007. Vol. 4. P. 1–14.
- Bojarinova J. G., Rymkevich T. A., Smirnov O. P. Timing of autumn migration of early and late-hatched Great Tits *Parus major* in NW Russia // Ardea. 2002. Vol. 90, No 3. P. 401–409.
- Caizergues A. E., Charmantier A., Lambrechts M. M., Perret S., Demeyrier V., Lucas A., Grégoire A. An avian urban morphotype: how the city environment shapes great tit morphology at different life stages // Urban Ecosystems. 2021. Vol. 24. P. 929–941. DOI: 10.1007/s11252-020-01077-0
- de Satgé J., Strubbe D., Elst Joris L., Jenny D., Adriaensen F., Matthysen E. Urbanisation lowers great tit *Parus major* breeding success at multiple spatial scales // Journal Avian Biology. 2019. Vol. 50, No 11. DOI: 10.1111/jav.02108
- Gamelon M., Grotan V., Engen S., Bjorkvoll E., Visser M. E., Saether B.-E. Density dependence in an age-structured population of great tits: Identifying the critical age classes // Ecology. 2016. Vol. 97, No 9. P. 2479–2490. DOI: 10.1002/ecy.1442
- Glutz von Blotzheim U. N., Bauer K. M. Muscicapidae – Paridae // Handbuch der Vogel Mitteleuropas. 1993. Bd. 13. Teil 1. S. 165–263.
- Haartman L. von. Population dynamics // Avian biology. Vol. 1 / Eds. D. S. Farner, J. R. King. London: Academic Press, 1971. P. 391–459.
- Haftorn S. Norges fugler. Oslo: Universitetsforlaget, 1971. 862 p.
- Hinsley S. A., Hill R. A., Bellamy P. E., Harrison N. M., Speakman J. R., et al. Effects of structural and functional habitat gaps on breeding woodland birds: working harder for less // Landscape Ecology. 2008. Vol. 23, No 5. P. 615–626. DOI: 10.1007/s10980-008-9225-8
- Hôrak P., Lebreton J.-D. Survival of adult Great Tits *Parus major* in relation to sex and habitat; a comparison of urban and rural populations // Ibis. 1998. Vol. 140, No 2. P. 205–209. DOI: 10.1111/j.1474-919x.1998.tb04380.x
- Karvonen J., Orell M., Rytönen S., Broggi J., Belda E. Population dynamics of an expanding passerine at the distribution margin // Journal Avian Biology. 2012. Vol. 43, No 2. P. 102–108. DOI: 10.1111/j.1600-048x.2011.05376
- Kluyver H. N. The population ecology of the Great Tit *Parus m. major* L. // Ardea. 1951. Vol. 39, No 1-3. P. 1–135.
- Kluyver H. N., Tinbergen L. Territory and the Regulation of Density in Titmice // Netherlands Journal of Zoology. 1953. Vol. 10, No 3. P. 265–289.
- Lack D. Population studies of birds. Oxford: Clarendon Press, 1966. 341 p.
- Markowski M., Minias P., Bańbura M., Gładalski M., Kaliński A., et al. Genetic structure of urban and non-urban populations differs between two common parid species // Scientific Reports. 2021. Vol. 11. P. 10428. DOI: 10.1038/s41598-021-89847-4
- McCleery R. H., Clobert J. Differences in recruitment of young by immigrant and resident Great Tits in Wytham Wood // Population biology of passerine birds. NATO ASI Series. V. G 21. Berlin: Springer, 1990. P. 423–439.
- Orell M. Population fluctuations and survival of Great Tits *Parus major* dependent on food supplied by man in winter // Ibis. 1989. Vol. 131, No 1. P. 112–127.
- Perrins C. M. Population fluctuations and clutch-size in the Great Tit, *Parus major* L. // Journal Animal Ecology. 1965. Vol. 34, No 3. P. 601–647. DOI: 10.2307/2453
- Seress G., Sándor K., Evans K. L., Liker A. Food availability limits avian reproduction in the city: An experimental study on great tits *Parus major* // Journal Animal Ecology. 2020. Vol. 89, No 7. P. 1570–1580. DOI: 10.1111/1365-2656.13211

Solonen T. Breeding of the Great Tit and Blue Tit in urban and rural habitats in southern Finland // *Ornis Fennica*. 2001. Vol. 78, No 2. P. 49–60.

Svensson L. Identification Guide to European Passerines. Stockholm, 1992. 368 p.

Vaugoyeau M., Adriaensen F., Artemyev A., Bańbura J., Barba E. et al. Interspecific variation in the relationship between clutch size, laying date and intensity of urbanization in four species of hole-nesting birds // *Ecology and Evolution*. 2016. Vol. 6, No 16. P. 5907–5920. DOI: 10.1002/ece3.2335

Благодарности

Работа выполнена в рамках государственного задания ИБ КарНЦ РАН № FMEN-2022-0003. Авторы приносят искреннюю благодарность Т. Ю. Хохловой за конструктивные замечания по содержанию рукописи и М. В. Матанцевой за помощь в переводе резюме.

AGE STRUCTURE OF THE GREAT TIT (*PARUS MAJOR*) BREEDING POPULATION IN DIFFERENT TYPES OF HABITATS IN THE TAIGA ZONE OF EUROPEAN RUSSIA

ARTEMYEV
Alexander Vladimirovich

D.Sc., Institut of biology KRC RAS, ficedul@gmail.com

TOLSTOGUZOV
Andrey Olegovich

Institut of biology KRC RAS, edrenlimon1@rambler.ru

Keywords:

Great Tit
forest and urbanized
habitats
age structure of
populations

Summary: The paper presents an analysis of the age structure of the Great Tit (*Parus major*) breeding population in two types of habitats with various compositions of forest stands and different distances from wintering places in Southern Karelia. We used data from monitoring birds nesting in artificial birdhouses in the taiga forests of the Ladoga region at the Mayachino field station (60°46' N, 32°48' E) and forest stands in the territory of the PetrSU Botanical Garden in the outskirts of Petrozavodsk (61°51' N 34°20' E) in 2015–2021. It was estimated that there were differences in the structure of the bird population associated with the proximity of their wintering sites. One-year-olds predominated - 59 % of nesting birds (n = 118) in the taiga forests located far from human settlements. The level of philopatry there was low: 7.2 % of males and 5.8 % of females returned to the previous breeding area, and 0.3 % of marked chicks returned to the birth area. The breeding population of the study area was almost completely renewed every year and the proportion of immigrant birds was 96 %. The breeding population of plantings of the Botanical Garden consisted mainly of older individuals (72 %, n = 129) and by many indicators was close to the sedentary populations of Western Europe. The share of immigrants was only 57.8 %, residents – 33.8 %, birds of local origin – 8.4%. The level of philopatry was significantly higher than in the forests of the Mayachino field station: 34.7 % of males, 20 % of females returned to the former nesting area, and 0.8% of chicks returned to the birth area. The habitat preferences of individuals of different ages are weakly expressed and noticeable only in the taiga forests of the Mayachino field station. In conditions of low breeding density, the competition for territory was not observed. The distribution of individuals of different sexes and ages across the habitats may be associated with different time of their arrival in the breeding area. The results of the analysis show that the breeding population of the Great Tit in taiga forests far from human settlements and in suburban forests is formed by birds with different attitudes towards migration. A sedentary part of the regional population nests near wintering sites near settlements. Birds of older age classes with a high level of philopatry predominate there. Birds prone to seasonal movements of different distances nest away from urbanized territories, among them there are many first-year individuals with weak territorial ties.

Received on: 18 March 2022

Published on: 31 March 2022

References

- Artem'ev A. V. Great Tit *Parus major*, Atlas gnezdyaschihsya ptic evropeyskoy chasti Rossii, Red, sost. M. V. Kalyakin, O. V. Volcit. M.: Fiton XXI, 2020. P. 763–766.
- Artemyev A. V. Population ecology of the Great Tit *Parus major* in the taiga forest on Lake Ladoga coast, Avian Ecology and Behaviour. 2008. Vol. 14. P. 1–33.
- Balen J. H. van, Noordwijk A. J. van, Visser J. Lifetime reproductive success and recruitment in two Great Tit populations, Ardea. 1987. Vol. 75, No 1. P. 1–11.
- Bianki V. V. Shutova E. V. On the ecology of the great tit in the Murmansk region, Byulleten' MOIP. Otd. biologii. 1978. T. 83, No. 2. P. 63–70.

- Blank J., Staus M. J., Tomiuk J., Fietz J., Segelbacher G. Habitat type does not affect population genetic structure in sympatric great tits (*Parus major*) and blue tits (*P. caeruleus*), *Journal of Negative Results*. 2007. Vol. 4. P. 1–14.
- Bojarinova J. G., Rymkevich T. A., Smirnov O. P. Timing of autumn migration of early and late-hatched Great Tits *Parus major* in NW Russia, *Ardea*. 2002. Vol. 90, No 3. P. 401–409.
- Caizergues A. E., Charmantier A., Lambrechts M. M., Perret S., Demeyrier V., Lucas A., Grégoire A. An avian urban morphotype: how the city environment shapes great tit morphology at different life stages, *Urban Ecosystems*. 2021. Vol. 24. P. 929–941. DOI: 10.1007/s11252-020-01077-0
- Efremov V. D. Age and sex composition of great tits *Parus major* passing through the Curonian Spit during autumn migration, *Soobscheniya Pribaltiyskoy komissii po izucheniyu migratsii ptic*. 1975. No. 9. P. 83–90.
- Gamelon M., Grotan V., Engen S., Bjorkvoll E., Visser M. E., Saether B. E. Density dependence in an age-structured population of great tits: Identifying the critical age classes, *Ecology*. 2016. Vol. 97, No 9. P. 2479–2490. DOI: 10.1002/ecy.1442
- Glutz von Blotzheim U. N., Bauer K. M. *Muscicapidae – Paridae*, *Handbuch der Vogel Mitteleuropas*. 1993. Bd. 13. Teil 1. S. 165–263.
- Hôrak P., Lebreton J. D. Survival of adult Great Tits *Parus major* in relation to sex and habitat; a comparison of urban and rural populations, *Ibis*. 1998. Vol. 140, No 2. P. 205–209. DOI: 10.1111/j.1474-919x.1998.tb04380.x
- Haartman L. von. *Population dynamics*, *Avian biology*. Vol. 1, Eds. D. S. Farner, J. R. King. London: Academic Press, 1971. P. 391–459.
- Haftorn S. *Norges fugler*. Oslo: Universitetsforlaget, 1971. 862 p.
- Hinsley S. A., Hill R. A., Bellamy P. E., Harrison N. M., Speakman J. R., et al. Effects of structural and functional habitat gaps on breeding woodland birds: working harder for less, *Landscape Ecology*. 2008. Vol. 23, No 5. P. 615–626. DOI: 10.1007/s10980-008-9225-8
- Hohlova T. Yu., Yakovleva M. V. The dynamics of the number of the redwing *Turdus iliacus* and the degree of return of birds to the previous nesting sites in Karelia (according to individual tagging), *Russkii ornitologicheskii zhurnal*. 2012. T. 21, No. 753. P. 987–996.
- Ivanter E. V., Korosov A. V. *Introduction to quantitative biometrics*. Petrozavodsk: Izd-vo PetrGU, 2011. 302 c.
- Karvonen J., Orell M., Rytönen S., Broggi J., Belda E. Population dynamics of an expanding passerine at the distribution margin, *Journal of Avian Biology*. 2012. Vol. 43, No 2. P. 102–108. DOI: 10.1111/j.1600-048x.2011.05376
- Kerimov A. B., Ivankina E. V., Il'ina T. A., Gavrilov V. M. Dynamics of morphological and physiological correlates of social status in the annual cycle of the great tit (*Parus major*, *Passeriformes*; *Aves*), *Doklady Akademii nauk*. 1994. T. 334, No. 2. P. 249–252.
- Kluyver H. N. The population ecology of the Great Tit *Parus m. major* L., *Ardea*. 1951. Vol. 39, No 1-3. P. 1–135.
- Kluyver H. N., Tinbergen L. Territory and the Regulation of Density in Titmice, *Netherlands Journal of Zoology*. 1953. Vol. 10, No 3. P. 265–289.
- Kuranov B. D. Nesting biology of urbanized populations of hollow-nesting birds, *Sibirskii ekologicheskii zhurnal*. 2009. T. 16, No. 3. P. 429–438.
- Lack D. *Population studies of birds*. Oxford: Clarendon Press, 1966. 341 p.
- Lantratova A. S., Markovskaya E. F., Obuhova E. L., Platonova E. A., Prohorov A. A. 50-year history of the Petrozavodsk University Botanic Garden, *Hortus botanicus*. 2001. T. 1. URL: http://hb.karelia.ru/files/redaktor_pdf/1366058631.pdf
- Markowski M., Minias P., Bańbura M., Gładalski M., Kaliński A., et al. Genetic structure of urban and non-urban populations differs between two common parid species, *Scientific Reports*. 2021. Vol. 11. P. 10428. DOI: 10.1038/s41598-021-89847-4
- McCleery R. H., Clobert J. Differences in recruitment of young by immigrant and resident Great Tits in Wytham Wood, *Population biology of passerine birds*. NATO ASI Series. V. G 21. Berlin: Springer, 1990. P. 423–439.
- Noskov G. A., Smirnov O. P. Great Tit *Parus major*, *Migratsii ptic Severo-Zapada Rossii*. Vorob'inye, Red. G. A. Noskov, T. A. Rymkevich, A. R. Gaginskaya. SPb.: Renome, 2020. P. 346–355.
- Noskov G. A., Smirnov O. P. Territorial behavior and migration of the great tit (*Parus m. major* L.), *Ekologiya ptic Priladozh'ya*. Trudy BINII LGU. 1981. Vyp. 32. P. 100–130.
- Orell M. Population fluctuations and survival of Great Tits *Parus major* dependent on food supplied by man in winter, *Ibis*. 1989. Vol. 131, No 1. P. 112–127.
- Perrins C. M. Population fluctuations and clutch-size in the Great Tit, *Parus major* L., *Journal of Animal Ecology*. 1965. Vol. 34, No 3. P. 601–647. DOI: 10.2307/2453
- Seress G., Sándor K., Evans K. L., Liker A. Food availability limits avian reproduction in the city: An experimental study on great tits *Parus major*, *Journal of Animal Ecology*. 2020. Vol. 89, No 7. P. 1570–

1580. DOI: 10.1111/1365-2656.13211

- Smirnov O. P. Noskov G. A. Population structure of the great tit in the Leningrad region, *Ekologiya*. 1975. No. 6. P. 79–83.
- Solonen T. Breeding of the Great Tit and Blue Tit in urban and rural habitats in southern Finland, *Ornis Fennica*. 2001. Vol. 78, No 2. P. 49–60.
- Svensson L. Identification Guide to European Passerines. Stockholm, 1992. 368 p.
- Tolstoguzov A. O. Monitoring of the great tit (*Parus major*) population on the territory of the Botanical Garden of PetrSU, *Nauchnye trudy Nacional'nogo parka «Hvalynskiy»: Cbornik nauchnyh statey*. Saratov; Hvalynsk: OOO «Amirit», 2019. Vyp. 11. P. 49–55.
- Vaugoyeau M., Adriaensen F., Artemyev A., Bañbura J., Barba E. et al. Interspecific variation in the relationship between clutch size, laying date and intensity of urbanization in four species of hole-nesting birds, *Ecology and Evolution*. 2016. Vol. 6, No 16. P. 5907–5920. DOI: 10.1002/ece3.2335
- Vil'baste H. Leyvits A. Clutch size in the great tit: the role of density and polymorphism in different biotopes, *Tezisy dokl. XI Pribaltiyskoy ornitologicheskoy konferencii*. Tallin, 1983. P. 70–71.
- de Satgé J., Strubbe D., Elst Joris L., Jenny D., Adriaensen F., Matthysen E. Urbanisation lowers great tit *Parus major* breeding success at multiple spatial scales, *Journal Avian Biology*. 2019. Vol. 50, No 11. DOI: 10.1111/jav.02108



УДК 598.115.33; 574.9

РАСПРОСТРАНЕНИЕ ЗМЕЙ СЕМЕЙСТВА ГАДЮКОВЫХ VIPERIDAE В КАЗАХСТАНЕ И МОДЕЛИРОВАНИЕ ИХ ПОТЕНЦИАЛЬНЫХ АРЕАЛОВ

ЗИМА

Юлия Александровна

РГП на ПХВ «Институт зоологии» Министерства образования
и науки Республики Казахстан, zimay@mail.ru

ФЕДОРЕНКО

Василий Александрович

РГП на ПХВ «Институт зоологии» Министерства образования
и науки Республики Казахстан, arthey@mail.ru

Ключевые слова:

Viperidae
Vipera renardi
Vipera berus
Gloydius halys
распространение
ареал
моделирование
Казахстан

Аннотация: Для трех видов змей семейства гадюковых – восточной степной гадюки (*Vipera renardi*), обыкновенной гадюки (*Vipera berus*) и обыкновенного щитомордника (*Gloydius halys*) выполнен анализ литературных источников, коллекционных материалов, электронных ресурсов, а также личных и опросных сведений. На основе этих данных произведен расчет потенциального ареала видов методом максимальной энтропии в программе Maxent. Данными для экстраполяции послужили ряд биоклиматических переменных, карты высотности, растительности, а также влажности и типов почв. Для минимизации перекоса модели в сторону наиболее исследованных территорий собранные точки находок по каждому виду прореживались с радиусом 25 км. На первом этапе моделирование выполнено с использованием всех факторов окружающей среды, после чего произведена оценка корреляции этих факторов и оценка их вклада в построение модели. На втором этапе произведено повторное моделирование с исключением высококоррелирующих факторов и факторов, внесших нулевой вклад в построение первой модели. Полученные в результате просчета растровые модели вероятности присутствия видов переведены в монохромный режим с отсечением областей с индексами пригодности среды обитания ниже порогового. На основе исходных данных реального нахождения каждого из видов и сопоставления их с полученными моделями для территории Казахстана и ближайших сопредельных территорий построены консенсусные ареалы степной гадюки, обыкновенной гадюки и обыкновенного щитомордника.

Рецензент: А. Г. Бакиев

© Петрозаводский государственный университет

Получена: 01 февраля 2022

Подписана к печати: 24 марта 2022

Введение

На территории Казахстана установлено обитание трех видов змей семейства гадюковых Viperidae Laurenti, 1768: обыкновенной гадюки *Vipera berus* (Linnaeus, 1758), восточной степной гадюки *Vipera renardi* (Christoph, 1861) и обыкновенного щитомордника *Gloydius halys* (Pallas, 1776) (Дуйсебаева, 2010). В данной работе таксон алтайская гадюка *Vipera altaica* Tuniyev, Nilson et Andren, 2010 рассматривается в составе восточной степной гадюки *Vipera renardi* ввиду их слабой генетической (Zinenko et al., 2015; Freitas et al., 2020) и спорной морфологической дифференциации. Вид *Gloydius halys* рассматривается в широком смысле, включая в себя таксоны: *G. h. caraganus*, *G. h. caucasicus*, *G. h. halys*, *G. h. ubsunurensis*. Некоторые авторы предлагают повысить статус *G. h. caraganus* и *G. h. caucasicus* до уровня вида, первого на основе симпатрического его обитания с *G. h. halys* на значительной части своего ареала (Орлов, Барабанов, 1999), второго – на основе молекулярных исследований и морфологических отличий (Asadi et al., 2019). Однако для *G. h. caraganus* никаких фактов наличия симпатрии не приводится, а для *G. h. caucasicus* биологический аспект не рассматривается вовсе. Кроме того, разграничить разные формы щитомордника в литературных источниках в подавляющем большинстве случаев невозможно. Все эти виды ядовиты и потенциально опасны для человека, поэтому понимание их распространения в республике имеет большое практическое значение.

Восточная степная гадюка широко распространена от Украины на западе до Алтая и Синьцзяня на востоке. На север граница ее распространения доходит примерно до 55-й параллели, а южная граница проходит по югу Украины, предгорьям Главного Кавказского хребта, центральному Казахстану, в восточной части ареала смещаясь на юг до предгорьев Тянь-Шаня и северной части Гиссаро-Алайской горной системы (Банников, 1977; Ананьева и др., 2004; Sindaco et al., 2013; Zinenko et al., 2015).

В Казахстане восточная степная гадюка обитает на большей части республики, исключая песчаные пустыни, высокогорья и лесные массивы. Предпочитает низкотравные степи, придерживаясь открытых или не сильно заросших кустарниками участков и избегая при этом чрезмерно влажных мест. На равнинах обитает в том числе на солон-

цах и такырах, но пухлые или влажные солончаки обходит. На юге страны в предгорьях занимает глинистые хорошо прогреваемые склоны холмов и сухих ущелий, не поднимаясь выше 1700 м над ур. м. На востоке в предгорьях и по низкогорьям встречается по логам и ущельям на высотах до 1200 м над ур. м. Особенностью биологии степной гадюки является ее очаговое распределение, которое в отдельных регионах носит особенно выраженный характер. При этом некоторые подобные очаги в Казахстане известны уже более 60 лет (Буланов, 1948; Карпенко, 1958, 1970; Фомина, 1966; Зима, 2011).

Обыкновенная гадюка населяет большую часть бореального климатического пояса Евразии. Западная часть ее ареала занимает практически всю Европу, за исключением горных районов Пиренейского, Балканского и Апеннинского полуостровов, а восточная на территории СНГ достигает примерно 122-го меридиана. В европейской части России северная граница ареала доходит до Кольского п-ова и берегов Баренцева моря, а по Сибири пересекает тайгу примерно по 62-й параллели. Южная граница ареала совпадает с границей распространения лесов горных хребтов Урала, Казахстанского, Китайского и Монгольского Алтая, а также Саян и Станового Нагорья (Банников, 1977; Ананьева и др., 2004; Sindaco et al., 2013; Sillero et al., 2014).

В Казахстан обыкновенная гадюка заходит только краем ареала и населяет влажные горные леса и лесостепи Алтая на северо-востоке республики, поднимаясь до 2400 м над ур. м. Тяготеет к озерам, заливным лугам, речным долинам и заболоченным местам. Встречается на открытых прогреваемых высокотравных полях, особенно используемых под сенокос, а также альпийских лугах и травянистых склонах. В лесах живет по опушкам, перелескам и разреженным участкам с богатым третьим и четвертым растительным ярусом, избегая при этом темных глухих массивов.

Ареал **обыкновенного щитомордника** целиком лежит в Азии, от Западного Казахстана, Азербайджана и Северного Ирана на западе, через Центральную Азию, Китай и Монголию примерно до 130-го меридиана на востоке. Северная граница проходит от северного предела Прикаспийской низменности, через Центральный Казахстан, Алтай и юг Сибири, до западного берега оз. Байкал. На юге ареал щитомордника ограничивается кривой от Северного Ирана через

Туркмению, Узбекистан, северный Афганистан, северную границу пустыни Такла-Макан до Маньчжурии (Conant, 1982; Банников, 1977; Алекперов, 1978; Ананьева и др., 2004; Sindaco et al., 2013; Sillero et al., 2014).

В Казахстан заходит северо-западный край ареала вида. Здесь щитомордник обитает южнее 49–51 широт, за исключением северо-восточной части песков Кызылкум, центральных Мойынкум и некоторых участков северного Прибалхашья. Обыкновенный щитомордник населяет разнообразные ландшафты от открытых и закрепленных песков до альпийских лугов на высоте 3000 м над ур. м. В горной местности предпочтение отдает сухим каменистым склонам и заросшим скальным выходам, а на равнине – участкам, покрытым разреженной растительностью, с наличием дернин и кустарников.

Распространение рассматриваемых трех видов змей в масштабе всего ареала хорошо изучено. Однако в пределах одной страны границы их ареалов существенно огрублены, а имеющиеся подробные карты, отражающие их распространение в Казахстане, устарели.

Для степной гадюки наиболее ранняя карта распространения приводится в определителе П. В. Терентьева и С. А. Чернова (1949), где показан ареал вида, в пределах Казахстана охватывающий практически всю территорию республики. Чуть позже в своей монографии К. П. Параскив (1956), обобщая итоги многолетних исследований первой половины XX в., дает более детализированную карту. В этой работе он указывает немногим более 50 точек нахождения степной гадюки и проводит границы ее распространения в Казахстане. Спустя 20 лет в общей сводке по территории СССР А. Г. Банников с соавторами (1977) для Казахстана приводят свои точки, при этом полностью игнорируют данные К. П. Параскива (но включая его работу в список литературы), границу ареала в Казахстане, тем не менее, проводя примерно так же, как указанный автор. В более современных работах приводятся либо ареалы, по большей части соответствующие представлениям К. П. Параскива и А. Г. Банникова с соавторами, но еще более огрубленные (Ананьева и др., 2004), либо даются совсем абстрактные и неверные карты (David, Vogel, 2010; Gvoždík et al., 2012). В наиболее современной работе Р. Синдако с соавторами (2013) ареал и конкретные точки находок не приводятся, а дается карта поквadrатного

нахождения вида на сетке в один на один градус. При этом пустые квадраты означают отсутствие данных из этих мест, а не фактическое отсутствие вида.

Данные об ареале обыкновенной гадюки в Казахстане противоречивы. В работе П. В. Терентьева и С. А. Чернова (1949) приводится карта ее распространения для территории всего СССР, из которой видно, что ареал обыкновенной гадюки охватывает всю северо-восточную часть Казахстана. К. П. Параскив (1956) «сужает» этот ареал точками находок, его границы при этом условно показывая пунктиром. А. Г. Банников с соавторами (1977) не учитывают немногочисленные точки К. П. Параскива и указывают свои по северу республики, при этом проводя границу ареала без опоры на пункты находок с территории Казахстана. В последующих работах граница ареала вида отображается в разной степени охватывающей весь север и восток республики (Ананьева и др., 2004; David, Vogel, 2010). Р. Синдако с соавторами (2013) указывают не только районы, подтвержденные находками, то есть территорию казахстанского Алтая, но и нахождение вида в двух квадратах близ г. Актобе, довольно далеко отстоящих как от известных находок в России, так и от более-менее крупных лесных массивов.

По обыкновенному щитоморднику картина в общем схожа с таковой для степной гадюки. П. В. Терентьев и С. А. Чернов (1949) приводят укрупненный ареал вида. К. П. Параскив (1956) значительно уточняет его, указывая более 60 точек находок, и проводит северную границу ареала щитомордника в Казахстане. На карте А. Г. Банникова (Банников и др., 1977) для этого вида есть несколько совпадений с точками К. П. Параскива, однако значительная часть его данных вновь не учитывается. Кроме того, А. Г. Банников с коллегами проводят южную границу ареала щитомордника, не соответствующую известному на тот момент представлению о распространении вида, исключая из него территории Южного Прибалхашья, Бетпак-Далы, гор Каратау, а также всю территорию пустынь Мойынкум и Кызылкум. Стоит отметить, что подобная ситуация наблюдается не только в отношении монографии Параскива – многочисленные точки находок (щитомордника и степной гадюки) в работе И. Д. Яковлевой (1964) по Киргизии также оставлены А. Г. Банниковым с соавторами без внимания. Позже распространение щитомордника уточняется в обобщающей статье Р. А. Кубы-

кина и З. К. Брушко (Kubykin, Brushko, 1998), в которой приводится большое число пунктов находок с их описанием. Ареалы в нескольких более современных источниках не отличаются высокой детализацией (Ананьева и др., 2004; David, Vogel, 2010). В атласе Р. Синдако с соавторами (2013) все эти данные отражены на сетке нахождения вида в виде квадратов.

Настоящая работа ставит задачу обобщить имеющиеся данные по распространению трех видов гадюковых змей (Viperidae) и отразить их актуальные ареалы на территории Казахстана. Но поскольку изученность различных регионов неоднородна, то изображение ареала, построенное только по точкам находок, не может быть полным. В этом случае требуется экспертная оценка пригодности для обитания вида того или иного пункта по параметрам окружающей среды. Но если внутри сплошного ареала вид населяет территорию относительно равномерно и необследованные пространства между пунктами фактических находок могут быть «закрыты» за счет экстраполяции по пригодным для вида факторам, то на его периферии эти факторы уже не столь очевидны. Все это требует от исследователя глубоких знаний экологии и образа жизни животного, его связи со средой обитания, а также умения находить надежные индикаторы присутствия вида (Тупикова, Комарова, 1979). Поэтому для оценки пригодности различных территорий для обитания видов и, как результат, создания гипотезы о распространении этих видов было произведено моделирование потенциальных ареалов посредством программы Maxent. При этом полученные потенциальные ареалы могут существенно отличаться от фактических вследствие ряда причин и поэтому должны быть использованы только как дополнительная информация при анализе. Тем не менее в настоящее время подобная методика довольно широко применяется (Лисовский, Оболенская, 2014; Некрасова, Титар 2014; Groff et al., 2014; Wang et al., 2015; Кропачев, Орлов, 2017; Тупиков, Украинский, 2016; Огурцов, 2019 и др.).

Материалы

Для построения актуальных ареалов обыкновенной и восточной степной гадюк, а также обыкновенного щитомордника был проанализирован значительный объем литературы (Паллас, 1773; Pallas, 1799; Аленыцин, 1876; Никольский, 1887, 1899, 1916;

Кашченко, 1899, 1909; Елпатьевский, 1907; Сидоров, 1925; Кашкаров, 1928, 1935; Шнитников, 1928; Селевин, 1935; Бартенев, 1938; Пестинский, 1939; Рузский, 1946; Чернов, 1947; Шульпин, 1948; Попов, Лукин, 1949; Ишунин, 1950; Папоротный, 1950; Динесман, Калецкая, 1952; Коваленко, 1952; Динесман, 1953; Крень, 1953; Чельцов-Бebutov, 1953; Чернов, 1954; Андрушко, 1955; Антипин, 1955; Костин, 1956; Параскив, 1956; Шилов, 1956; Шилова, 1956; Карпенко, 1958, 1970; Смирин, 1959; Чернов, 1959; Богданов, 1960; Параскив, Бутовский, 1960; Богданов, 1961; Смирновский, 1961, 1963; Шилов, 1961a, 1961b; Яковлева, 1964; Богданов, 1965, 1970; Гагина, Скалон, 1965; Бердибаева, 1966; Лесняк, 1966; Марков и др., 1966; Фомина, 1966; Алекперов, 1970, 1978; Ваккер, 1971; Алиев, 1973; Гражданкин, 1973; Топоркова, 1973; Бердибаева, 1974, 1981; Кубыкин, 1975; Попудина, 1976; Великанов, 1977; Раджабов и др., 1978; Саид-Алиев, 1979; Боркин, Ильяшенко, 1981; Киреев, 1981; Куранова, Колбинцев, 1981; Лада, 1981; Окулова, 1981; Царук, 1981; Шаммаков, 1981; Шебзухова, 1981; Брушко, 1983; Гаранин, 1983; Яковлев, 1984; Атаев, 1985; Куранова, Зинченко, 1985; Орлова, Тэрбиш, 1986; Семенов, Шенброт, 1986; Малманов, 1987; Голубев, 1989, 1990; Зинченко, Зинченко, 1990; Gloyd, Conant, 1990; Березовиков, 1994; Чибилев, 1995; Ананьева и др., 1997; Kubykin, Brushko, 1998; Яковлев, 1999; Zhao et al., 1999; Брем, 2000; Еремченко и др., 2000; Соколов, 2001; Nilson, Andren, 2001; Бакиев и др., 2002; Брагина, Брагина, 2002; Дуйсебаева, 2002; Накаренко, 2002; Табачишина и др., 2002; Березовиков и др., 2003; Вашетко и др., 2003; Доценко, 2003; Кубыкин, 2003; Пестов, 2003; Ждокова, 2003a, 2003b; Бакиев и др., 2004; Гаранин и др., 2004; Бекенов и др., 2005; Дуйсебаева, 2005; Завьялов и др., 2006; Кассал, 2006; Колобаев, 2006; Прокопов, 2006; Шутова, 2006; Андриющенко, 2007; Ведмедеря и др., 2007; Вершинин, 2007; Головцов, 2007; Милько, Панфилов, 2007; Табачишина и др., 2007; Вознийчук, Куранова, 2008; Котлов, 2008; Петрова и др., 2008; Симонов, 2008; Бакиев и др., 2009; Пестов, Сараев, 2009; Дуйсебаева и др., 2010; Колбинцев, 2010; Куранова и др., 2010; Сараев, Пестов, 2010; Ткаченко и др., 2010; Le Neve et al., 2010; Павлов и др., 2011; Пестов и др., 2011; Нуриджанов, 2012; Дебело, Чибилев, 2013; Макарова, Маленев, 2013; Боркин и др., 2014; Кропачев, 2014; Помазенко, Табачишин, 2014; Zinenko et al., 2015; Абдураупов и др., 2015; Бакиев

и др., 2015; Боркин, Литвинчук, 2015; Давлетбаков и др., 2015; Петров, Крымов, 2016; Хамитов, 2016; Shi et al., 2016; Ахмеденов и др., 2017; Ахмеденов и др., 2017; Брагина, Брагин, 2017; Кропачев, Орлов, 2017; Фролова, Гапонов, 2017; Яковлев, 2017; Ахмеденов, Абуова, 2018; Бондаренко, Перегонцев, 2018; Нуриджанова и др., 2019; Tabachishin, Yermokhin, 2019). Кроме того, использованы коллекционные материалы (Зоологический музей Зоологического института Российской академии наук, Зоологический музей Московского государственного университета имени М. В. Ломоносова, Зоологический музей Национального исследовательского Саратовского государственного университета имени Н. Г. Чернышевского, Зоологический музей Томского государственного университета, Коллекция Института зоологии Комитета науки Министерства образования и науки Республики Казахстан, Биологический музей Казахского национального университета им. аль-Фараби, Институт зоологии Академии наук Республики Узбекистан, Natural History Museum, Cromwell Road, London), интернет-ресурсы (baike.baidu.com, bepeak.livejournal.com/ 39635.html, danieljablonski.com, facebook.com, herptyumen.narod.ru, inaturalist.org, priirtyshje.kz, reptilia.club, tourblogger.ru, vk.com, wildlife.kg, wildlife.kg, youtube.com), использованы опросные сведения (имена указаны в разделе «Благодарности»), а также неопубликованные личные данные ряда исследователей (З. К. Брушко, Р. А. Кубыкина, К. П. Параскива, М. И. Фоминой) и собственные полевые наблюдения, выполненные в период с 2006 по 2020 г. Для локаций, точные координаты к которым в литературе, коллекциях или опросных данных не приводились, координаты точек определялись по картам и спутниковым снимкам в соответствии с текстовым (или словесным) описанием в наиболее подходящих для конкретного вида биотопах. Сбор точек находок проводился не только для Казахстана, но и для сопредельных территорий.

Общее количество точек, использованных в работе, по восточной степной гадюке составило 928 местонахождений из различных локаций (из них 582 для территории Казахстана), по обыкновенной гадюке – 821 местонахождение (из них 75 для Казахстана), по обыкновенному щитоморднику – 896 местонахождений (из них 518 для Казахстана).

Методы

Моделирование и отрисовка карт. Карта

для нанесения точек создавалась с привязкой к географическим координатам и для ее отрисовки использовалась программа QGIS (Quantum GIS) версии 2.18.2. Географической подложкой послужил ряд векторных и растровых слоев, наложенных один поверх другого, это: карта границ стран, доступная на сайте Thematic Mapping API (http://thematicmapping.org/downloads/world_borders.php); карты рельефа для разных стран, взятые из набора данных от Consortium for Spatial Information (CGIAR-CSI) (<http://srtm.csi.cgiar.org>); карты нормализованного разностного индекса растительности NDVI со спутника SPOT-VEGETATION (коллекция S10 NDVI), предоставляемые научно-исследовательской организацией VITO (<http://www.vito-eodata.be/PDF/portal/Application.html#Home>); карта водных объектов, распространяемая компанией Esri, Garmin International, Inc. (formerly DeLorme Publishing Company, Inc.) (<https://www.arcgis.com/home/item.html?id=e750071279bf450cbd510454a80f2e63>); карты рек Digital Chart of the World для разных стран, доступные на сайте Diva-GIS (<http://www.diva-gis.org/gdata>).

Для изображения моделей ареалов в их подложке карта рельефа и карта NDVI не использовались, чтобы исключить наложения цветов.

Моделирование выполнено методом максимальной энтропии (Phillips et al., 2004, 2006; Phillips, Dudik, 2008) с использованием географических информационных систем (ГИС-технологии). В настоящее время метод максимальной энтропии является одним из наиболее эффективных для моделирования потенциального распространения видов при наличии данных об их присутствии (Giovanelli et al., 2007; Elith et al., 2006, 2011). Расчет реализован в программе Maxent версии 3.4.1. Программа на основе набора растровых слоев параметров окружающей среды и точек (с географической привязкой) нахождения вида статистически рассчитывает распределение вероятностей его присутствия и возвращает результат в виде растрового изображения, где каждой ячейке соответствует значение предсказанного индекса пригодности условий среды для данного вида.

В качестве исходных материалов для моделирования использованы собранные точки находок. Из-за неравномерной исследованности территории и, как результат, большей концентрации точек присутствия вида

в наиболее доступных для исследователей местах в расчетную выборку Maxent в большом количестве попадают точки, которым соответствуют близкие параметры окружающей среды. Это может создавать перекося модели в сторону наиболее исследованных территорий. Для оценки степени этого перекося были проведены предварительные расчеты по всем точкам, а также при их разреживании с радиусом 1 км, 5 км, 10 км и 25 км. Результаты расчетов показали, что при моделировании по всем исходным точкам в отдельных районах с малым количеством пунктов находок (но при их достоверном

наличии) модели показывали очень низкое значение пригодности. В то время как области с большим скоплением точек резко выделялись максимальной пригодностью. Для минимизации этого эффекта точки прореживались с радиусом в 25 км, при котором результат выглядит наиболее «равномерным». Разреживание выполнено в программе ArcGIS, версия 10.4.1, при помощи набора инструментов SDM Toolbox, версия 1.1. Данными для экстраполяции послужили слои параметров окружающей среды, приведенные в табл. 1.

Таблица 1. Переменные факторов окружающей среды, использованные для моделирования

Условный шифр	Описание
ELEV	Карта рельефа, скомпонованная из карт высотности для разных стран, взятых из набора данных от Consortium for Spatial Information (CGIAR-CSI) (http://srtm.csi.cgiar.org)
VEG3 – VEG8	Карты нормализованного разностного индекса растительности NDVI для месяцев с марта по август (2013–2014 гг.) со спутника SPOT-VEGETATION (коллекция S10 NDVI), представленные научно-исследовательской организацией VITO (http://www.vito-eodata.be/PDF/portal/Application.html#Home)
BIO1 – BIO19	Биоклиматические переменные WorldClim Version 2: ср. год. т-ра (BIO1), ср. мес. суточная амплитуда т-ры (BIO2), изотермичность ((BIO1/ BIO7)*100) (BIO3), сезон. т-ра (стандарт. отклон-е *100) (BIO4), макс. т-ра наиболее тепл. мес. (BIO5), мин. т-ра наиболее холод. мес. (BIO6), год. амплитуда колеб. т-р (BIO5 – BIO6) (BIO7), ср. т-ра наиболее влаж. квартала (BIO8), ср. т-ра наиболее сух. квартала (BIO9), ср. т-ра наиболее тепл. квартала (BIO10), ср. т-ра наиболее холод. квартала (BIO11), год. кол-во осадков (BIO12), кол-во осадков в наиболее влаж. мес. (BIO13), кол-во осадков в наиболее сух. мес. (BIO14), сезонность выпадения осадков (коэф. изменчивости) (BIO15), кол-во осадков в наиболее влаж. квартал (BIO16), кол-во осадков в наиболее сух. квартал (BIO17), кол-во осадков в наиболее тепл. квартал (BIO18), кол-во осадков в наиболее хол. квартал (BIO19)
TMIN1 – TMIN12 TMEAN1 – TMEAN12 TMEAN1 – TMEAN12 TMAX1 – TMAX12 PREC1 – PREC12	Помесячные климатические карты WorldClim Version 2, в разрешении 30 сек. (~1 km ²): минимальных температур (TMIN), средних температур (TMEAN), максимальных температур (TMAX), количества осадков (PREC)) (http://worldclim.org)
SWI_TC SWI_WF	Карты индекса влажности почвы (Soil Water Index, SWI) (топографическая (SWI_TC) и доля заболоченности (SWI_WF)) вер. 1.0.1, предоставляемые службой "Copernicus Global Land Service" (CGLS) (https://land.copernicus.eu/global/products/swi)
SOIL_SAND SOIL_CLAY SOIL_SILT SOIL_CRSE SOIL_BULK	Карты типов почвы (содержание песка (SOIL_SAND), содержание глины (SOIL_CLAY), содержание ила (SOIL_SILT), содержание грубых фрагментов (CRSE) и мелкоземлистость (у поверхности) (SOIL_BULK)), доступные на портале SoilGrids, поддерживаемом службой ISRIC – World Soil Information (https://soilgrids.org)

Всего был использован 81 слой параметров окружающей среды. Для моделирования в программе Maxent слои были приведены к единому (аналогичному слою BIO1) размеру и разрешению (размеру ячейки 0.0083, методом изменения разрешения Nearest) и обрезаны до квадрата с координатами 34–58° с. ш., 41–95° в. д. в программе ArcGIS.

Программа Maxent настраивалась следующим образом. В параметрах на главном интерфейсе программы оставлено на автомате использование всех классов числовых признаков (Auto features), поскольку в просчете участвуют более 80 точек присутствия вида (Merow et al., 2013). Представление выходного результата выбрано с дважды логарифмическим преобразованием (cloglog). В настройках включена генерация случайной выборки (Random seed), а число повторений методом перекрестной проверки (Crossvalidate) задано равным 100. Таким образом, программа по исходным данным на основании случайной выборки просчитывает модель 100 раз и затем рассчитывает итоговую медианную модель. В дополнительных настройках количество итераций изменено на максимальное 5000, чтобы позволить модели достичь конвергенции (Stohlgren et al., 2011). По каждому виду рептилий расчет модели выполнялся отдельно.

Моделирование производилось в несколько этапов. На первом этапе выполнен просчет потенциальных ареалов в программе Maxent по максимальному количеству

слоев (81 слой) параметров окружающей среды, перечисленных в табл. 1. В результате, помимо растровой модели потенциального ареала, получена таблица вклада каждой переменной в построение модели. Однако среди большого количества исходных переменных факторов окружающей среды отдельные переменные могут в значительной степени коррелировать, что, в свою очередь, может приводить к завышенным значениям предсказанной пригодности условий для вида (Jueterbock et al., 2016). Поэтому следующим этапом в программе ENMTools ver. 1.4.4 для всех слоев был выполнен расчет коэффициента корреляции Пирсона (r). Один из слоев каждой пары, модуль коэффициента Пирсона по которой составил более 0.9 ($r \geq |0.9|$), что соответствует очень высокой корреляции (Hinkle et al., 2003), был исключен из последующих расчетов. Из каждой пары исключался тот слой, который по результатам расчета программы Maxent внес меньший вклад (Percent contribution) в построение первой модели. Данная процедура проводилась отдельно для каждого из трех видов змей. Далее на основе полученного урезанного списка переменных окружающей среды (табл. 2) для каждого вида строилась вторая (итоговая) модель при тех же настройках программы Maxent. Полученные в результате просчета и последующего преобразования растровые модели вероятности присутствия видов были наложены в программе QGIS на уже имеющуюся географическую карту (рис. 1–3).

Таблица 2. Список наименее коррелирующих переменных факторов окружающей среды в порядке убывания процента их вклада в построение первой модели

Вид	Шифр переменных
<i>Vipera renardi</i>	BIO14, VEG7, TMAX5, PREC10, BIO4, VEG5, SWI_TC, BIO15, SWI_WF, SOIL_CRSE, VEG4, SOIL_BULK, BIO2, ELEV, SOIL_SAND, BIO12, SOIL_SILT, PREC9, TMEAN11, VEG3, SOIL_CLAY, PREC3, BIO8, PREC8, BIO9
<i>Vipera berus</i>	SOIL_BULK, PREC9, PREC8, VEG6, BIO4, SWI_TC, SWI_WF, PREC3, VEG5, BIO15, SOIL_CRSE, VEG3, SOIL_SAND, TMAX2, PREC1, BIO8, SOIL_SILT, TMAX5, PREC10, ELEV, SOIL_CLAY, BIO2
<i>Gloydius halys</i>	SOIL_CRSE, SWI_TC, BIO3, BIO2, BIO8, BIO17, PREC11, BIO9, PREC9, VEG3, BIO7, VEG5, SWI_WF, PREC6, VEG8, PREC5, SOIL_BULK, TMIN6, TMAX3, TMIN12, PREC2, VEG4, BIO15, SOIL_SILT, ELEV, SOIL_CLAY, SOIL_SAND, TMAX9

Карты ареалов рассматриваемых видов рептилий строились, опираясь на точки их фактических находок, а для проведения границ ареалов в местах отсутствия точек использовались полученные модели потенциальных ареалов. Для этого в настройках отображения моделей были отсечены области с индексами пригодности среды обитания ниже порогового, а оставшаяся

отображаемая область переведена в монохромный режим. В качестве порога отсечения использовались значения по правилу «Maximum training sensitivity plus specificity (Cloglog)», полученные в результате расчета Maxent, как дающее наиболее оптимальный результат (Liu et al., 2013). Для степной гадюки значение этого порога составило 0.3216, для обыкновенной гадюки – 0.3571, для

обыкновенного щитомордника – 0.3573. Далее на полученные модели в бинарном виде были наложены все исходные точки встреч и поверх них вручную отрисованы более сглаженные (в сравнении с моделями) векторные карты ареалов видов. Результирующие ареалы видов с нанесенными на них всеми собранными точками находок (за исключением спорных) показаны на рис. 4–6.

Оценка правдоподобности модели.

Правдоподобность моделей оценивалась по средним показателям AUC (по 100 повторениям), полученным в результате просчета Maxent и дающим количественную интерпретацию ROC-кривой (кривой ошибок), которая позволяет оценивать прогностическую способность полученной модели (Felding, Bell, 1997).

Результаты

По результатам просчета первого ком-

плекта моделей в программе Maxent разные переменные внесли различный вклад в их построение. При этом в среднем по каждому виду примерно две трети от всех переменных либо никак на построение модели не повлияли, либо внесли вклад не более одного процента. Доля участия каждой переменной в построение первой модели отображена в табл. 3. По результатам анализа этого списка – отсева высоко коррелирующих слоев и слоев, вносящих нулевой вклад в построение первой модели, для восточной степной гадюки значимыми оказались 25 параметров окружающей среды, для обыкновенной гадюки – 22, для обыкновенного щитомордника – 28. Список наименее коррелирующих слоев по видам, использованных на заключительном этапе моделирования, и их вклад в построение моделей (в порядке убывания) приведен в табл. 4.

Таблица 3. Список переменных окружающей среды, использованных при первом расчете, и их процентный вклад в построение модели

Шифр перем.	<i>Vipera renardi</i>	<i>Vipera berus</i>	<i>Gloydius halys</i>	Шифр перем.	<i>Vipera renardi</i>	<i>Vipera berus</i>	<i>Gloydius halys</i>	Шифр перем.	<i>Vipera renardi</i>	<i>Vipera berus</i>	<i>Gloydius halys</i>
BIO1	0	0	0	PREC11	0	0	4.2	TMEAN9	0	0	0.1
BIO2	1.2	0.1	9.0	PREC12	0	0.4	0.3	TMEAN10	0.2	0	0.2
BIO3	0	0	9.3	SOIL_BULK	1.3	28	1.1	TMEAN11	0.5	0	0
BIO4	5.6	3.8	0.8	SOIL_CLAY	0.3	0.1	0.3	TMEAN12	0.1	0	0
BIO5	0.1	0	0.1	SOIL_CRSE	2.2	0.5	14.8	TMIN1	0	0.4	0
BIO6	0.3	0.4	0	SOIL_SAND	0.9	0.4	0.2	TMIN2	0	0.1	0.1
BIO7	1.2	0.2	1.9	SOIL_SILT	0.6	0.3	0.4	TMIN3	0.1	0.2	0
BIO8	0.2	0.4	7.1	SWI_TC	5.0	2.4	11.6	TMIN4	0.3	0	0.7
BIO9	0.1	0	3.9	SWI_WF	3.1	1.9	1.8	TMIN5	0.1	0	0.1
BIO10	0.2	0	0	TMAX1	0	0	0	TMIN6	0.1	0	1.1
BIO11	0	0.1	0	TMAX2	0	0.4	0	TMIN7	0	0	0.1
BIO12	0.8	0	0	TMAX3	0.2	0	0.5	TMIN8	0	0	0
BIO13	0.2	0	0	TMAX4	0.2	0	0	TMIN9	0.2	0	0
BIO14	25.6	0	5.0	TMAX5	6.6	0.2	0.1	TMIN10	0.2	0	0.4
BIO15	3.2	0.6	0.4	TMAX6	0.3	0	0	TMIN11	0	0	0.3
BIO16	0.1	0	0	TMAX7	0.3	0	0	TMIN12	0	0	0.5
BIO17	0.1	0	5.3	TMAX8	0	0	0.1	ELEV	1.1	0.1	0.3
BIO18	0	0	0	TMAX9	2.1	0	0.1	VEG3	0.3	0.5	2.4
BIO19	0	0	0.2	TMAX10	0.1	0.1	0.2	VEG4	1.4	0	0.5
PREC1	0	0.4	0	TMAX11	0.2	0	0.3	VEG5	5.2	0.6	1.9
PREC2	0.1	0	0.5	TMAX12	0.2	0	0	VEG6	2.4	6.1	0.7
PREC3	0.2	0.7	0.3	TMEAN1	0	0	0	VEG7	14.3	1.7	0.8
PREC4	0.1	0	0	TMEAN2	0.2	0	0	VEG8	2.6	3.3	1.7
PREC5	0	0	1.1	TMEAN3	0.1	0	0				
PREC6	0.1	0	1.7	TMEAN4	0.1	0	0				
PREC7	0.1	6	1.1	TMEAN5	0	0	0				
PREC8	0.1	19.3	0.2	TMEAN6	0.1	0	0				
PREC9	0.5	19.8	3.5	TMEAN7	0.5	0.1	0.1				
PREC10	5.9	0.2	0	TMEAN8	0.1	0	0.2				

Площадь под кривой ошибок (AUC) по результирующим моделям составила 0.874 для восточной степной гадюки, 0.893 для обыкновенной гадюки и 0.860 для обыкновен-

венного щитомордника. Это позволяет оценивать прогностическую ценность данных моделей как «хорошую» (Araújo et al., 2005).

Таблица 4. Список переменных окружающей среды, использованных при втором расчете, и их процентный вклад (в порядке убывания) в построение модели

<i>Vipera renardi</i>		<i>Vipera berus</i>		<i>Gloydius halys</i>	
Шифр перем.	Вклад, %	Шифр перем.	Вклад, %	Шифр перем.	Вклад, %
BIO14	25.5	SOIL_BULK	31.7	SOIL_CRSE	16.1
VEG7	14.2	PREC8	25.5	BIO17	12.0
TMAX5	8.8	PREC9	21.7	SWI_TC	11.5
BIO4	6.2	VEG6	5.3	BIO3	8.6
BIO15	5.7	BIO4	4.4	BIO2	8.6
PREC10	5.6	SWI_TC	2.1	BIO8	7.4
SOIL_BULK	5.1	SWI_WF	1.8	PREC11	4.6
SWI_TC	4.7	PREC1	1.3	BIO9	4.5
VEG5	4.6	SOIL_CRSE	0.8	PREC9	3.7
VEG4	3.1	BIO15	0.8	BIO7	2.8
SWI_WF	3.0	PREC3	0.7	VEG3	2.6
PREC9	2.3	TMAX2	0.7	VEG5	2.0
SOIL_CRSE	2.1	VEG3	0.7	SWI_WF	2.0
ELEV	1.6	VEG5	0.6	SOIL_BULK	2.0
BIO12	1.5	BIO8	0.4	VEG8	1.9
TMEAN11	1.5	PREC10	0.4	TMAX9	1.7
BIO2	1.2	SOIL_SILT	0.3	TMAX3	1.5
SOIL_SAND	1.1	ELEV	0.3	TMIN6	1.2
SOIL_SILT	0.9	BIO2	0.3	PREC6	1.1
SOIL_CLAY	0.5	TMAX5	0.1	PREC5	1.1
BIO8	0.3	SOIL_CLAY	0.1	TMIN12	0.7
VEG3	0.2	SOIL_SAND	0.1	PREC2	0.4
PREC8	0.2			ELEV	0.4
PREC3	0.1			VEG4	0.4
BIO9	0.1			BIO15	0.4
				SOIL_SILT	0.4
				SOIL_SAND	0.3
				SOIL_CLAY	0.2

В результате обобщения всех собранных литературных, коллекционных и опросных данных реального нахождения каждого из видов, а также собственных материалов и сопоставления их с полученными моделями (см. рис. 1–3) были построены консенсусные ареалы для трех видов змей (рис. 4–6).

Сравнивая полученные результаты с литературными данными, можно отметить, что для степной гадюки в пределах Казахстана ареал значительно уточнился: очертились границы во многих спорных районах по периферии и закрылись «темные пятна» в основной части ареала. Так, по восточному побережью Каспийского моря степная гадюка на юг доходит до 46° с. ш., и примерно по этой широте граница ее распространения идет на восток до северной части Аральского моря. Еще восточнее она смещается к северу до 47–48° с. ш., по которому доходит до северного Прибалхашья, а затем проходит южнее, пересекая Балхаш на уровне дельты Каратау. По югу и юго-востоку Казахстана степная

гадюка распространена от поймы Сырдарьи на западе, по течению которой граница ее распространения достигает примерно уровня северной оконечности гор Каратау, на восток через горы Каратау, предгорья Тянь-Шаня, Чу-Илийские горы, среднее течение р. Или, до восточной границы республики, отсутствуя при этом практически на всей территории пустынь Мойынкум, Бетпак-Далы, Жусандалы, Таукум и песков Сары-Ишык-Отрау. По средним широтам Казахстана севернее 47–48° с. ш. степная гадюка обитает по всей территории республики, за исключением высокогорья Алтая. В Петропавловской и по северу Павлодарской областей проходит северная граница ареала вида. В разных областях равномерность заселения территории степной гадюкой неоднородна, наиболее спорадично она встречается в Акмолинской, Петропавловской и по северу Павлодарской областей, достигая северных пределов своего распространения по поймам рек.

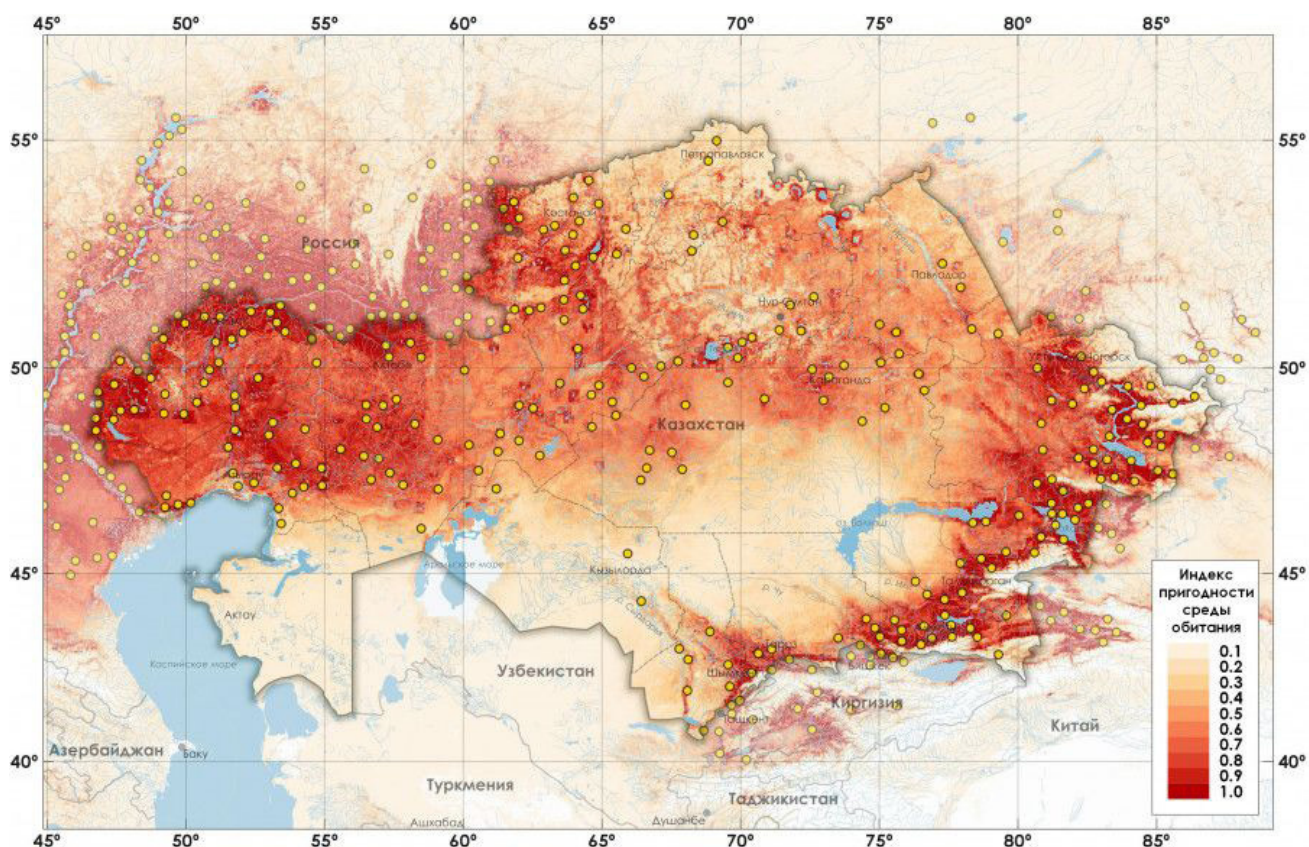


Рис. 1. Модель ареала степной гадюки. Желтыми точками показаны использованные для моделирования пункты находок

Fig. 1. Model of distribution of the steppe viper. The yellow dots show the locations used for modeling

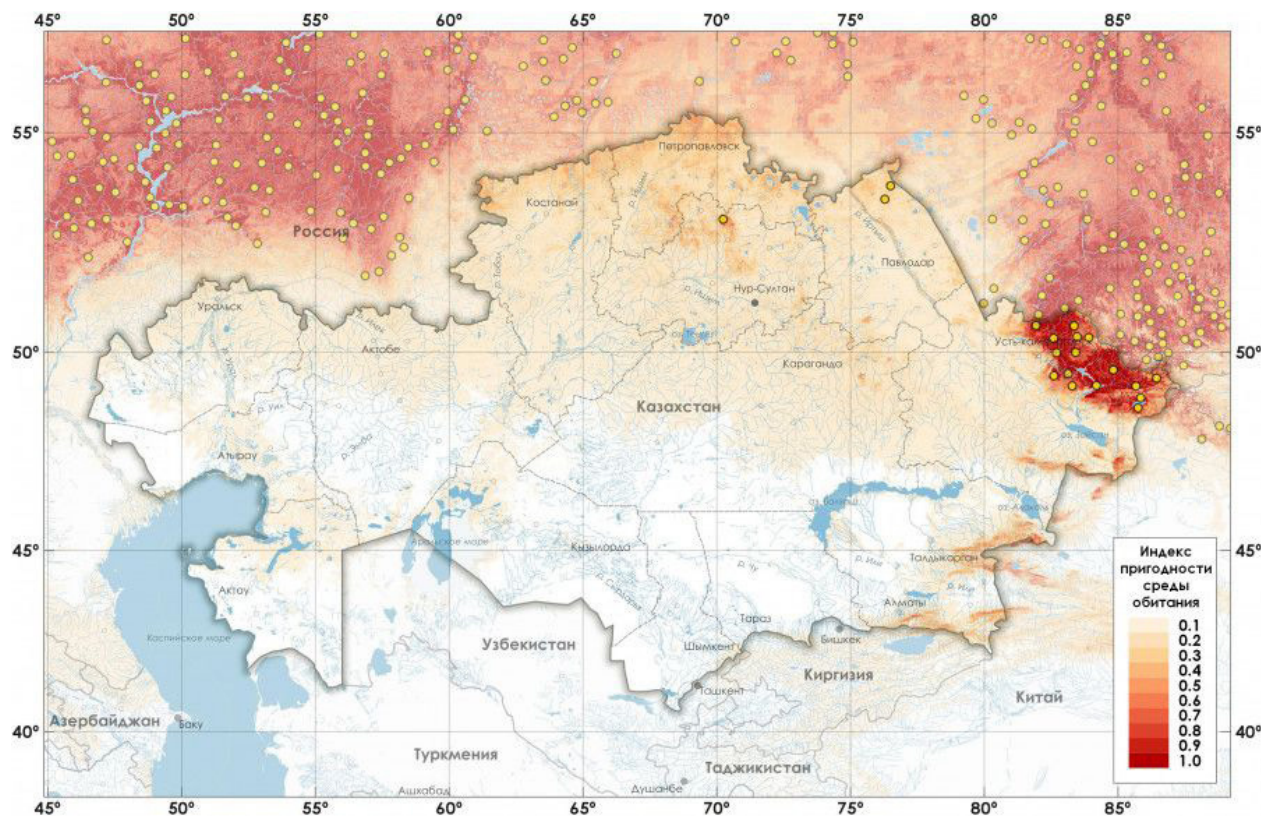


Рис. 2. Модель ареала обыкновенной гадюки. Желтыми точками показаны использованные для моделирования пункты находок

Fig. 2. Model of distribution of the common adder. The yellow dots show the locations used for modeling

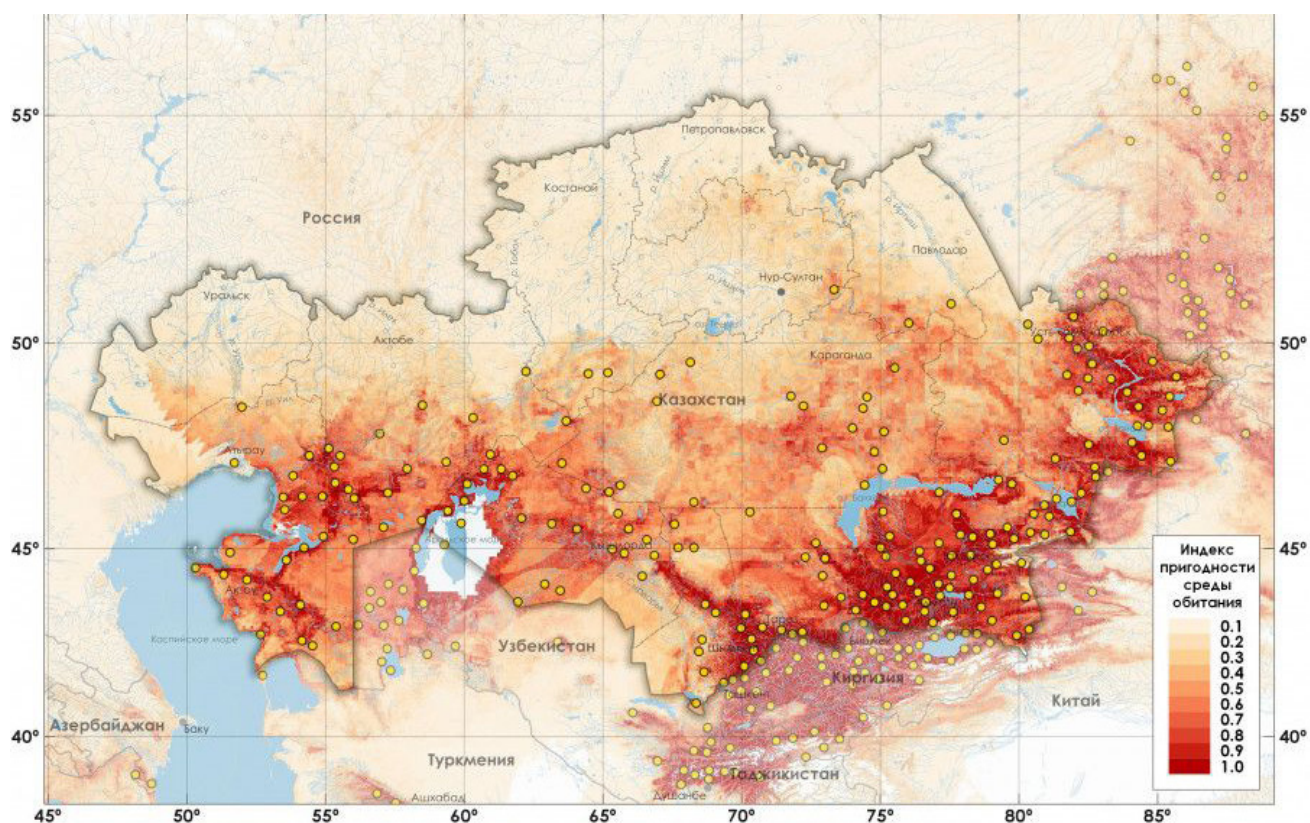


Рис. 3. Модель ареала обыкновенного щитомордника. Желтыми точками показаны использованные для моделирования пункты находок

Fig. 3. Model of distribution of the Halys pit viper. The yellow dots show the locations used for modeling

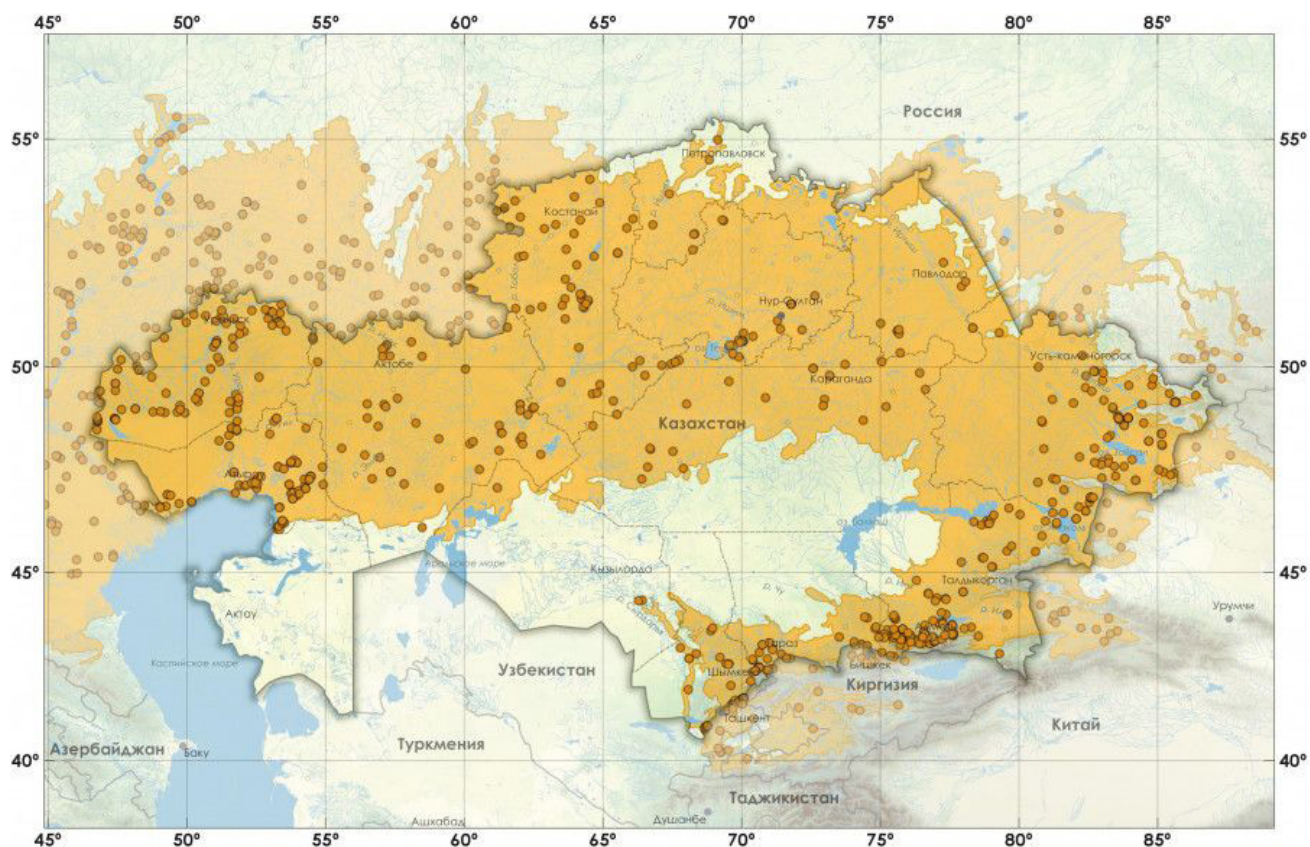


Рис. 4. Ареал степной гадюки в Казахстане с указанием точек ее находок

Fig. 4. The species distribution of the steppe viper in Kazakhstan with the indication of the points of its findings

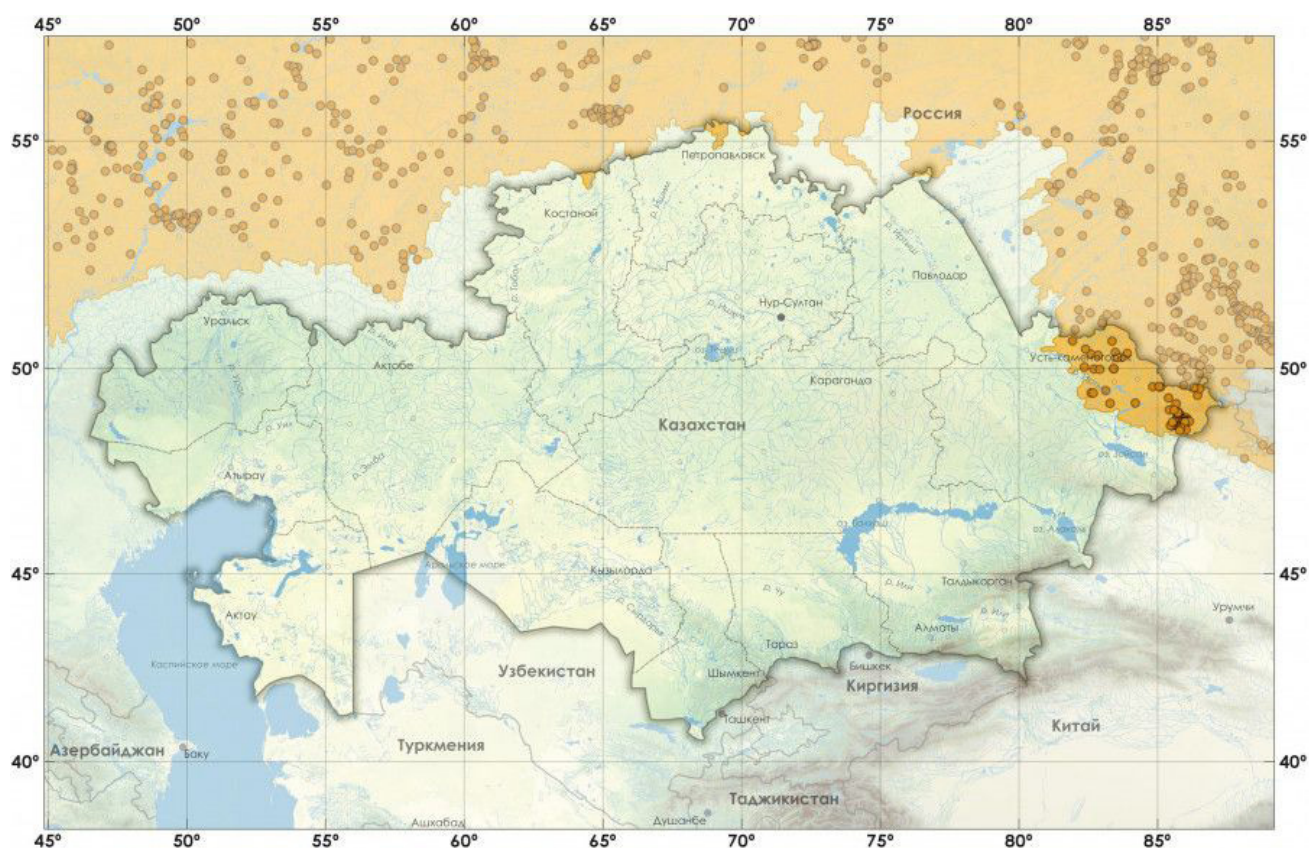


Рис. 5. Ареал обыкновенной гадюки в Казахстане с указанием точек ее находок

Fig. 5. The species distribution of the common adder in Kazakhstan with the indication of the points of its findings

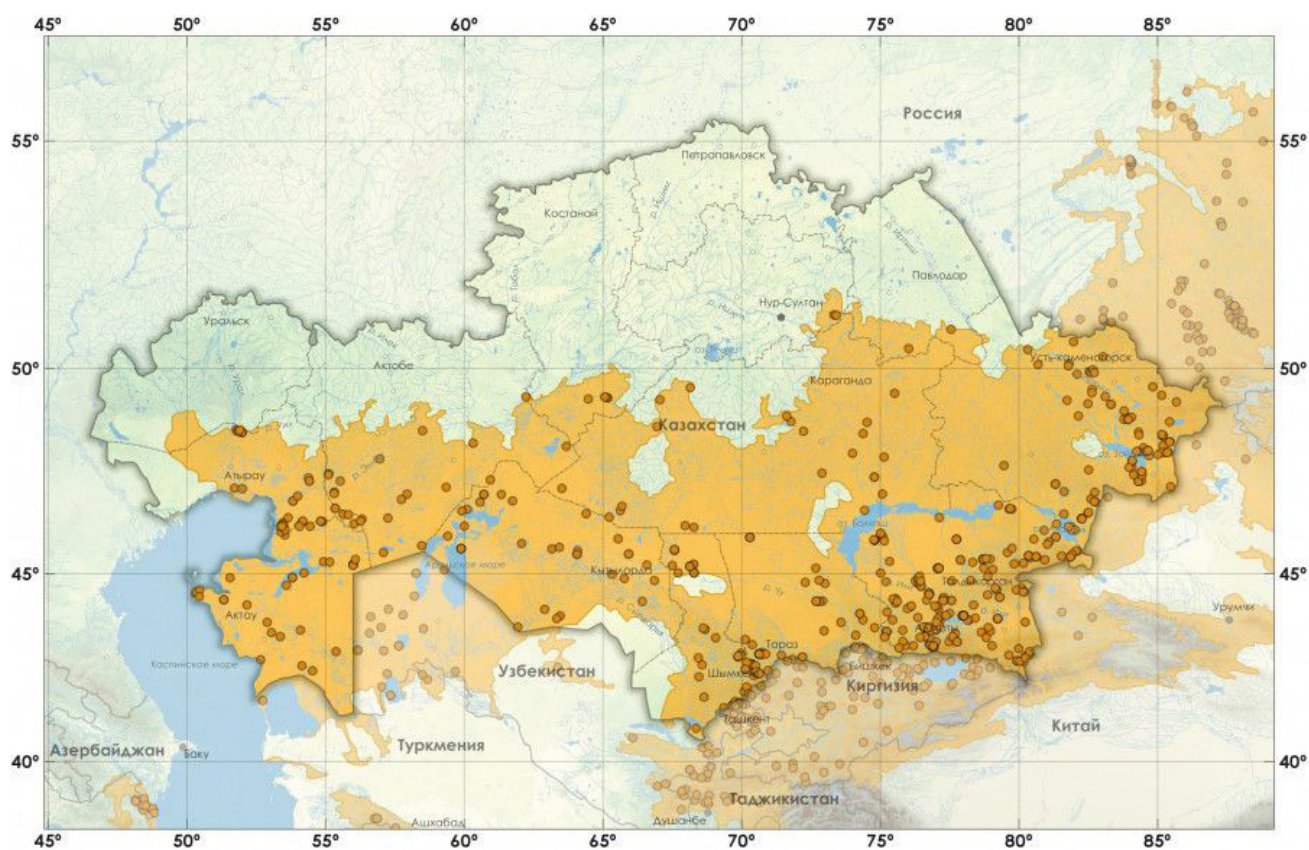


Рис. 6. Ареал обыкновенного щитомордника в Казахстане с указанием точек его находок

Fig. 6. The species distribution of the Halys pit viper in Kazakhstan with the indication of the points of its findings

Для обыкновенной гадюки границы ареала изменились в меньшей степени. Нанесенные на карту точки находок обыкновенной гадюки с сопредельной территории России показали, что граница известного ее распространения проходит на значительном удалении от северной границы Казахстана, соответственно, по северу республики вероятность ее нахождения не высока. Районы, где, судя по результатам моделирования, возможно присутствие обыкновенной гадюки с достаточно большой вероятностью, – это небольшие по площади участки к северу от г. Костанай, г. Петропавловск и у северной границы Павлодарской области. Кроме того, имеются публикации и другие сведения об обитании обыкновенной гадюки во всей северной половине Кустанайской области (Андрющенко, устн. сообщ.; Андрющенко, 2007; Брагина и др., 2011). Однако на данный момент реальных подтверждений этого факта в виде фотографий или добытых экземпляров нет, поэтому правильнее говорить только о потенциальной возможности ее обитания здесь. Достоверно же обыкновенная гадюка в Казахстане найдена только в Восточно-Казахстанской области в горах Западного Алтая.

Для обыкновенного щитомордника собранные точки находок и полученная модель позволили детализировать северную границу вида, которая у разных авторов в значительной мере менялась. По югу республики щитомордник обитает практически на всей территории, за исключением незакрепленных песков Кызылкума и Мойынкума, вглубь которых он не заходит, но может быть встречен на их периферии.

Обсуждение

Неиспользованные данные. При обработке литературы отдельные данные вызвали сомнения. Так в Красных книгах Алтайского края (Россия) (Шутова, 2006; Петров, Крымов, 2016) приводится ряд локаций, в которых по опросам учителей биологии краевых школ встречаются степные гадюки. Подобные сведения из региона, где степная гадюка достаточно редка, но при этом обитает другой сходный вид (обыкновенная гадюка), вызывают определенного рода скепсис. Поэтому при моделировании ареала степной гадюки нами эта информация не использовалась. Тем не менее даже без использования точек из указанных источников модель показала достаточно высокую вероятность присутствия степной гадюки практически

для всей территории Алтайского края.

В определителе А. Г. Банникова с соавторами (Банников и др., 1977), как уже было сказано выше, большинство точек из более ранней литературы не были учтены, но при этом достаточно неоднозначно выглядят и приведенные ими данные. По степной гадюке, если сопоставить карты К. П. Параскива (1956) и А. Г. Банникова с соавторами, последние авторы как будто стараются не повторять предшественника, при этом многие из приведенных ими точек расположены в локациях, откуда даже на сегодняшний день либо совсем нет находок, либо они единичны и сделаны позже (западная часть Восточно-Казахстанской обл., северная часть Павлодарской обл., граница с Китаем по Илийской котловине, среднее течение Сырдарьи). Напротив, из наиболее исследованных и доступных районов, таких, как окрестности г. Алматы и предгорья хр. Заилийский Алатау, где степная гадюка – массовый вид и добывалась в промышленных масштабах (Богданов, 1965), точек на картах А. Г. Банникова с соавторами нет. Сходная картина в этом определителе и по другим видам. Ввиду того что описание встреч для этих точек не приводится и основная часть из них в более поздних публикациях не фигурирует, нами информация из данного источника не использовалась.

В работе А. Б. Бекенова с соавторами (Бекенов и др., 2005) для степной гадюки и обыкновенного щитомордника большая часть работ, ссылки на которые приведены в разделе «распространение», не содержат указанной информации, а зачастую и вовсе не касаются герпетофауны. При этом наиболее известные работы по данным видам (Банникова и др., 1977; Kubykin, Brushko, 1998) авторами не использованы либо указаны в других разделах, но отсутствуют в разделе о распространении. Точки находок, показанные на карте, не соответствуют не только литературным данным, отмеченным в этой же работе, но и локациям, помеченным по тексту как «наши данные». Кроме того, отдельные точки вызывают вопросы сами по себе. Так, по степной гадюке пункты находок щедро «расставлены» по крайнему югу Карагандинской области и на большей части пустыни Бетпак-Дала, откуда на сегодняшний день нет достоверных находок. Для обыкновенного щитомордника несколько точек указаны севернее г. Нур-Султан, вплоть до Северо-Казахстанской области, что существенно севернее границы

его ареала, известной ранее. Ввиду низкого качества данной работы и сомнительной достоверности указанных в ней сведений нами информация из этого источника также не использовалась.

Для обыкновенного щитомордника точка в окрестностях г. Актюбинск от 1929 г., упоминаемая различными авторами (Параскив, 1956; Kubykin, Brushko, 1998; Дебело, Чибилев, 2013; Кропачев, Орлов, 2017), при проверке коллекционного экземпляра (Орлова В., устн. сообщ.), согласно подписи на этикетке, оказалась сделана Г. В. Никольским и Н. Калабуховым в Челкарском районе Актюбинского округа, близ станции Текели. Челкарский район находится значительно южнее г. Актюбинск и входит в известные границы ареала щитомордника. Однако установить точное нахождение «ст. Текели» в этом районе не удалось.

Не использовалась также информация и о двух пунктах находок щитомордника в окрестностях дельты Волги. Это упоминание более чем 200-летней давности о нахождении щитомордника в пустыне Султан-Мурат, приводимое П. С. Палласом (Pallas, 1799), которое не имеет подробного описания и не подтверждено другими находками из этого района в последующем (Чернов, 1954; Conant, 1982; Sindaco et al., 2013), и точка нахождения щитомордника в окрестностях станции Досанг (Россия), приводимая несколькими авторами (Накаренко, 2002; Дебело, Чибилев, 2013) со ссылкой на первоисточник (Бобров, 1985), в котором, однако, конкретных указаний о находке нет.

«Выпавшие» точки. Отдельные точки, взятые из литературы, по результатам моделирования оказались за пределами границ моделей ареалов.

Для степной гадюки точка находки у пещер Арысь-кум севернее г. Кызылорда, которая указана приблизительно (Крень, 1953), но даже с учетом погрешности далеко отстоит от других известных мест находок и от границ модели.

Для территории России за пределами границ модели оказались четыре пункта находок степной гадюки, указанных М. Д. Рузским (1946) для юго-запада Новосибирской области. Других данных для этого района нет, а В. Н. Куранова с соавторами (2010) высказывают предположение о том, что степная гадюка в Новосибирской области к началу XXI в. исчезла.

Среди находок обыкновенной гадюки в Казахстане также есть несколько точек, уда-

ленных от основного ареала. Это место находки более чем вековой давности у оз. Чебачье в Акмолинской области (Никольский, 1916), которая, по-видимому, является ошибочной. Об этом говорит отсутствие других находок из этого района при том, что данная местность является курортной и ежегодно посещается большим количеством туристов. А обыкновенная гадюка не остается незамеченной в местах ее обитания. Нами при обследовании данной территории в 2016, 2017, 2019–2020 гг. обыкновенная гадюка также не обнаружена.

Ранее, на не существующем ныне веб-сайте О. В. Ляхова (www.priirtyshje.kz) были опубликованы три пункта находок обыкновенной гадюки на севере Павлодарской области (пос. Михайловка, пос. Калиновка, пос. Советский Казахстан). По-видимому, именно к этим пунктам относится указание в его с соавтором книге (Базарбеков, Ляхов, 2004) для обыкновенной гадюки: «Достоверно известна лишь из лесостепи крайнего северо-востока области. Черные гадюки – обычная встреча в Ленточных борах». Кроме того, авторы предполагают, что эти черные гадюки «также относятся к *V. berus*», из чего можно сделать вывод, что «достоверно» известные гадюки не были черными. Однако, принимая в расчет сведения о представленных в регионе биотопах и отсутствие фотографий или добытых экземпляров, а также учитывая результаты моделирования, к этим данным, до появления подтвержденных находок, стоит относиться с осторожностью. Черные гадюки могут принадлежать к меланистической форме гадюки степной, которая неоднократно отмечалась в северной половине ареала – в степных биотопах по Кустанайской области в Наурзумском заповеднике (Брагина Т. М., устн. сообщ.; Тимошенко А. Ю., устн. сообщ.) и на юге области у пос. Рахмет (Андрущенко А. В., устн. сообщ.), в Карагандинской области в окрестностях г. Караганда (колл. ЗИН, № 23590, Полежаев Н.), а также в Павлодарской области в Баянаульском ГНПП (Резниченко С. М., устн. сообщ.). Схожая ситуация и с находками обыкновенной гадюки с сопредельной российской территории Угловского района Алтайского края (Котлов, 2008), обстоятельства встреч которых в работе не приводятся и не указывается точный источник данных.

Отдельно стоит отметить, что наличие такого признака, как двойной апикальный щиток, часто используемое как определятельный признак *Vipera berus*, не является

абсолютно надежным, так как, по нашим данным, подобное отмечается у отдельных особей даже в южных популяциях степных гадюк.

Все обсуждаемые точки, несмотря на их спорный характер, были использованы при моделировании потенциального ареала, но, так как результат в этих пунктах показал очень низкую вероятность присутствия вида, на итоговых картах ареалов они не отображены.

Помимо неточностей моделей, связанных с достоверностью отдельных точек, выявлены и дефекты в исходных картах факторов окружающей среды. Так, граница модели обыкновенного щитомордника в западной части ареала к северу от Каспийского моря имеет зубчатый характер, что отмечается и на моделях предварительных просчетов при разных настройках программы Maxent, а это говорит о наличии артефактов в какой-то из исходных карт факторов окружающей среды. Поэтому на итоговой карте граница ареала в данном месте была интерполирована. К неточностям исходных карт относится также и белая область на модели вокруг Аральского моря.

На картах распространения степной гадюки и щитомордника (см. рис. 4, 6) обращает на себя внимание отсутствие находок этих змей на значительной территории западной

половины Восточно-Казахстанской области. Однако при анализе географических карт и спутниковых снимков можно предположить, что связано это не с фактическим отсутствием видов в этом районе, а с малой его привлекательностью для исследователей и отсутствием популярных дорог. Об этом же говорят и результаты моделирования, показавшие высокую вероятность присутствия степной гадюки и щитомордника на данной территории.

Заключение

Обобщение всех доступных авторам данных по находкам восточной степной гадюки, обыкновенной гадюки и обыкновенного щитомордника на территории Казахстана и на сопредельных территориях позволило построить актуальные карты их распространения в пределах республики. Произведенное моделирование потенциальных ареалов рассматриваемых видов дало возможность скорректировать карты распространения в местах недостаточного или полного отсутствия фактической информации, а также критически оценить достоверность отдельных литературных данных. Кроме того, построенные модели потенциального распространения могут быть использованы как указание направления поисков при будущих полевых исследованиях.

Библиография

- Абдураупов Т. В., Пестов М. В., Нуриджанов А. С., Царук О. И., Киршей Т. Предварительный обзор современной герпетофауны Южной части Каракалпакского Устюрта // Биологические и структурно-функциональные основы изучения и сохранения биоразнообразия Узбекистана: Материалы Республиканской научной конференции, посвященной 80-летию профессора А. А. Бутник (Ташкент, 8–9 сентября 2015 г.). Ташкент, 2015. С. 17–22.
- Алекперов А. М. Ядовитые змеи Азербайджана и вопросы их охраны // Ядовитые животные Средней Азии и их яды: Материалы Среднеазиатской конференции (1–3 октября 1968 г.). Ташкент, 1970. С. 14–28.
- Алекперов А. М. Земноводные и пресмыкающиеся Азербайджана. Баку: ЭЛМ, 1978. 264 с.
- Аленицин В. Д. Гады островов и берегов Аральского моря. СПб., 1876. 64 с. (Труды Арало-Каспийской экспедиции. Вып. 3).
- Алиев Т. К изучению некоторых ядовитых змей Азербайджана // Вопросы герпетологии. Л.: Наука, 1973. С. 6–8.
- Ананьева Н. Б., Мунхбаяр Х., Орлов Н. Л., Орлова В. Ф., Семенов Д. В., Тэрбиш Х. Земноводные и пресмыкающиеся Монголии. Пресмыкающиеся. М.: КМК Лтд, 1997. 416 с.
- Ананьева Н. Б., Орлов Н. Л., Халиков Р. Г., Даревский И. С., Рябов С. А., Барабанов А. В. Атлас пресмыкающихся Северной Евразии (таксономическое разнообразие, географическое распространение и природоохранный статус). СПб.: Зоологический институт, 2004. 232 с.
- Андрушко А. М. Пресмыкающиеся Казахского нагорья и их хозяйственное значение // Ученые записки ЛГУ. Сер. биол. 1955. Т. 181, № 38. С. 19–43.
- Андрющенко А. В. К вопросу о видовом составе герпетофауны Костанайской области // Биологическое разнообразие азиатских степей: Материалы междунар. науч. конф. Костанай, 2007. С. 7–9.
- Антипин В. М. Очерк наземных позвоночных Хребта Каратау // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отд. биол. 1955. Т. 60, № 1. С. 33–38.
- Атаев Ч. А. Пресмыкающиеся гор Туркменистана. Ашхабад: Ылым, 1985. 344 с.

- Ахмеденов К. М., Абуова Р. С. Распространение Восточной степной гадюки *Vipera renardi* (Reptilia, Viperidae) в Западно-Казахстанской области // Карантинные и зоонозные инфекции в Казахстане. Алматы, 2018. № 1–2 (36–37). С. 110–117.
- Ахмеденов К. М., Петрищев В. П., Головачев И. В., Бакиев А. Г., Горелов Р. А., Калмыкова О. Г., Майканов Н. С. Индерский солянокупольный ландшафт – заповедная жемчужина Западного Казахстана: Монография. Уральск: Зап.-Казахст. агр.-техн. ун-т им. Жангир хана, 2017. 142 с.
- Ведмедеря В. И., Зиненко А. И., Гончаренко Л. А. Каталог коллекций Музея природы Харьковского национального университета им. В. Н. Каразина. Змеи (Reptilia: Serpentes). Харьков, 2007. 82 с.
- Базарбеков К. У., Ляхов О. В. Животный мир Павлодарского прииртышья (позвоночные животные). Павлодар: Павлодарский гос. ун-т им. С. Торайгырова, 2004. 336 с.
- Бакиев А. Г., Гаранин В. И., Гелашвили Д. Б., Горелов Р. А., Доронин И. В., Зайцева О. В., Зиненко А. И., Клёнина А. А., Макарова Т. Н., Маленёв А. Л., Павлов А. В., Петрова И. В., Ратников В. Ю., Старков В. Г., Ширяева И. В., Юсупов Р. Х., Яковлева Т. И. Гадюки (Reptilia: Serpentes: Viperidae: Vipera) Волжского бассейна. Часть 1. Тольятти: ООО «Кассандра», 2015. 234 с.
- Бакиев А. Г., Гаранин В. И., Литвинов Н. А., Павлов А. В., Ратников В. Ю. Змеи Волжско-Камского края. Самара: Изд-во Самарского научного центра РАН, 2004. 192 с.
- Бакиев А. Г., Маленев А. Л., Зайцева О. В., Шуршина И. В. Змеи Самарской области. Тольятти: ООО «Кассандра», 2009. 170 с.
- Бакиев А. Г., Файзулин А. И. Материалы к кадастру амфибий и рептилий бассейна Средней Волги. Н. Новгород, 2002. 132 с.
- Банников А. Г., Даревский И. С., Ищенко В. Г., Рустамов А. К., Щербак Н. Н. Определитель земноводных и пресмыкающихся фауны СССР. М.: Просвещение, 1977. 416 с.
- Бартенев А. Н. К вопросу зоогеографии севера в Карагандинской области // Ученые записки КазГУ. Т. 1. Биология. Алма-Ата, 1938. С. 67–80.
- Бекенов А. Б., Ержанов Н. Т., Капитонов В. И., Славченко Н. П., Бербер А. П., Исенов Х. А., Абуkenова В. С. Редкие и исчезающие животные Казахского мелкосопочника. Павлодар: Изд-во ПГУ им. С. Торайгырова, 2005. 363 с.
- Бердибаева Ж. Ш. Изменения по сезонам состояния развивающихся яиц у пресмыкающихся Верхнего Прииртышья // Исследования и методические работы по биологическим наукам: Материалы зонального совещания при Усть-Кам. пед. ин-те. Вып. 1. Алма-Ата, 1966. С. 16–19.
- Бердибаева Ж. Ш. К биологии обыкновенной гадюки // Фауна и экология животных Казахстана. Алма-Ата, 1981. С. 31–33.
- Бердибаева Ж. Ш. Материалы по экологии палласова щитомордника // Биологические науки: Сб. статей. Вып. 1. Алма-Ата, 1974. С. 67–69.
- Березовиков Н. Н. О случае гибели связы (*Anas penelope*) от укуса гадюки // Selevinia. 1994. Т. 2, № 4. С. 81.
- Березовиков Н. Н., Хроков В. В., Брушко З. К., Митрофанов И. В., Брагин Б. И., Нилов В. И., Корнелюк А. И., Шаймарданов Р. Т., Мурзов В. Н. Влияние разработки Карачаганакского нефтегазоконденсатного месторождения на животный мир Западного Казахстана // Selevinia. 2003. Т. 1, № 4. С. 123–137.
- Бобров В. В. Материалы по фауне и населению пресмыкающихся Северо-Западного Прикаспия // Вопросы герпетологии. Л.: Наука, 1985. С. 29–30.
- Богданов О. П. Фауна Узбекской ССР. Т. 1. Земноводные и пресмыкающиеся. Ташкент: Изд-во АН УзССР, 1960. 260 с.
- Богданов О. П. Животные Узбекистана (позвоночные). Ташкент, 1961. 316 с.
- Богданов О. П. Экология пресмыкающихся Средней Азии. Ташкент: ФАН, 1965. 260 с.
- Богданов О. П. Питание обыкновенного щитомордника (*Ancistrodon halys*) в Средней Азии // Зоологический журнал. 1970. Т. 49, № 12. С. 1851–1856.
- Бондаренко Д. А., Перегонцев Е. А. Сообщества пресмыкающихся Каракалпакского Устюрта (Узбекистан) // Современная герпетология. 2018. Т. 18, № 1/2. С. 13–26.
- Боркин Л. Я., Ганнибал Б. К., Голубев А. В. Дорогами Петра Симона Палласа (по западу Казахстана). СПб.; Уральск: Евразийский союз ученых, 2014. 312 с.
- Боркин Л. Я., Ильяшенко В. Ю. Герпетофауна Зейского заповедника и окрестностей города Зeya (Амурская область) // Вопросы герпетологии. Л.: Наука, 1981. С. 21–22.
- Боркин Л. Я., Литвинчук С. Н. Герпетологические исследования на западе Казахстана: П. С. Паллас и современность // Природа западного Казахстана и Петр Симон Паллас (полевые исследования 2012 года). СПб.: Европейский Дом, 2015. С. 53–79.
- Брагина Т. М., Брагин Е. А. Важнейшие водно-болотные угодья Северного Казахстана (в пределах Костанайской и западной части Северо-Казахстанской областей). М.: Русский университет, 2002. 156 с.
- Брагина Т. М., Брагин Е. А. Природные условия и животный мир государственного природного ре-

- зервата Алтын Дала . Костанай: ТОО «Костанайполиграфия», 2017. 236 с.
- Брагина Т. М., Валяева Е. А., Соловьев А. И. Видовой состав, особенности распределения и морфометрические показатели некоторых представителей батрахофауны и герпетофауны Костанайской области // Научно-методический журнал. 2011. № 2. Вып. 22. С. 57–59.
- Брем А. Жизнь животных. Рептилии . М.: ООО «Фирма «Издательство АСТ», 2000. 664 с.
- Брушко З. К. Новые данные по распространению пресмыкающихся в Казахстане // Известия АН КазССР. Сер. биол. 1983. № 2. С. 35–38.
- Буланов П. А. Ядовитые змеи Казахстана, свойства их яда и противоядные сыворотки и вакцины // Труды Алма-Атинского ветзооинститута. 1948. Т. 4. С. 158–170.
- Ваккер В. Г. Паразитофауна рептилий юга Казахстана и их роль в циркуляции некоторых гельминтов человека и животных : Дис. ... канд. биол. наук. Алма-Ата: Институт зоологии АН КазССР, 1971. 365 с.
- Вашетко Э. В., Чикин Ю. А., Ходжаев А. Ф., Нуриджанов А. С. Герпетофауна Западного Тянь-Шаня // Современная герпетология. 2003. Т. 2. С. 24–38.
- Великанов В. П. О герпетофауне Сарыкамышской котловины // Вопросы герпетологии. Л.: Наука, 1977. С. 56–57.
- Вершинин В. Л. Амфибии и рептилии Урала . Екатеринбург: УрО РАН, 2007. 227 с.
- Вознийчук О. П., Куранова В. Н. Земноводные и пресмыкающиеся Катунского заповедника и сопредельной территории (Центральный Алтай) // Современная герпетология. 2008. Т. 8, № 2. С. 101–117.
- Гагина Т. Н., Скалон В. Н. Пресмыкающиеся Восточной Сибири // Герпетология. Ташкент: Наука, 1965. С. 17–23.
- Гаранин В. И. Земноводные и пресмыкающиеся Волжско-Камского края . М.: Наука, 1983. 176 с.
- Гаранин В. И., Павлов А. В., Бакиев А. Г. Степная гадюка, или гадюка Ренарда *Vipera renardi* (Christoph, 1861) // Змеи Волжско-Камского края. Самара: Изд-во Самарского научного центра РАН, 2004. С. 61–90.
- Головцов Д. Е. Позвоночные животные Чаткальского заповедника // Труды Чаткальского государственного биосферного заповедника. 2007. № 6. С. 178–220.
- Голубев М. Л. Новые находки амфибий и рептилий на территории Казахстана // Вестник зоологии. 1990. № 5. С. 76–78.
- Голубев М. Л. *Phrynocephalus guttatus* (Gmel.) или *Ph. versicolor* Str. (Reptilia, Agamidae): какой вид круглоголовки обитает в Казахстане? // Вестник зоологии. 1989. № 5. С. 38–46.
- Гражданкин А. В. Реакции рептилий аридных территорий на высокие температуры и инсоляцию // Зоологический журнал. 1973. Т. 52, № 4. С. 552–560.
- Давлетбаков А. Т., Кустарева Л. А., Милько Д. А., Осташенко А. Н., Сагымбаев С. С., Торопов С. А., Тротченко Н. В. Кадастр генетического фонда Кыргызстана: Т. 4: Тип Chordata – Хордовые . Бишкек, 2015. 128 с.
- Дебело П. В., Чибилев А. А. Амфибии и рептилии Урало-Каспийского региона. Серия: Природное разнообразие Урало-Каспийского региона. Т. 3 . Екатеринбург: РИО УрО РАН, 2013. 400 с.
- Динесман Л. Т. Амфибии и рептилии юго-востока Тургайской столовой страны и Северного Приаралья // Труды Института географии АН СССР. 1953. № 54. С. 383–422.
- Динесман Л. Т., Калецкая М. Л. Методы количественного учета амфибий и рептилий // Методы учета численности и географического распределения наземных позвоночных. М.: Изд-во АН СССР, 1952. С. 329–341.
- Доценко И. Б. Каталог коллекций Зоологического музея ННПМ НАН Украины. Змеи . Киев: Зоомузей ННПМ НАН Украины, 2003. 86 с.
- Дуйсебаева Т. Н. Земноводные и пресмыкающиеся Маркакольской котловины // Selevinia. 2002. № 1-4. С. 73–86.
- Дуйсебаева Т. Н. Новые находки амфибий и рептилий в Приаралье и сопредельных районах Казахстана. Ч. 2. Змеи (Reptilia: Squamata: Serpentes) // Selevinia. 2005. С. 49–56.
- Дуйсебаева Т. Н. Краткий обзор последних изменений в систематическом списке амфибий и рептилий Казахстана // Герпетологические исследования в Казахстане и сопредельных странах. Алматы, 2010. С. 37–52.
- Дуйсебаева Т. Н., Чирикова М. А., Зима Ю. А., Белялов О. В., Коваленко А. В. Новые данные о распространении амфибий и рептилий в Казахстане: обзор по первому десятилетию XXI века // Герпетологические исследования в Казахстане и сопредельных странах. Алматы, 2010. С. 84–99.
- Елпатьевский В. С. Пресмыкающиеся и земноводные, собранные балхашской экспедицией в 1903 г. на берегах Балхаша и р. Или // Известия Туркестанского отделения ИРГО. Т. 4. Научные результаты Аральской экспедиции. № 7. Ташкент, 1907. С. 49–59.
- Еремченко В. К., Панфилов А. М., Цариненко Е. И. Новые данные по распространению пресмыкающихся Тянь-Шаня и Северо-Восточного Гиссаро-Алая // Вестник Кыргызского государственного национального университета. Биология. 2000. Сер. 3, № 2. С. 25–28.

- Ждокова М. К. Распространение и некоторые аспекты морфологии степной гадюки *Vipera ursinii* в Калмыкии // Современная герпетология. 2003а. Т. 2. С. 143–147.
- Ждокова М. К. Эколого-морфологический анализ фауны амфибий и рептилий Калмыкии : Дис. ... канд. биол. наук. Саратов, 2003б. 262 с.
- Завьялов Е. В., Табачишин В. Г., Шляхтин Г. В., Кайбелева Э. И., Мосолова Е. Ю., Табачишина И. Е., Якушев Н. Н. Каталогизация зоологических коллекций. Вып. 2. Фондовые коллекции в системе мониторинга герпетофауны. Саратов: Изд-во Сарат. ун-та, 2006. 96 с.
- Зима Ю. А. Современное состояние популяции степной гадюки *Vipera renardi* (Christoph, 1861) в предгорьях Заилийского Алатау (Алматинская область) // Зоологические исследования за 20 лет независимости Республики Казахстан: Материалы Междунар. науч. конф. Алматы, 2011. С. 241–242.
- Зинченко В. К., Зинченко Ю. К. Распространение и экология амфибий и рептилий Маркакольского государственного заповедника // Охрана окружающей среды и природопользование Прииртышья. Ч. 2. Усть-Каменогорск, 1990. С. 141–143.
- Ишунин Г. И. Ядовитые змеи Узбекистана. Ташкент: Изд-во АН УзССР, 1950. 31 с.
- Карпенко В. П. Распространение и экология щитомордника *Ancistrodon halys* (Pallas, 1779): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ташкент: Изд-во АН УзССР, 1958. 19 с.
- Карпенко В. П. К экологии степной гадюки *Vipera ursini renardi* (Christoph) в весенне-летний сезон // Ядовитые животные Средней Азии и их яды: Материалы Среднеазиатской конф., 1–3 октября 1968 г. Ташкент, 1970. С. 77–87.
- Кассал Б. Ю. Гадюка обыкновенная *Vipera berus* (Linnaeus, 1758) // Красная книга Омской области. Омск: Изд-во ОмГПУ, 2006. С. 71–72.
- Кашкаров Д. Н. Экологический очерк района озер: Бийли-куль, Ак-куль и Ащи-куль Аулиезатинского уезда. Ташкент: Изд-во Средн.-Азиат. гос. ун-та, 1928. 55 с. (Труды Средне-Азиатского государственного университета. Серия 8-а. Зоология. № 2).
- Кашкаров Д. Н. Зооэкологический очерк восточной части пустыни Бетпак-Дала. Ташкент: Изд-во Среднеазиатского гос. ун-та, 1935. 30 с.
- Кащенко Н. О. Гады, собранные среднеазиатскими экспедициями проф. В. В. Сапожникова в 1902–1906 и 1908 гг. // Ежегодник Зоологического музея Императорской Академии наук. СПб., 1909. С. 119–130.
- Кащенко Н. Ф. Результаты Алтайской зоологической экспедиции 1898 года: Позвоночные. С таблицами 1–4. Томск: Типо-литография М. Н. Кононова и И. Ф. Скулимовского, 1899. 158 с.
- Киреев В. А. Земноводные и пресмыкающиеся хребта Жельтау // Вопросы герпетологии. Л.: Наука, 1981. С. 64–65.
- Коваленко В. Г. Степная гадюка : Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Алма-Ата, 1952. 12 с.
- Колбинцев В. Г. Фауна и распространение амфибий и рептилий Малого Каратау и сопредельных территорий // Герпетологические исследования в Казахстане и сопредельных странах. Алматы, 2010. С. 100–117.
- Колобаев Н. Н. О влиянии микроклимата на морфологические признаки обыкновенного щитомордника // Влияние изменения климата на экосистемы бассейна реки Амур. М.: WWF России, 2006. С. 120–128.
- Костин В. П. Заметки по распространению и экологии земноводных и пресмыкающихся древней дельты Аму-Дарьи и Кара-Калпакского Устюрта // Труды Института зоологии и паразитологии АН Узб ССР. Т. 5. Зоологический сборник. Ташкент, 1956. С. 47–66.
- Котлов А. А. Видовой состав и распространение земноводных и рептилий юго-западной Кулунды // Алтайский зоологический журнал. 2008. № 2. С. 131–134.
- Крень А. К. Материалы по фауне рептилий и млекопитающих пустыни Арыс-Кумы // Ученые записки Алма-Атинского государственного педагогического и учительского институтов. 1953. Т. 3, № 2. С. 134–150.
- Кропачев И. И. Анализ географического распространения и ландшафтного распределения амфибий и рептилий в Республике Тува // Труды Зоологического института РАН. 2014. Т. 318, № 4. С. 486–562.
- Кропачев И. И., Орлов Н. Л. Новый подвид обыкновенного щитомордника *Gloydius halys* (Pallas, 1776) (Viperidae, Crotalinae) из Тувы и западной Монголии // Труды Зоологического института РАН. 2017. Т. 321, № 2. С. 129–179.
- Кубыкин Р. А. Эколого-фаунистический обзор рептилий островов оз. Алаколь // Известия АН КазССР. 1975. № 3. С. 10–16.
- Кубыкин Р. А. (сост.). Удивительный мир пресмыкающихся. М.: Научный мир, 2003. 264 с.
- Куранова В. Н., Зинченко В. К. Популяционные отличия показателей биопродуктивности обыкновенной гадюки юго-востока Западной Сибири // Вопросы герпетологии. Л.: Наука, 1985. С. 118–119.
- Куранова В. Н., Колбинцев В. Г. Биология обыкновенной гадюки (*Vipera berus*) в Томской области //

- Вопросы герпетологии. Л.: Наука, 1981. С. 80–81.
- Куранова В. Н., Симонов Е. П., Ярцев В. В., Шамгунова Р. Р., Стариков В. П. Разнообразие, распространение и природоохранный статус пресмыкающихся Западной Сибири // Герпетологические исследования в Казахстане и сопредельных странах. Алматы, 2010. 149 с.
- Лада Г. А. Линька и сезонная активность питания обыкновенной гадюки в Тамбовской области // Вопросы герпетологии. Л.: Наука, 1981. С. 82.
- Лесняк А. П. Приуроченность к убежищам и суточная активность западного щитомордника в Южном Казахстане // Позвоночные животные Средней Азии. Ташкент: Фан, 1966. С. 187–193.
- Лисовский А. А., Оболенская Е. В. Исследование ареалов мелких млекопитающих юго-восточного Забайкалья методом моделирования экологической ниши // Журнал общей биологии. 2014. Т. 75, № 5. С. 353–371.
- Макарова Т. Н., Маленёв А. Л. Морфологическая характеристика новорожденных гадюк Ренара *Vipera renardi* из Нижнего Поволжья // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. 2013. Т. 22, № 4. С. 36–39.
- Малманов Б. Д. Отчет о выполнении научных исследований за 1987 год по теме: Герпетофауна Западного чинка Устюрта и Карынжарыкской впадины и прилежащих районов. Новый-Узень, 1987. 10 с.
- Марков Г. С., Богданов О. П., Фомина М. И., Чернобай В. Ф. Паразитофауна степной гадюки – *Vipera ursini* (Bonaparte) в Казахстане // Вопросы герпетологии и токсикологии змеиных ядов. Ташкент: Наука, 1966. С. 22–26.
- Милько Д. А., Панфилов А. М. Амфибии и рептилии // Красная книга Кыргызской Республики. 2-е изд. Бишкек: ГАООСИЛХ, БПИ НАН КР, ЭДК «Алейне», 2007. С. 315–345.
- Накаренко Е. Г. Экологические аспекты формирования герпетофауны северного прикаспия и тенденции ее современного развития: Дис. ... канд. биол. наук. Н. Новгород, 2002. 206 с.
- Некрасова О. Д., Титар В. М. Моделирование и биоклиматический анализ изменений ареала ужа водяного *Natrix tessellata* (Reptilia, Colubridae) в Украине // Праці українського герпетологічного товариства. 2014. № 5. С. 80–83.
- Никольский А. М. О фауне позвоночных животных дна Балхашской котловины. СПб., 1887. 130 с.
- Никольский А. М. Пресмыкающиеся и амфибии, собранные П. П. Сушкиным в Тургайской области // Bull. Natur. de Moscou. 1899. № 4. Р. 366–368.
- Никольский А. М. Фауна России и сопредельных стран. Пресмыкающиеся (Reptilia). Т. 2. Ophidia. Пг.: Императорская академия наук, 1916. 350 с.
- Нуриджанов Д. А. Современное состояние численности и распространения рептилий на плато Устюрт (Узбекистан) // Наземные позвоночные животные аридных экосистем: Материалы Междунар. конф., посвящ. памяти Н. А. Зарудного (Ташкент, 24–27 октября 2012 г.). Ташкент, 2012. С. 248–252.
- Нуриджанов Д. А., Абдурауфов Т. В., Грицына М. А. Результаты герпетологического обследования Южной и Центральной частей плато Устюрт и Сарыкамышской котловины (Республика Узбекистан) // Вестник Тюменского государственного университета. Экология и природопользование. 2019. Т. 5, № 1. С. 74–99.
- Огурцов С. С. Моделирование пригодности местообитаний и распределения бурого медведя (*Ursus arctos*) в подзоне южной тайги с помощью метода максимальной энтропии // Nature Conservation Research. Заповедная наука. 2019. Vol. 4, Issue 4. Р. 34–64.
- Окулова Н. М. К биологии степной гадюки (*Vipera ursini*) в Западном Казахстане // Герпетологические исследования в Монгольской Народной Республике: Сборник научных трудов. М., 1986. С. 95–110.
- Павлов А. В., Зиненко А. И., Йогер У., Штумпель Н., Петрова И. В., Маленев А. Л., Зайцева О. В., Шуршина И. В., Бакиев А. Г. Естественная гибридизация гадюк восточной степной *Vipera renardi* и обыкновенной *V. berus* // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2011. Т. 13, № 5. С. 172–178.
- Павлов А. В., Петрова И. В., Кармазина И. О. Прямокрылые (Orthoptera) в питании восточной степной гадюки (*Vipera renardi*) на северном пределе ареала // Вопросы герпетологии. СПб., 2011. С. 208–212.
- Паллас П. С. Путешествие по разным провинциям Российской Империи. Ч. 1. СПб., 1773. 658 с.
- Папоротный Д. И. К биологии щитомордника в условиях острова Барса-Кельмес // Труды государственного заповедника Барса-Кельмес. Вып. 1. Алма-Ата, 1950. С. 136–146.
- Параскив К. П. Пресмыкающиеся Казахстана. Алма-Ата: Изд-во АН КазССР, 1956. 228 с.
- Параскив К. П., Бутовский П. М. О фауне земноводных и пресмыкающихся Западного Казахстана // Труды Института зоологии АН Каз. ССР. 1960. Т. 13. С. 148–159.
- Пестинский Б. В. Материалы по биологии ядовитых змей Средней Азии, их ловля и содержание в неволе // Труды Узбекстанского Зоологического сада. Т. 1. Ташкент: Гостехиздат УзССР, 1939. С. 38–53.

- Пестов М. В. Обыкновенный щитомордник – новый вид фауны Новосибирской области // Земноводные и пресмыкающиеся Новосибирской и Томской областей: Информ. материалы к герпетофауне Сибири. Новосибирск: Изд-во Новосиб. гос. пед. ун-та, 2003. С. 35–38.
- Пестов М. В., Сараев Ф. А. Находки гнезд некоторых пернатых хищников на меловом плато Аккергешин, Атырауская область, Казахстан // Пернатые хищники и их охрана. 2009. № 15. С. 132–133.
- Пестов М. В., Сараев Ф. А., Агеев В. С. Новые находки рептилий в Северном Прикаспии (Республика Казахстан) // Современная герпетология. 2011. Т. 11, № 3/4. С. 192–195.
- Петров В. Ю., Крымов Н. Г. Степная гадюка – *Vipera ursini* (Bonaparte, 1835) // Красная книга Алтайского края. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных. Т. 2. Барнаул: Изд-во Алтайского ун-та, 2016. С. 108–110.
- Петрова И. В., Павлов А. В., Чижикина Н. А., Наумкина Н. А. Состояние популяций обыкновенной гадюки (*Vipera berus* L.) на ООПТ в зависимости от показателей антропогенной нагрузки // Принципы и способы сохранения биоразнообразия: Материалы III Всерос. науч. конф. Йошкар-Ола; Пушкино: Мар. гос. ун-т, 2008. С. 570–573.
- Помазенко О. А., Табачишин В. Г. Морфогенетическая характеристика популяций восточной степной гадюки *Vipera renardi* Нижнего Поволжья и сопредельных территорий // Известия Саратовского университета. Нов. сер. Сер. Химия. Биология. Экология. 2017. Т. 14, № 4. С. 104–109.
- Попов В. А., Лукин А. В. Животный мир Татарии. (Позвоночные). Казань: Татгосиздат, 1949. 218 с.
- Попудина А. Д. Особенности образа жизни гадюки обыкновенной на юге лесной зоны Приобья // Фауна и экология животных Приобья. Вып. 133. Новосибирск, 1976. С. 51–54.
- Прокопов К. П. Герпетофауна Катон-Карагайского государственного национального природного парка // Труды Катон-Карагайского государственного национального природного парка. Т. 1. Усть-Каменогорск: Профит, 2006. С. 131–147.
- Раджабов Б., Ядгаров Т., Давлятов Я. Д. Некоторые редкие и исчезающие виды змей Узбекистана // Охрана животного мира и растений Узбекистана: Тез. докл. конф. Ташкент: Фан, 1978. С. 32–33.
- Рузский М. Д. Зоодинамика Барабинской степи // Труды Томского университета. 1946. № 97. С. 17–68.
- Саид-Алиев С. А. Земноводные и пресмыкающиеся Таджикистана. Душанбе: Дониш, 1979. 147 с.
- Сараев Ф. А., Пестов М. В. К кадастру рептилий Северного и Северо-Восточного Прикаспия // Герпетологические исследования в Казахстане и сопредельных странах. Алматы, 2010. С. 172–191.
- Селевин В. А. Фаунистические материалы // Труды Среднеазиатского государственного университета. Серия 8-а. Зоология. 1935. № 21. С. 20–22.
- Семенов Д. В., Шенброт Г. И. Материалы по герпетофауне Юго-Восточной Монголии // Герпетологические исследования в Монгольской Народной Республике: Сб. науч. тр. М., 1986. С. 110–119.
- Сидоров С. А. Амфибии и рептилии Арала // Бюллетень МОИП. Отд. биол. 1925. Т. 33, № 1-2. С. 188–200.
- Симонов Е. П. Уточнение северной границы ареала щитомордника обыкновенного (*Gloydius (Agkistrodon) halys*) и его биотопическая приуроченность на территории Западной Сибири // Зоология. Сер. биол. 2008. С. 65–70.
- Смирин В. М. О гнездовании змея в Приаралье // Зоологический журнал. 1959. Т. 38, № 11. С. 1756–1757.
- Смирновский Б. Н. Ядовитые змеи Казахстана и значение их как вредителей в животноводстве: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Алма-Ата, 1961. 15 с.
- Смирновский Б. Н. Ядовитые змеи Казахстана. Алма-Ата: Казсельхозгиз, 1963. 64 с.
- Соколов А. С. Об изменчивости пилеуса обыкновенной гадюки (*Vipera berus*) Окско-Донской равнины // Вопросы герпетологии. Пушкино; М., 2001. С. 270–272.
- Табачишина И. Е., Табачишин В. Г., Завьялов Е. В. Морфоэкологическая характеристика нижневолжских популяций степной гадюки (*Vipera ursini*) // Поволжский экологический журнал. 2002. № 1. С. 76–81.
- Табачишина И. Е., Табачишин В. Г., Шляхтин Г. В. К уточнению северной границы распространения восточной степной гадюки (*Vipera renardi*) в Поволжье // Поволжский экологический журнал. 2007. № 3. С. 271–277.
- Терентьев П. В., Чернов С. А. Определитель пресмыкающихся и земноводных. М.: Сов. наука, 1949. 340 с.
- Ткаченко С. В., Вержущий Д. Б., Холин А. В. Обнаружение обыкновенного щитомордника (*Agkistrodon halys* Pall., 1775) в Юго-Западной Туве // Байкальский зоологический журнал. 2010. Т. 2, № 5. С. 34–35.
- Топоркова Л. Я. Амфибии и рептилии Урала // Фауна европейского Севера, Урала и Западной Сибири. Свердловск: Уральский рабочий, 1973. С. 84–117.

- Тупиков А. И., Украинский П. А. Сравнительный анализ различных подходов к моделированию видового ареала в программе Maxent (на примере узорчатого полоза и степной гадюки) // Научные ведомости Белгородского госуниверситета. Серия Естественные науки. 2016. Т. 4 (225), № 34. С. 71–84.
- Тупикова Н. В., Комарова Л. В. Принципы и методы зоологического картографирования. М.: Изд-во МГУ, 1979. 192 с.
- Фомина М. И. Экология степной гадюки в Чу-Илийском междуречье и змеепитомнике: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ташкент, 1966. 21 с.
- Фролова Е. Н., Гапонов С. П. Восточная степная гадюка *Vipera renardi* (Christoph, 1861) в музее-заповеднике «Дивногорье» // Труды Карельского научного центра РАН. 2017. № 7. С. 93–99.
- Хамитов А. Ж. Видовое разнообразие, распространение, распределение змей лесостепной и степной зон Казахстана // Принципы экологии. 2016. Т. 5, № 3. С. 154–155.
- Царук О. И. Новые данные по распространению некоторых видов амфибий и рептилий Юго-Восточного Казахстана // Вопросы герпетологии. Л.: Наука, 1981. С. 143–144.
- Чельцов-Бebutov А. М. Наблюдения над пресмыкающимися Центрального Казахстана на маршруте пос. Джулек – г. Атбасар // Труды института географии АН СССР. 1953. № 54. С. 423–434.
- Чернов С. А. Материалы к герпетофауне Казахского нагорья, северного побережья Балхаша и гор Кан-Тау // Известия Академии наук Казахской ССР. Сер. зоол. 1947. № 6. С. 120–126.
- Чернов С. А. Эколого-фаунистический обзор пресмыкающихся юга междуречья Волга-Урал // Труды Зоологического института АН СССР. 1954. Т. 16. С. 137–159.
- Чернов С. А. Фауна Таджикской ССР. Пресмыкающиеся. Т. 18. Душанбе, 1959. 204 с.
- Чибилёв А. А. Земноводные и пресмыкающиеся Оренбургской области и их охрана. Материалы для Красной книги Оренбургской области. Екатеринбург: УрО РАН, 1995. 45 с.
- Шаммаков С. Пресмыкающиеся равнинного Туркменистана / АН Туркменской ССР. Институт зоологии. Ашхабад: Ылым, 1981. 311 с.
- Шебзухова Э. А. Рептилии степной зоны Адыгейской автономной области // Вопросы герпетологии. Л.: Наука, 1981. С. 155–156.
- Шилов М. Н. Материалы по наземным позвоночным Казахстана // Труды Института зоологии АН КазССР. 1961. Т. 15. С. 170–176.
- Шилов М. Н. Заметки о некоторых рептилиях Северного Приаралья // Труды Института зоологии АН КазССР. 1961. Т. 15. С. 170–177.
- Шилов М. Н. Случай поедания падали щитомордником // Бюллетень МОИП. Отд. биол. 1956. Т. 61, № 4. Июль-Август. С. 86.
- Шилова Е. С. О зимовке щитомордника // Бюллетень МОИП. Отд. биол. 1956. Т. 61. № 4. Июль-Август. С. 86–87.
- Шнитников В. И. Пресмыкающиеся Семиречья // Труды общества изучения Казахстана. Т. 8, № 3. Кызыл-Орда: Издание общества изучения Казахстана, 1928. 85 с.
- Шульпин Л. М. Материалы по млекопитающим и гадам Таласского Алатау // Известия АН КазССР. Сер. биол. 1948. Т. 51, № 7. С. 65–83.
- Шутова Ю. В. Класс Пресмыкающиеся Reptilia // Красная книга Алтайского края. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных. Т. 2. Барнаул: ОАО «ИПП «Алтай», 2006. С. 43–46.
- Яковлев В. А. К вопросу о восточной границе ареала степной гадюки // Биологические ресурсы Алтайского края и перспективы их использования: Тез. докл. к конф. Барнаул, 1984. С. 41.
- Яковлев В. А. Кадастр земноводных и пресмыкающихся Республики Алтай // Животный мир Алтае-Саянской горной страны: Сб. науч. тр. Горно-Алтайск: РИО «Универ-Принт» ГАГУ, 1999. С. 175–214.
- Яковлев В. А. Степная гадюка – *Vipera ursini* (Bonaparte, 1835) // Красная книга Республики Алтай (животные, 3-е изд.). Горно-Алтайск, 2017. С. 117–118.
- Яковлева И. Д. Пресмыкающиеся Киргизии. Фрунзе: Изд-во АН Кирг. ССР, 1964. 273 с.
- Araujo M. B., Pearson R. G., Thuiller W., Erhard M. Validation of species–climate impact models under climate change // Global Change Biology. 2005. № 11. P. 1504–1513.
- Asadi A., Montgelard C., Nazarizadeh M., Moghaddasi A., Fatemizadeh F., Simonov E., Kami H. G., Kaboli M. Evolutionary history and postglacial colonization of an Asian pit viper (*Gloydius halys caucasicus*) into Transcaucasia revealed by phylogenetic and phylogeographic analyses // Scientific Reports. 2019. Vol. 9, № 1224. P. 1–16.
- Conant R. *Agkistrodon* in Europe (Reptilia: Serpentes: Viperidae) // Salamandra. 1982. Vol. 18, № 3/4. P. 191–195.
- David P., Vogel G. Terralog: Venomous Snakes of Europe, Northern, Central and Western Asia, vol. 16. Frankfurt am Main: Edition Chimaira, 2010. 160 p.
- Elith J., Graham C. H., Anderson R. P., Dudik M., Ferrier S., Guisan A., Hijmans R. J., Huettmann F., Leathwick J. R., Lehmann A., Li J., Lohmann L. G., Loiselle B. A., Manion G., Moritz C., Nakamura M.,

- Nakazawa Y., Overton J. McC., Peterson A. T., Phillips S. J., Richardson K. S., Scachetti-Pereira R., Schapire R. E., Soberon J., Williams S., Wisz M. S. and Zimmermann N. E. Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data // *Ecography*. 2006. № 29. P. 129–151.
- Elith J., Phillips S. J., Hastie T., Dudik M., Chee Y. E., Yates C. J. A statistical explanation of MaxEnt for ecologists // *Diversity and Distributions*. 2011. Vol. 17. P. 43–57.
- Felding A. H., Bell J. F. A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence/absence models // *Environmental Conservation*. 1997. Vol. 24, № 1. P. 38–49.
- Freitas I., Ursenbacher S., Mebert K., Zinenko O., Schweiger S., Wüster W., Brito J.C., Crnobrnja-Isailović J., Halpern B., Fahd S., Santos X., Pleguezuelos J. M., Joger U., Orlov N., Mizsei E., Lourdaïs O., Zuffi M. A. L., Strugariu A., Zamfirescu S. R., Martínez-Solano Í., Velo-Antón G., Kaliontzopoulou A., Martínez-Freiria F. Evaluating taxonomic inflation: towards evidence-based species delimitation in Eurasian vipers (Serpentes: Viperinae) // *Amphibia-Reptilia*. 2020. Vol. 41, № 3. P. 285–311.
- Giovanelli G. R., Haddad C. F. B., Alexandrino J. Predicting the potential distribution of the alien invasive American bullfrog (*Lithobates catesbeianus*) in Brasil // *Biol. Invasions*. 2007. Vol. 10, № 5. P. 585–590.
- Gloyd H. K., Conant R. Snakes of the *Agkistrodon* Complex. A monographic review // *SSAR. Contributions to Herpetology*. № 6. Oxford, Ohio, 1990. 614 p.
- Groff L. A., Marks Sh. B., Hayes M. P. Using Ecological Niche Models to Direct Rare Amphibian Surveys: A Case Study Using the Oregon Spotted Frog (*Rana pretiosa*) // *Herpetological Conservation and Biology*. 2014. Vol. 9, № 2. P. 354–368.
- Gvoždík V., Jandzik D., Cordos B., Rehák I., Kotlík P. A mitochondrial DNA phylogeny of the endangered vipers of the *Vipera ursinii* complex // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 2012. № 62. P. 1019–1024.
- Hinkle D. E., Wiersma W., Jurs S. G. Applied Statistics for the Behavioral Sciences. 5th ed. Boston: Houghton Mifflin, 2003. 756 p.
- Jueterbock A., Smolina I., Coyer J. A., Hoarau G. The fate of the Arctic seaweed *Fucus distichus* under climate change: an ecological niche modeling approach // *Ecology and Evolution*. 2016. Vol. 6, № 6. P. 1712–1724.
- Kubykin R. A., Brushko Z. K. Contemporary spreading and information on *Agkistrodon halys caraganus* Eichwald, 1831 (Reptilia, Crotalidae) numbers in Kazakhstan // *Вестник КазГУ. Сер. биологическая*. 1998. № 6. С. 9–13.
- Le Neve A., Gouraud C., Morion F., Judas J. Kazakhstan Nature Trip Report 2009. National Avian Research Center // *ResearchGate*. 2010. URL: https://www.researchgate.net/publication/309533797_Kazakhstan_Nature_Trip_Report_2009 (дата обращения: 12.05.2019).
- Liu C., White M., Newell G. Selecting thresholds for the prediction of species occurrence with presence-only data // *Journal of Biogeography*. 2013. Vol. 40, № 4. P. 778–789.
- Merow C., Smith M. J., Silander J. A. Jr. A practical guide to MaxEnt for modeling species' distributions: what it does, and why inputs and settings matter // *Ecography*. 2013. № 36. P. 1058–1069.
- Nilson G., Andren C. The Meadow and Steppe vipers of Europe and Asia – The *Vipera (Acridophaga) ursinii* complex // *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*. 2001. Vol. 47, № 2-3. P. 87–267.
- Orlov N. L., Barabanov A. V. Analysis of Nomenclature, Classification, and Distribution of the *Agkistrodon halys* – *Agkistrodon intermedius* Complexes: a Critical Review // *Russian Journal of Herpetology*. 1999. Vol. 6, № 3. P. 167–192.
- Pallas P. S. Bemerkungen auf einer Reise in die sudlichen statthalterschaften des Russischen Reichs in den jahren 1793 und 1794. Erster Band. Leipzig: G. Martini, 1799. 516 p.
- Phillips S. J., Anderson R. P., Schapire R. E. Maximum entropy modeling of species geographic distributions // *Ecological Modelling*. 2006. Vol. 190. P. 231–259.
- Phillips S. J., Dudik M. Modeling of species distributions with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation // *Ecography*. 2008. Vol. 31. P. 161–175.
- Phillips S. J., Dudik M., Schapire R. E. A Maximum Entropy Approach to Species Distribution Modeling // *Proceedings of the Twenty-First International Conference on Machine Learning*. Banff, 2004. P. 655–662.
- Shi J., Yang D., Zhang W., Li P., Ding L. Distribution and Intraspecies Taxonomy of *Gloydius halys-Gloydius intermedius* Complex in China (Serpentes: Crotalinae) // *Chinese Journal of Zoology*. 2016. Vol. 51, № 5. P. 777–798.
- Sillero N., Campos J., Bonardi A., Corti C., Creemers R., Crochet P., Isailović J. C., Denoël M., Ficetola G. F., Gonçalves J., Kuzmin S., Lymberakis P., de Pous Ph., Rodríguez A., Sindaco R., Speybroeck J., Toxopeus B., Vieites D. R., Vences M. Updated distribution and biogeography of amphibians and reptiles of Europe // *Amphibia-Reptilia*. 2014. Vol. 35, № 1. P. 1–31.
- Sindaco R., Venchi A., Grieco C. The Reptiles of the Western Palearctic. 2. Annotated checklist and distributional atlas of the snakes of Europe, North Africa, Middle East and Central Asia, with an update to the Vol. 1. Letina (Italy): Edizioni Belvedere, 2013. 544 p.

- Stohlgren T. J., Jarnevich C. S., Esaias W. E., Morissette J. T. Bounding species distribution models // Current Zoology. 2011. Vol. 57, № 5. P. 642–647.
- Tabachishin V. G., Yermokhin M. V. Distribution of *Vipera renardi renardi* (Christoph, 1861), in the Saratov region, Russian Federation // Herpetozoa. 2019. Vol. 31, № 3-4. P. 233–235.
- Wang T., Wang G., Innes J., Nitschke C., Kang H. Climatic niche models and their consensus projections for future climates for four major forest tree species in the Asia–Pacific region // Forest Ecology and Management. 2016. № 360. P. 357–366.
- Zhao E. M., Huang M. H., Zhong Y. Fauna Sinica: Reptilia. Vol. 3. Squamata, Serpentes. Beijing: Science Press, 1999. 460 p.
- Zinenko O., Stümpel N., Mazanaeva L. F., Bakiev A., Shiryayev K., Pavlov A., Kotenko T., Kukushkin O., Chikin Y., Duisebayeva T., Nilson G., Orlov N. L., Tuniyev S. B., Ananjeva N. B., Murphy R. W., Joger U. Mitochondrial phylogeny shows multiple independent ecological transitions and northern dispersion despite of Pleistocene glaciations in meadow and steppe vipers (*Vipera ursinii* and *Vipera renardi*) // Molecular Phylogenetics and Evolution. 2015. № 84. P. 85–100.

Благодарности

Авторы выражают искреннюю благодарность и глубокую признательность коллегам, любезно предоставившим информацию о находках исследуемых видов, это: Т. Абылхасанов, В. С. Агеев, В. В. Алексеев, А. В. Андрющенко, Е. Анохина, И. И. Арифулова, Е. Р. Байдавлетов, И. А. Бевза, О. В. Белялов, Н. Н. Березовиков, Ф. Г. Бидашко, Т. М. Брагина, З. К. Брушко, Г. Нурпеисова, А. П. Гисцов, А. А. Грачев, Б. М. Губин, А. В. Гурнев, Ш. А. Жанатаев, А. Б. Жданко, Ю. Д. Журавлев, И. А. Зубань, А. А. Иващенко, Е. Исмагилов, Ф. Ф. Карпов, И. В. Карякин, А. В. Коваленко, А. Ф. Ковшарь, С. В. Колов, Н. В. Краснопеев, М. В. Кулемин, А. С. Левин, И. Н. Магда, Т. Московкина, В. Мосолов, Н. Х. Онгарбаев, В. Г. Орлов, К. П. Прокопов, П. В. Пфандер, Е. Раимбекова, С. М. Резниченко, Е. Руди, А. Б. Сейдалина, С. В. Стариков, А. Ю. Тимошенко, С. В. Титов, Ю. Л. Третьяков, Р. С. Уразалиев, С. Утембаев, В. В. Хроков, А. Черняев, М. А. Чирикова, И. Шмыгалева, Shi Jingsong. А также, В. Ф. Орловой и Н. Б. Ананьевой – за возможность работать с коллекциями Зоологического музея Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова и Зоологического музея Зоологического института Российской академии наук, Т. Н. Дуйсебаевой и А. С. Левину – за помощь в полевых работах. Особенная благодарность рецензентам А. Г. Бакиеву, М. В. Калякину, А. В. Коросову, А. А. Лисовскому, Е. В. Оболенской, В. Ф. Орловой, П. В. Пфандеру и анонимным рецензентам, чей труд позволил повысить качество данной работы.

Работа выполнена при поддержке программы целевого финансирования ИРН OR11465437 (2021–2022 гг.) по теме «Разработка национального электронного банка данных по научной зоологической коллекции Республики Казахстан, обеспечивающего их эффективное использование в науке и образовании».

DISTRIBUTION OF SNAKES OF THE VIPERA FAMILY VIPERIDAE IN KAZAKHSTAN AND MODELING OF THEIR POTENTIAL RANGES

ZIMA

Yulia Alexandrovna

Institute of Zoology, Ministry of Education and Sciences, zimay@mail.ru

FEDORENKO

Vasiliy Alexandrovich

Institute of Zoology, Ministry of Education and Sciences, arthey@mail.ru

Keywords:

Viperidae
Vipera renardi
Vipera berus
Gloydius halys
distribution
range
modeling
Kazakhstan

Summary: For three species of snakes of the viper family - the eastern steppe viper (*Vipera renardi*), common european adder (*Vipera berus*) and Halys pit viper (*Gloydius halys*), an analysis of literary sources, collection materials, electronic resources, as well as personal and survey information was performed. Based on these data, the potential range of species was calculated using the maximum entropy method in the Maxent program. The data for extrapolation were a number of bioclimatic variables, maps of altitude and vegetation, as well as humidity and soil types. To minimize the bias of the model towards the most explored areas, the collected points of finds for each species were thinned with a radius of 25 km. At the first stage, the simulation was performed using all environmental factors, after which the correlation of these factors was evaluated and their contribution to the construction of the model was assessed. At the second stage, repeated modeling was performed with the exception of highly correlating factors and factors that made zero contribution to the construction of the first model. The raster models of the probability of the presence of species obtained as a result of the calculation were transferred to monochrome mode with clipping off areas with habitat suitability indices below the threshold. Based on the initial data of the actual location of each of the species and their comparison with the obtained models, the consensus ranges of the steppe viper, common adder and common muzzle Halys pit viper were constructed for the territory of Kazakhstan and the nearest adjacent territories.

Reviewer: A. G. Bakiev

Received on: 01 February 2022

Published on: 24 March 2022

References

- Abduraupov T. V. Pestov M. V. Nuridzhanov A. S. Caruk O. I. Kirshey T. Preliminary review of modern herpetofauna of the southern part of Karakalpak Ustyurt, Biologicheskie i strukturno-funkcional'nye osnovy izucheniya i sohraneniya bioraznobraziya Uzbekistana: Materialy Respublikanskoy nauchnoy konferencii, posvyaschennoy 80-letiyu professora A. A. Butnik (Tashkent, 8–9 sentyabrya 2015 g.). Tashkent, 2015. P. 17–22.
- Ahmedenov K. M. Abuova R. S. Distribution of the eastern steppe viper *Vipera renardi* (Reptilia, Viperidae) in the West Kazakhstan region, Karantinnye i zoonoznye infekcii v Kazahstane. Almaty, 2018. No. 1–2 (36–37). P. 110–117.
- Ahmedenov K. M. Petrishev V. P. Golovachev I. V. Bakiev A. G. Gorelov R. A. Kalmykova O. G. Maykanov N. S. Indersky salt-dome landscape - a reserved pearl of Western Kazakhstan: Monograph. Ural'sk: Zap, Kazahst. agr. tehn. un-t im. Zhanger hana, 2017. 142 p.
- Alekperov A. M. Amphibians and reptiles of Azerbaijan. Baku: ELM, 1978. 264 p.
- Alekperov A. M. Poisonous snakes of Azerbaijan and issues of their protection, Yadovitye zhivotnye Sredney Azii i ih yady: Materialy Sredneaziatskoy konferencii (1–3 oktyabrya 1968 g.). Tashkent, 1970. P. 14–28.
- Alenitsin V. D. Reptiles of the islands and shores of the Aral Sea. SPb., 1876. 64 p. (Trudy Aralo-Kaspiyskoy ekspeditsii. Vyp. 3).
- Aliev S. A. Amphibians and reptiles of Tajikistan. Dushanbe: Donish, 1979. 147 p.
- Aliev T. To the study of some poisonous snakes of Azerbaijan, Voprosy gerpetologii. L.: Nauka, 1973. P. 6–8.
- Amphibians and reptiles of the Orenburg region and their protection. Materials for the Red Book of the Orenburg region. Ekaterinburg: UrO RAN, 1995. 45 p.

- Anan'eva N. B. Munhbayar X. Orlov N. L. Orlova V. F. Semenov D. V. Terbish H. Amphibians and reptiles of Mongolia. Reptiles. M.: KMK Ltd, 1997. 416 p.
- Anan'eva N. B. Orlov N. L. Halikov R. G. Darevskiy I. S. Ryabov S. A. Barabanov A. V. Atlas of reptiles of Northern Eurasia (taxonomic diversity, geographical distribution and conservation status). SPb.: Zoologicheskiiy institut, 2004. 232 p.
- Andrushko A. M. Reptiles of the Kazakh Highlands and their economic importance, *Uchenye zapiski LGU. Ser. biol.* 1955. T. 181, No. 38. P. 19–43.
- Andryuschenko A. V. To the question of the species composition of the herpetofauna of the Kostanay region, *Biologicheskoe raznoobrazie aziatskih stepey: Materialy mezhdunar. nauch. konf.* Kostanay, 2007. P. 7–9.
- Antipin V. M. Outline of terrestrial vertebrates of the Karatau Ridge, *Byulleten' Moskovskogo obschestva ispytateley prirody. Otd. biol.* 1955. T. 60, No. 1. P. 33–38.
- Araujo M. B., Pearson R. G., Thuiller W., Erhard M. Validation of species–climate impact models under climate change, *Global Change Biology*. 2005. No. 11. P. 1504–1513.
- Asadi A., Montgelard C., Nazarizadeh M., Moghaddasi A., Fatemizadeh F., Simonov E., Kami H. G., Kaboli M. Evolutionary history and postglacial colonization of an Asian pit viper (*Gloydius halys caucasicus*) into Transcaucasia revealed by phylogenetic and phylogeographic analyses, *Scientific Reports*. 2019. Vol. 9, No. 1224. P. 1–16.
- Ataev Ch. A. Reptiles of the mountains of Turkmenistan. Ashhabad: Ylym, 1985. 344 p.
- Bakiev A. G. Fayzulin A. I. Materials for the cadastre of amphibians and reptiles of the Middle Volga basin. N. Novgorod, 2002. 132 p.
- Bakiev A. G. Garanin V. I. Gelashvili D. B. Gorelov R. A. Doronin I. V. Zayceva O. V. Zinenko A. I. Makarova T. N. Pavlov A. V. Petrova I. V. Ratnikov V. Yu. Starkov V. G. Shiryayeva I. V. Yusupov R. H. Yakovleva T. I. Vipers (Reptilia: Serpentes: Viperidae: Viper) of the Volga basin. Part 1. Tol'yatti: OOO «Kassandra», 2015. 234 p.
- Bakiev A. G. Garanin V. I. Litvinov N. A. Pavlov A. V. Ratnikov V. Yu. Snakes of the Volga-Kama Territory. Samara: Izd-vo Samarskogo nauchnogo centra RAN, 2004. 192 p.
- Bakiev A. G. Malenev A. L. Zayceva O. V. Shurshina I. V. Snakes of the Samara region. Tol'yatti: OOO «Kassandra», 2009. 170 p.
- Bannikov A. G. Darevskiy I. S. Ischenko V. G. Rustamov A. K. Scherbak N. N. Key to Amphibians and Reptiles of the USSR Fauna. M.: Prosveschenie, 1977. 416 p.
- Bartenev A. N. To the issue of zoogeography of the north in the Karaganda region, *Uchenye zapiski KazGU. T. 1. Biologiya. Alma-Ata*, 1938. P. 67–80.
- Bazarbekov K. U. Lyahov O. V. Fauna of the Pavlodar Irtysh region (vertebrates). Pavlodar: Pavlodarskiy gop. un-t im. P. Toraygyrova, 2004. 336 p.
- Bebutov A. M. Observations on reptiles of Central Kazakhstan on the route of the Julek village – Atbasar city, *Trudy instituta geografii AN SSSR*. 1953. No. 54. P. 423–434.
- Bekenov A. B. Erzhanov N. T. Kapitonov V. I. Slavchenko N. P. Berber A. P. Isenov H. A. Abukenova B. C. Rare and endangered animals of the Kazakh uplands. Pavlodar: Izd-vo PGU im. P. Toraygyrova, 2005. 363 p.
- Berdibaeva Zh. Sh. Materials on the ecology of the Halys pit viper, *Biologicheskie nauki: Sb. statey. Vyp. 1. Alma-Ata*, 1974. P. 67–69.
- Berdibaeva Zh. Sh. Seasonal changes in the state of developing eggs in reptiles of the Upper Irtysh region, *Issledovaniya i metodicheskie raboty po biologicheskim naukam: Materialy zonal'nogo soveshaniya pri Ust'-Kam. ped. in-te. Vyp. 1. Alma-Ata*, 1966. P. 16–19.
- Berdibaeva Zh. Sh. To the biology of the common adder, *Fauna i ekologiya zhivotnyh Kazakhstana. Alma-Ata*, 1981. P. 31–33.
- Berezovikov N. N. Hrokov V. V. Brushko Z. K. Mitrofanov I. V. Bragin B. I. Nilov V. I. Kornelyuk A. I. Shaymardanov R. T. Murzov V. N. The impact of the development of the Karachaganak oil and gas condensate field on the fauna of Western Kazakhstan, *Selevinia*. 2003. T. 1, No. 4. P. 123–137.
- Berezovikov N. N. About the case of the death of a widgeon (*Anas penelope*) from a viper bite, *Selevinia*. 1994. T. 2, No. 4. C. 81.
- Bobrov V. V. Materials on the fauna and population of reptiles of the North-Western Caspian, *Voprosy gerpetologii. L.: Nauka*, 1985. P. 29–30.
- Bogdanov O. P. SR. T. Fauna of the Uzbek SSR. Vol. 1. Amphibians and reptiles. Tashkent: Izd-vo AN UzSSR, 1960. 260 p.
- Bogdanov O. P. Animals of Uzbekistan (vertebrates). Tashkent, 1961. 316 p.
- Bogdanov O. P. Ecology of reptiles in Central Asia. Tashkent: FAN, 1965. 260 p.
- Bogdanov O. P. Feeding of the Halys pit viper (*Ancistrodon halys*) in Central Asia, *Zoologicheskiiy zhurnal*. 1970. T. 49, No. 12. P. 1851–1856.
- Bondarenko D. A. Peregoncev E. A. Communities of reptiles of Karakalpak Ustyurt (Uzbekistan), *Sovremennaya gerpetologiya*. 2018. T. 18, No. 1/2. P. 13–26.

- Borkin L. Ya. Gannibal B. K. Golubev A. V. The roads of Peter Simon Pallas (in the west of Kazakhstan). SPb.; Ural'sk: Evraziyskiy soyuz uchenykh, 2014. 312 p.
- Borkin L. Ya. Il'yashenko V. Yu. Herpetofauna of the Zeya Reserve and the surroundings of the city of Zeya (Amur Region), *Voprosy gerpetologii*. L.: Nauka, 1981. P. 21–22.
- Borkin L. Ya. Litvinchuk S. N. Herpetological research in the west of Kazakhstan: P. S. Pallas and modernity, *Priroda zapadnogo Kazakhstana i Petr Simon Pallas (polevye issledovaniya 2012 goda)*. SPb.: Evropeyskiy Dom, 2015. P. 53–79.
- Bragina T. M. Bragin E. A. Natural conditions and fauna of the Altyn Dala state nature reserve. Kostanay: TOO «Kostanaypoligrafiya», 2017. 236 p.
- Bragina T. M. Bragin E. A. The most important wetlands of Northern Kazakhstan (within the Kostanay and western part of the North Kazakhstan regions). M.: Russkiy universitet, 2002. 156 p.
- Bragina T. M. Valyaeva E. A. Solov'ev A. I. Species composition, distribution features and morphometric indicators of some representatives of the batrachofauna and herpetofauna of the Kostanay region, *Nauchno-metodicheskiy zhurnal*. 2011. No. 2. Vyp. 22. P. 57–59.
- Brem A. Life of animals. reptiles. M.: OOO «Firma «Izdatel'stvo AST», 2000. 664 p.
- Brushko Z. K. New data on the distribution of reptiles in Kazakhstan, *Izvestiya AN KazSSR. Ser. biol.* 1983. No. 2. C. 35–38.
- Bulanov P. A. Poisonous snakes of Kazakhstan, properties of their venom and anti-venom sera and vaccines, *Trudy Alma-Atinskogo vetzooinstitutu*. 1948. T. 4. P. 158–170.
- Caruk O. I. New data on the distribution of some species of amphibians and reptiles in South-Eastern Kazakhstan, *Voprosy gerpetologii*. L.: Nauka, 1981. P. 143–144.
- Chernov S. A. SR. Fauna of the Tajik SSR. Reptiles. Vol. 18. Dushanbe, 1959. 204 p.
- Chernov S. A. Ecological and faunistic review of reptiles in the south of the Volga-Ural interfluvium, *Trudy Zoologicheskogo instituta AN SSSR*. 1954. T. 16. P. 137–159.
- Chernov S. A. Materials on the herpetofauna of the Kazakh highlands, the northern coast of Balkhash and the Kan Tau mountains, *Izvestiya Akademii nauk Kazahskoy SSR. Ser. zool.* 1947. No. 6. P. 120–126.
- Conant R. Agkistrodon in Europe (Reptilia: Serpentes: Viperidae), *Salamandra*. 1982. Vol. 18, No. 3/4. P. 191–195.
- David P., Vogel G. *Terralog: Venomous Snakes of Europe, Northern, Central and Western Asia*, vol. 16. Frankfurt am Main: Edition Chimaira, 2010. 160 p.
- Davletbakov A. T. Kustareva L. A. Mil'ko D. A. Ostaschenko A. N. Sagymbaev S. S. Toropov S. A. Trotchenko N. V. Inventory of the genetic fund of Kyrgyzstan: V. 4: Type Chordata – Chordates. Bishkek, 2015. 128 p.
- Debelo P. V. Chibilev A. A. Amphibians and reptiles of the Ural-Caspian region. Series: Natural diversity of the Ural-Caspian region. Vol. 3.. Ekaterinburg: RIO UrO RAN, 2013. 400 p.
- Dinesman L. T. Kaleckaya M. L. Quantitative methods for amphibians and reptiles, *Metody ucheta chislennosti i geograficheskogo raspredeleniya nazemnykh pozvonochnykh*. M.: Izd-vo AN SSSR, 1952. P. 329–341.
- Dinesman L. T. Amphibians and reptiles of the southeast of the Turgai table country and the Northern Aral Sea region, *Trudy Instituta geografii AN SSSR*. 1953. No. 54. P. 383–422.
- Docenko I. B. Catalog of the collections of the Zoological Museum of the NNPM NAS of Ukraine. Snakes. Kiev: Zoomuzey NNPM NAN Ukrainy, 2003. 86 p.
- Duysebaeva T. N. Chirikova M. A. Zima Yu. A. Belyalov O. V. Kovalenko A. V. New data on the distribution of amphibians and reptiles in Kazakhstan: an overview of the first decade of the 21st century, *Gerpetologicheskie issledovaniya v Kazahstane i sopredel'nykh stranah*. Almaty, 2010. P. 84–99.
- Duysebaeva T. N. Amphibians and reptiles of the Markakol basin, Selevinia. 2002. No. 1-4. P. 73–86.
- Duysebaeva T. N. Brief review of recent changes in systematic list of amphibians and reptiles of Kazakhstan, *Gerpetologicheskie issledovaniya v Kazahstane i sopredel'nykh stranah*. Almaty, 2010. P. 37–52.
- Duysebaeva T. N. New finds of amphibians and reptiles in the Aral Sea region and adjacent regions of Kazakhstan. Part 2. Snakes (Reptilia: Squamata: Serpentes), Selevinia. 2005. P. 49–56.
- Elith J., Graham C. H., Anderson R. P., Dudik M., Ferrier S., Guisan A., Hijmans R. J., Huettmann F., Leathwick J. R., Lehmann A., Li J., Lohmann L. G., Loiselle B. A., Manion G., Moritz C., Nakamura M., Nakazawa Y., Overton J. McC., Peterson A. T., Phillips S. J., Richardson K. S., Scachetti-Pereira R., Schapire R. E., Soberon J., Williams S., Wisz M. S. and Zimmermann N. E. Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data, *Ecography*. 2006. No. 29. P. 129–151.
- Elith J., Phillips S. J., Hastie T., Dudik M., Chee Y. E., Yates C. J. A statistical explanation of MaxEnt for ecologists, *Diversity and Distributions*. 2011. Vol. 17. P. 43–57.
- Elpat'evskiy V. S. Reptiles and amphibians collected by the Balkhash expedition in 1903 on the banks of lake Balkhash and the Ili river, *Izvestiya Turkestanskogo otdeleniya IRGO. T. 4. Nauchnye rezul'taty Aral'skoy ekspeditsii*. No. 7. Tashkent, 1907. P. 49–59.
- Eremchenko V. K. Panfilov A. M. Carinenko E. I. New data on the distribution of reptiles in the Tien Shan and North-Eastern Gissar-Alay, *Vestnik Kyrgyzskogo gosudarstvennogo nacional'nogo universiteta*.

- Biologiya. 2000. Ser. 3, No. 2. P. 25–28.
- Felding A. H., Bell J. F. A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence/absence models, *Environmental Conservation*. 1997. Vol. 24, No. 1. P. 38–49.
- Fomina M. I. Ecology of the steppe viper in the Chu-Ili interfluvium and snake nursery: Abstract of PhD thesis. Tashkent, 1966. 21 p.
- Freitas I., Ursenbacher S., Mebert K., Zinenko O., Schweiger S., Wüster W., Brito J.C., Crnobrnja-Isailović J., Halpern B., Fahd S., Santos X., Pleguezuelos J. M., Joger U., Orlov N., Mizsei E., Lourdaïs O., Zuffi M. A. L., Strugariu A., Zamfirescu S. R., Martínez-Solano Í., Velo-Antón G., Kaliontzopoulou A., Martínez-Freiría F. Evaluating taxonomic inflation: towards evidence-based species delimitation in Eurasian vipers (Serpentes: Viperinae), *Amphibia-Reptilia*. 2020. Vol. 41, No. 3. P. 285–311.
- Frolova E. N., Gaponov S. P. Eastern steppe viper *Vipera renardi* (Christoph, 1861) in the Divnogorye museum-reserve, Trudy Karel'skogo nauchnogo centra RAN. 2017. No. 7. P. 93–99.
- Gagina T. N., Skalon V. N. Reptiles of Eastern Siberia, *Gerpetologiya*. Tashkent: Nauka, 1965. P. 17–23.
- Garanin V. I., Pavlov A. V., Bakiev A. G. Steppe viper, or Renard's viper *Vipera renardi* (Christoph, 1861), Zmei Volzhsko-Kamskogo kraya. Samara: Izd-vo Samarskogo nauchnogo centra RAN, 2004. C. 61–90.
- Garanin V. I. Amphibians and reptiles of the Volga-Kama region. M.: Nauka, 1983. 176 p.
- Giovanelli G. R., Haddad C. F. B., Alexandrino J. Predicting the potential distribution of the alien invasive American bullfrog (*Lithobates catesbeianus*) in Brasil, *Biol. Invasions*. 2007. Vol. 10, No. 5. P. 585–590.
- Gloyd H. K., Conant R. Snakes of the Agkistrodon complex. A monographic review, SSAR. Contributions to Herpetology. No. 6. Oxford, Ohio, 1990. 614 p.
- Golovcov D. E. Vertebrates of the Chatkal Reserve, Trudy Chatkal'skogo gosudarstvennogo biosfernogo zapovednika. 2007. No. 6. P. 178–220.
- Golubev M. L. New finds of amphibians and reptiles in Kazakhstan, *Vestnik zoologii*. 1990. No. 5. P. 76–78.
- Golubev M. L. *Phrynocephalus guttatus* (Gmel.) or *Ph. versicolor* Str. (Reptilia, Agamidae): what kind of toadhead agama lives in Kazakhstan?, *Vestnik zoologii*. 1989. No. 5. P. 38–46.
- Grazhdankin A. V. Reactions of reptiles of arid territories to high temperatures and insolation, *Zoologicheskii zhurnal*. 1973. T. 52, No. 4. P. 552–560.
- Groff L. A., Marks Sh. B., Hayes M. P. Using Ecological Niche Models to Direct Rare Amphibian Surveys: A Case Study Using the Oregon Spotted Frog (*Rana pretiosa*), *Herpetological Conservation and Biology*. 2014. Vol. 9, No. 2. P. 354–368.
- Gvoždík V., Jandzik D., Cordos B., Rehák I., Kotlík P. A mitochondrial DNA phylogeny of the endangered vipers of the *Vipera ursinii* complex, *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 2012. No. 62. P. 1019–1024.
- Hamitov A. Zh. Species diversity, expansion, distribution of snakes in the forest-steppe and steppe zones of Kazakhstan, *Principy ekologii*. 2016. T. 5, No. 3. P. 154–155.
- Hinkle D. E., Wiersma W., Jurs S. G. Applied Statistics for the Behavioral Sciences. 5th ed. Boston: Houghton Mifflin, 2003. 756 p.
- Ishunin G. I. Poisonous snakes of Uzbekistan. Tashkent: Izd-vo AN UzSSR, 1950. 31 p.
- Jueterbock A., Smolina I., Coyer J. A., Hoarau G. The fate of the Arctic seaweed *Fucus distichus* under climate change: an ecological niche modeling approach, *Ecology and Evolution*. 2016. Vol. 6, No. 6. P. 1712–1724.
- Karpenko V. P. Distribution and ecology of the Halys pit viper *Ancistrodon halys* (Pallas, 1779): Abstract of the dissertation for the degree of Candidate of Biological Sciences. Tashkent: Izd-vo AN UzSSR, 1958. 19 p.
- Karpenko V. P. On the ecology of the steppe viper *Vipera ursini renardi* (Christoph) in the spring-summer season, *Yadovitye zhivotnye Sredney Azii i ih yady: Materialy Sredneaziatskoy konf.*, 1–3 oktyabrya 1968 g. Tashkent, 1970. P. 77–87.
- Kaschenko N. F. Results of the Altai zoological expedition in 1898. Vertebrates. With tables 1–4. Tomsk: Tipo-litografiya M. N. Kononova i I. F. Skulimovskogo, 1899. 158 p.
- Kaschenko N. O. Reptiles collected by the Central Asian expeditions of prof. V.V. Sapozhnikov in 1902–1906 and 1908, *Ezhegodnik Zoologicheskogo muzeya Imperatorskoy Akademii nauk*. SPb., 1909. P. 119–130.
- Kashkarov D. N. Ecological sketch of the region of lakes: Biili-kul, Ak-kul, and Ashchi-kul of the Aulieata district. Tashkent: Izd-vo Sredn. Aziat. gos. un-ta, 1928. 55 p. (Trudy Sredne-Aziatskogo gosudarstvennogo universiteta. Seriya 8-a. Zoologiya. No. 2).
- Kashkarov D. N. Zoecological sketch of the eastern part of the Betpak-Dala desert. Tashkent: Izd-vo Sredneaziatskogo gos. un-ta, 1935. 30 p.
- Kassal B. Yu. Common viper *Vipera berus* (Linnaeus, 1758), *Krasnaya kniga Omskoy oblasti*. Omsk: Izd-vo OmGPU, 2006. P. 71–72.
- Kireev V. A. Amphibians and reptiles of the Zheltau ridge, *Voprosy gerpetologii*. L.: Nauka, 1981. P. 64–65.
- Kolbincev V. G. Fauna and distribution of amphibians and reptiles of Small Karatau and adjacent territories,

- Gerpetologicheskie issledovaniya v Kazahstane i sopredel'nyh stranah. Almaty, 2010. P. 100–117.
- Kolobaev N. N. On the influence of microclimate on the morphological features of the Halys pit viper, Vliyaniye izmeneniya klimata na ekosistemy basseyna reki Amur. M.: WWF Rossii, 2006. P. 120–128.
- Kostin V. P. Notes on the distribution and ecology of amphibians and reptiles of the ancient delta of the Amu Darya and Kara-Kalpak Ustyurt, Trudy Instituta zoologii i parazitologii AN Uzb SSR. T. 5. Zoologicheskii sbornik. Tashkent, 1956. P. 47–66.
- Kotlov A. A. Species composition and distribution of amphibians and reptiles of southwestern Kulunda, Altayskiy zoologicheskii zhurnal. 2008. No. 2. P. 131–134.
- Kovalenko V. G. Steppe viper: Avtoref. dip. ... kand. biol. nauk. Alma-Ata, 1952. 12 p.
- Kren' A. K. Materials on the fauna of reptiles and mammals of the Arys-Kum desert, Uchenye zapiski Alma-Atinskogo gosudarstvennogo pedagogicheskogo i uchitel'skogo institutov. 1953. T. 3, No. 2. P. 134–150.
- Kropachev I. I. Orlov N. L. A new subspecies of the Halys pit viper *Gloydus halys* (Pallas, 1776) (Viperidae, Crotalinae) from Tuva and western Mongolia, Trudy Zoologicheskogo instituta RAN. 2017. T. 321, No. 2. P. 129–179.
- Kropachev I. I. Analysis of the geographical and landscape distribution of amphibians and reptiles in the Republic of Tuva, Trudy Zoologicheskogo instituta RAN. 2014. T. 318, No. 4. P. 486–562.
- Kubykin R. A. Ecological and faunistic review of the reptiles of the islands of Alakol lake, Izvestiya AN KazSSR. 1975. No. 3. P. 10–16.
- Kubykin R. A. The amazing world of reptiles. M.: Nauchnyy mir, 2003. 264 p.
- Kubykin R. A., Brushko Z. K. Contemporary spreading and information on *Agkistrodon halys caraganus* Eichwald, 1831 (Reptilia, Crotalidae) numbers in Kazakhstan, Bectnik KazGU. Ser. biologicheskaya. 1998. No. 6. P. 9–13.
- Kuranova V. N. Kolbincev V. G. Biology of the common adder (*Vipera berus*) in the Tomsk region, Voprosy gerpetologii. L.: Nauka, 1981. P. 80–81.
- Kuranova V. N. Simonov E. P. Yarcev V. V. Shamgunova R. R. Starikov V. P. Diversity, distribution and conservation status of reptiles in Western Siberia, Gerpetologicheskie issledovaniya v Kazahstane i sopredel'nyh stranah. Almaty, 2010. 149 p.
- Kuranova V. N. Zinchenko V. K. Population differences in bioproductivity indicators of the common adder in the South-East of Western Siberia, Voprosy gerpetologii. L.: Nauka, 1985. P. 118–119.
- Lada G. A. Moulting and seasonal feeding activity of the common adder in the Tambov region, Voprosy gerpetologii. L.: Nauka, 1981. P. 82.
- Le Neve A., Gouraud C., Morion F., Judas J. Kazakhstan Nature Trip Report 2009. National Avian Research Center, ResearchGate. 2010. URL: https://www.researchgate.net/publication/309533797_Kazakhstan_Nature_Trip_Report_2009 (data obrascheniya: 12.05.2019).
- Lesnyak A. P. Confinement to shelters and daily activity of the western Halys pit viper in South Kazakhstan, Pozvonochnye zhivotnye Sredney Azii. Tashkent: Fan, 1966. P. 187–193.
- Lisovskiy A. A. Obolenskaya E. V. A study of the distribution ranges of small mammals from South-Eastern Transbaikalia with ecological niche modeling methods, Zhurnal obschey biologii. 2014. T. 75, No. 5. P. 353–371.
- Liu C., White M., Newell G. Selecting thresholds for the prediction of species occurrence with presence-only data, Journal of Biogeography. 2013. Vol. 40, No. 4. P. 778–789.
- Makarova T. N. Morphological characteristics of newborn Renard's vipers *Vipera renardi* from the Lower Volga region, Samarskaya Luka: problemy regional'noy i global'noy ekologii. 2013. T. 22, No. 4. P. 36–39.
- Malmanov B. D. Report on the implementation of scientific research for 1987 on the topic: Herpetofauna of the Western chin of Ustyurt, the Karynzhyark depression and adjacent areas. Novyy-Uzen', 1987. 10 p.
- Markov G. S. Bogdanov O. P. Fomina M. I. Chernobay V. F. Parasite fauna of the steppe viper – *Vipera ursini* (Bonaparte) in Kazakhstan, Voprosy gerpetologii i toksikologii zmeinyh yadov. Tashkent: Nauka, 1966. P. 22–26.
- Merow C., Smith M. J., Silander J. A. Jr. A practical guide to MaxEnt for modeling species' distributions: what it does, and why inputs and settings matter, Ecography. 2013. No. 36. P. 1058–1069.
- Mil'ko D. A. Panfilov A. M. Amphibians and reptiles, Krasnaya kniga Kyrgyzskoy Respubliki. 2-e izd. Bishkek: GAOOSILH, BPI NAN KR, EDK «Aleyne», 2007. P. 315–345.
- Nakarenok E. G. Ecological aspects of the formation of the herpetofauna of the northern Caspian and the trends of its modern development: Dissertations for the degree of candidate of biological sciences. N. Novgorod, 2002. 206 p.
- Nekrasova O. D. Titov V. M. Modeling and bioclimatic analysis of changes in the range of dice snake *Natrix tessellata* (Reptilia, Colubridae) in Ukraine, Praci ukraïns'kogo gerpetologichnogo tovaristva. 2014. No. 5. P. 80–83.
- Nikol'skiy A. M. Fauna of Russia and adjacent countries. Reptiles (Reptilia). Vol. 2. Ophidia. Pg.:

- Imperatorskaya akademiya nauk, 1916. 350 p.
- Nikol'skiy A. M. On the vertebrate fauna of the bottom of the Balkhash Basin. SPb., 1887. 130 p.
- Nikol'skiy A. M. Reptiles and amphibians collected by P.P. Sushkin in the Turgai region, Bull. Natur. de Moscou. 1899. No. 4. P. 366–368.
- Nilson G., Andren C. The Meadow and Steppe vipers of Europe and Asia – The Vipera (Acridophaga) ursinii complex, Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae. 2001. Vol. 47, No. 2-3. P. 87–267.
- Nuridzhanov D. A. Abduraupov T. V. Gricyna M. A. Results of a herpetological survey of the southern and central parts of the Ustyurt plateau and the Sarykamysh basin (Republic of Uzbekistan), Vestnik Tyumenskogo gosudarstvennogo universiteta. Ekologiya i prirodopol'zovanie. 2019. T. 5, No. 1. P. 74–99.
- Nuridzhanov D. A. The current state of the abundance and distribution of reptiles on the Ustyurt Plateau (Uzbekistan), Nazemnye pozvonochnye zhivotnye aridnyh ekosistem: Materialy Mezhdunar. konf., posvyasch. pamyati N. A. Zarudnogo (Tashkent, 24–27 oktyabrya 2012 g.). Tashkent, 2012. P. 248–252.
- Ogurcov S. S. Modeling of habitat suitability and distribution of brown bear (Ursus arctos) in the Southern taiga subzone using the method of maximum entropy, Nature Conservation Research. Zapovednaya nauka. 2019. Vol. 4, Issue 4. P. 34–64.
- Okulova N. M. K biologii stepnoy gadyuki (Vipera ursini) v Zapadnom Kazakhstane [On the biology of the steppe viper (Vipera ursini) in Western Kazakhstan, Voprosy gerpetologii. L.: Nauka, 1981. P. 93–94.
- Orlov N. L., Barabanov A. V. Analysis of Nomenclature, Classification, and Distribution of the Agkistrodon halys – Agkistrodon intermedius Complexes: a Critical Review, Russian Journal of Herpetology. 1999. Vol. 6, No. 3. P. 167–192.
- Orlova V. F. Terbish H. Materials on the herpetofauna of the Dzungarian Gobi, Gerpetologicheskie issledovaniya v Mongol'skoy Narodnoy Respublike: Sbornik nauchnyh trudov. M., 1986. P. 95–110.
- Pallas P. S. Bemerkungen auf einer Reise in die sudlichen statthalterschaften des Russischen Reichs in den jahren 1793 und 1794. Erster Band. Leipzig: G. Martini, 1799. 516 p.
- Pallas P. S. Travelling to different provinces of the Russian Empire. Part 1. SPb., 1773. 658 p.
- Paporotnyy D. I. On the biology of Halys pit viper in the conditions of Barsa-Kelmes Island, Trudy gosudarstvennogo zapovednika Barsa-Kel'mep. Vyp. 1. Alma-Ata, 1950. P. 136–146.
- Paraskiv K. P. Butovskiy P. M. About the fauna of amphibians and reptiles of Western Kazakhstan, Trudy Instituta zoologii AN Kaz. SSR. 1960. T. 13. P. 148–159.
- Paraskiv K. P. Reptiles of Kazakhstan. Alma-Ata: Izd-vo AN KazSSR, 1956. 228 p.
- Pavlov A. V. Petrova I. V. Karmazina I. O. Orthoptera (Orthoptera) in the diet of the eastern steppe viper (Vipera renardi) at the northern limit of the range, Voprosy gerpetologii. SPb., 2011. P. 208–212.
- Pavlov A. V. Zinenko A. I. Yoger U. Shtumpel' N. Petrova I. V. Malenev A. L. Zayceva O. V. Shurshina I. V. Bakiev A. G. Natural hybridization of eastern steppe vipers Vipera renardi and common adder V. berus, Izvestiya Samarskogo nauchnogo centra Rossiyskoy akademii nauk. 2011. T. 13, No. 5. P. 172–178.
- Pestinskiy B. V. Materials on the biology of poisonous snakes in Central Asia, their catching and keeping in captivity, Trudy Uzbekistanskogo Zoologicheskogo sada. T. 1. Tashkent: Gostehizdat UzSSR, 1939. P. 38–53.
- Pestov M. V. Saraev F. A. Ageev V. S. New finds of reptiles in the Northern Caspian (Republic of Kazakhstan), Sovremennaya gerpetologiya. 2011. T. 11, No. 3/4. P. 192–195.
- Pestov M. V. Saraev F. A. Findings of nests of some raptors on the Akkeregeshin Cretaceous plateau, Atyrau region, Kazakhstan, Pernatye hischniki i ih ohrana. 2009. No. 15. P. 132–133.
- Pestov M. V. Halys pit viper – a new species of fauna of the Novosibirsk region, Zemnovodnye i presmykayushiesya Novosibirskoy i Tomskoy oblastey: Inform. materialy k gerpetofaune Sibiri. Novosibirsk: Izd-vo Novosib. gop. ped. un-ta, 2003. P. 35–38.
- Petrov V. Yu. Krymov N. G. Steppe viper – Vipera ursini (Bonaparte, 1835), Krasnaya kniga Altayskogo kraya. Redkie i nahodyaschiesya pod ugrozoy ischeznoveniya vidy zhivotnyh. T. 2. Barnaul: Izd-vo Altayskogo un-ta, 2016. P. 108–110.
- Petrova I. V. Pavlov A. V. Chizhikova N. A. Naumkina N. A. Status of common adder (Vipera berus L.) populations in PAs depending on indicators of anthropogenic load, Principy i sposoby sohraneniya bioraznoobraziya: Materialy III Vserop. nauch. konf. Yoshkar-Ola; Puschino: Mar. gop. un-t, 2008. P. 570–573.
- Phillips S. J., Anderson R. P., Schapire R. E. Maximum entropy modeling of species geographic distributions, Ecological Modelling. 2006. Vol. 190. P. 231–259.
- Phillips S. J., Dudik M. Modeling of species distributions with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation, Ecography. 2008. Vol. 31. P. 161–175.
- Phillips S. J., Dudik M., Schapire R. E. A Maximum Entropy Approach to Species Distribution Modeling, Proceedings of the Twenty-First International Conference on Machine Learning. Banff, 2004. P. 655–662.

- Pomazenko O. A. Tabachishin V. G. Morphogenetic characteristics of populations of the eastern steppe viper *Vipera renardi* in the lower Volga region and adjacent territories, *Izvestiya Saratovskogo universiteta. Nov. ser. Ser. Himiya. Biologiya. Ekologiya*. 2017. T. 14, No. 4. P. 104–109.
- Popov V. A. Lukin A. B. Animal world of Tataria. (Vertebrates). Kazan': Tatgosizdat, 1949. 218 p.
- Popudina A. D. Features of the lifestyle of the common adder in the south of the Ob forest zone, *Fauna i ekologiya zhivotnyh Priob'ya. Vyp. 133*. Novosibirsk, 1976. P. 51–54.
- Prokopov K. P. Herpetofauna of the Katon-Karagai State National Natural Park, *Trudy Katon-Karagayskogo gosudarstvennogo nacional'nogo prirodnogo parka. T. 1. Ust'-Kamenogorsk: Profit*, 2006. P. 131–147.
- Radzhabov B. Yadgarov T. Davlyatov Ya. D. Some rare and endangered snake species of Uzbekistan, *Ohrana zhivotnogo mira i rasteniy Uzbekistana: Tez. dokl. konf. Tashkent: Fan*, 1978. P. 32–33.
- Ruzskiy M. D. Zoodynamics of the Baraba steppe, *Trudy Tomskogo universiteta*. 1946. No. 97. P. 17–68.
- Saraev F. A. Pestov M. V. To the cadastre of reptiles of the Northern and North-Eastern Caspian, *Gerpetologicheskie issledovaniya v Kazahstane i sopredel'nyh stranah. Almaty*, 2010. P. 172–191.
- Selevin V. A. Faunistic materials, *Trudy Sredneaziatskogo gosudarstvennogo universiteta. Seriya 8-a. Zoologiya*. 1935. No. 21. P. 20–22.
- Semenov D. V. Shenbrot G. I. Materials on the herpetofauna of southeast Mongolia, *Gerpetologicheskie issledovaniya v Mongol'skoy Narodnoy Respublike: Sb. nauch. tr. M.*, 1986. P. 110–119.
- Shammakov S. Reptiles of lowland Turkmenistan, *AN Turkmenskoy SSR. Institut zoologii. Ashhabad: Ylym*, 1981. 311 p.
- Shebzuhova E. A. Reptiles of the steppe zone of the Adygei Autonomous Region, *Voprosy gerpetologii. L.: Nauka*, 1981. P. 155–156.
- Shi J. Yang D. Zhang W. Li P. Ding L. In Chinese
- Shilov M. N. A case of carrion eating by Halys pit viper, *Byulleten' MOIP. Otd. biol.* 1956. T. 61, No. 4. Iyul'-Avgust. P. 86.
- Shilov M. N. Materials on terrestrial vertebrates of Kazakhstan, *Trudy Instituta zoologii AN KazSSR*. 1961. T. 15. P. 170–176.
- Shilov M. N. Notes on some reptiles of the Northern Aral Sea, *Trudy Instituta zoologii AN KazSSR*. 1961. T. 15. P. 170–177.
- Shilova E. S. About wintering of the Halys pit viper, *Byulleten' MOIP. Otd. biol.* 1956. T. 61. No. 4. Iyul'-Avgust. P. 86–87.
- Shnitnikov V. I. Reptiles of Semirechye, *Trudy obschestva izucheniya Kazahstana. T. 8, No. 3. Kzyl-Orda: Izdanie obschestva izucheniya Kazahstana*, 1928. 85 p.
- Shul'pin L. M. Materials on mammals and reptiles of the Talas Alatau, *Izvestiya AN KazSSR. Ser. biol.* 1948. T. 51, No. 7. P. 65–83.
- Shutova Yu. V. Class Reptiles Reptilia, *Krasnaya kniga Altayskogo kraya. Redkie i nahodyaschiesya pod ugrozoy ischeznoveniya vidy zhivotnyh. T. 2. Barnaul: OAO «IPP «Altay»*, 2006. P. 43–46.
- Sidorov S. A. Amphibians and reptiles of the Aral Sea, *Byulleten' MOIP. Otd. biol.* 1925. T. 33, No. 1-2. P. 188–200.
- Sillero N., Campos J., Bonardi A., Corti C., Creemers R., Crochet P., Isailović J. C., Denoël M., Ficetola G. F., Gonçalves J., Kuzmin S., Lymberakis P., de Pous Ph., Rodríguez A., Sindaco R., Speybroeck J., Toxopeus B., Vieites D. R., Vences M. Updated distribution and biogeography of amphibians and reptiles of Europe, *Amphibia-Reptilia*. 2014. Vol. 35, No. 1. P. 1–31.
- Simonov E. P. Clarification of the northern border of the range of the Halys pit viper (*Gloydius (Agkistrodon) halys*) and its biotope confinement in the territory of Western Siberia, *Zoologiya. Ser. biol.* 2008. P. 65–70.
- Sindaco R., Venchi A., Grieco C. The Reptiles of the Western Palearctic. 2. Annotated checklist and distributional atlas of the snakes of Europe, North Africa, Middle East and Central Asia, with an update to the Vol. 1. Letina (Italy): Edizioni Belvedere, 2013. 544 p.
- Smirin V. M. On the nesting of the short-toed snake-eagle in the Aral, *Zoologicheskiy zhurnal*. 1959. T. 38, No. 11. P. 1756–1757.
- Smirnovskiy B. N. Poisonous snakes of Kazakhstan and their significance as pests in animal husbandry: Abstract of the dissertation of the candidate of biological sciences. Alma-Ata, 1961. 15 p.
- Smirnovskiy B. N. Poisonous snakes of Kazakhstan. Alma-Ata: Kazsel'hozgiz, 1963. 64 p.
- Sokolov A. S. On the variability of the pylaeus of the common adder (*Vipera berus*) of the Oka-Don Plain, *Voprosy gerpetologii. Puschino; M.*, 2001. P. 270–272.
- Stohlgren T. J., Jarnevich C. S., Esaias W. E., Morisette J. T. Bounding species distribution models, *Current Zoology*. 2011. Vol. 57, No. 5. P. 642–647.
- Tabachishin V. G., Yermokhin M. V. Distribution of *Vipera renardi renardi* (Christoph, 1861), in the Saratov region, Russian Federation, *Herpetozoa*. 2019. Vol. 31, No. 3-4. P. 233–235.
- Tabachishina I. E. Tabachishin V. G. Shlyahtin G. V. To clarify the northern border of the distribution of the eastern steppe viper (*Vipera renardi*) in the Volga region, *Povolzhskiy ekologicheskiy zhurnal*.

2007. No. 3. P. 271–277

- Tabachishina I. E. Tabachishin V. G. Zav'yalov E. V. Morphoecological characteristics of the Lower Volga populations of the steppe viper (*Vipera ursini*), Povolzhskiy ekologicheskiy zhurnal. 2002. No. 1. P. 76–81.
- Terent'ev P. V. Chernov S. A. Key to reptiles and amphibians. M.: Sov. nauka, 1949. 340 p.
- Tkachenko S. V. Verzhuckiy D. B. Holin A. V. Discovery of the Halys pit viper (*Agkistrodon halys* Pall., 1775) in Southwestern Tuva, Baykal'skiy zoologicheskiy zhurnal. 2010. T. 2, No. 5. P. 34–35.
- Toporkova L. Ya. Amphibians and reptiles of the Urals, Fauna evropeyskogo Severa, Urala i Zapadnoy Sibiri. Sverdlovsk: Ural'skiy rabochiy, 1973. P. 84–117.
- Tupikov A. I. Ukrainskiy P. A. Comparative analysis of different approaches to modeling the species range in the Maxent program (on the example of the patterned snake and the steppe viper), Nauchnye vedomosti Belgorodskogo gosuniversiteta. Seriya Estestvennye nauki. 2016. T. 4 (225), No. 34. P. 71–84.
- Tupikova N. V. Komarova L. V. Principles and methods of zoological mapping. M.: Izd-vo MGU, 1979. 192 p.
- Vakker V. G. Parasite fauna of reptiles in the south of Kazakhstan and their role in the circulation of some human and animal helminths: Dip. ... kand. biol. nauk. Alma-Ata: Institut zoologii AN KazSSR, 1971. 365 p.
- Vashetko E. V. Chikin Yu. A. Hodzhaev A. F. Nuridzhanov A. S. Herpetofauna of the Western Tien Shan, Sovremennaya gerpetologiya. 2003. T. 2. C. 24–38.
- Vedmederya V. I. Zinenko A. I. Goncharenko L. A. Catalog of the collections of the Museum of Nature of V. N. Karazin Kharkiv National University. Serpents (Reptilia: Serpentes). Har'kov, 2007. 82 p.
- Velikanov V. P. About the herpetofauna of the Sarykamysh depression, Voprosy gerpetologii. L.: Nauka, 1977. P. 56–57.
- Vershinin V. L. Amphibians and reptiles of the Urals. Ekaterinburg: UrO RAN, 2007. 227 p.
- Vozniyuchuk O. P. Kuranova V. N. Amphibians and reptiles of the Katunsky Reserve and adjacent territory (Central Altai), Sovremennaya gerpetologiya. 2008. T. 8, No. 2. P. 101–117.
- Wang T., Wang G., Innes J., Nitschke C., Kang H. Climatic niche models and their consensus projections for future climates for four major forest tree species in the Asia-Pacific region, Forest Ecology and Management. 2016. No. 360. P. 357–366.
- Yakovlev V. A. Cadastre of amphibians and reptiles of the Republic of Altai, Zhivotnyy mir Altae-Sayanskoy gornoy strany: Sb. nauch. tr. Gorno-Altaysk: RIO «Univer-Print» GAGU, 1999. P. 175–214.
- Yakovlev V. A. On the issue of the eastern border of the range of the steppe viper, Biologicheskie resursy Altayskogo kraya i perspektivy ih ispol'zovaniya: Tez. dokl. k konf. Barnaul, 1984. P. 41.
- Yakovlev V. A. Steppe viper – *Vipera ursini* (Bonaparte, 1835), Krasnaya kniga Respubliki Altay (zhivotnye, 3-e izd.). Gorno-Altaysk, 2017. P. 117–118.
- Yakovleva I. D. Reptiles of Kyrgyzstan. Frunze: Izd-vo AN Kirg. SSR, 1964. 273 p.
- Zav'yalov E. V. Tabachishin V. G. Shlyahtin G. V. Kaybeleva E. I. Mosolova E. Yu. Tabachishina I. E. Yakushev N. N. Cataloging of zoological collections. Issue 2. Stock collections in the herpetofauna monitoring system. Saratov: Izd-vo Sarat. un-ta, 2006. 96 p.
- Zhao E. M., Huang M. H., Zhong Y. Fauna Sinica: Reptilia. Vol. 3. Squamata, Serpentes. Beijing: Science Press, 1999. 460 p.
- Zhdokova M. K. Distribution and some aspects of morphology of the steppe viper *Vipera ursinii* in Kalmykia, Sovremennaya gerpetologiya. 2003a. T. 2. P. 143–147.
- Zhdokova M. K. Ecological and morphological analysis of the amphibian and reptile fauna of Kalmykia: Dip. ... kand. biol. nauk. Saratov, 2003b. 262 p.
- Zima Yu. A. The current state of the population of the steppe viper *Vipera renardi* (Christoph, 1861) in the foothills of the Trans-Ili Alatau (Almaty region), Zoologicheskie issledovaniya za 20 let nezavisimosti Respubliki Kazakhstan: Materialy Mezhdunar. nauch. konf. Almaty, 2011. C. 241–242.
- Zinchenko V. K. Zinchenko Yu. K. Distribution of amphibians and reptiles of the Markakol state reserve, Ohrana okruzhayushey sredy i prirodopol'zovanie Priirtysh'ya. Ch. 2. Ust'-Kamenogorsk, 1990. P. 141–143.
- Zinenko O., Stümpel N., Mazanaeva L. F., Bakiev A., Shiryayev K., Pavlov A., Kotenko T., Kukushkin O., Chikin Y., Duisebayeva T., Nilson G., Orlov N. L., Tuniyev S. B., Ananjeva N. B., Murphy R. W., Joger U. Mitochondrial phylogeny shows multiple independent ecological transitions and northern dispersion despite of Pleistocene glaciations in meadow and steppe vipers (*Vipera ursinii* and *Vipera renardi*), Molecular Phylogenetics and Evolution. 2015. No. 84. P. 85–100.



УДК 591.5:599

МАТЕРИАЛЫ К ИЗУЧЕНИЮ ЭКОЛОГИИ СРЕДНЕЙ БУРОЗУБКИ (*SOREX CAECUTIENS* LAXM.) В ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ АРЕАЛА. СООБЩЕНИЕ 1. ЧИСЛЕННОСТЬ И БИОТОПИЧЕСКОЕ РАЗМЕЩЕНИЕ

ИВАНТЕР
Эрнест Викторович

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

МОИСЕЕВА
Елена Анатольевна

к. б. н., Петрозаводский государственный университет,
emoiseeva@mail.ru

Ключевые слова:
численность
ареал
популяция
доминирование
эвритопия
биотопический
преферендум

Аннотация: В настоящем сообщении на основе материалов многолетних (1958–2018) стационарных и экспедиционных исследований, охвативших Карелию и прилегающие регионы Восточной Фенноскандии, представлен анализ популяционно-экологических особенностей средней бурозубки, обитающей здесь на европейской периферии ареала. Установлено, что в этих условиях данному виду свойствен в целом невысокий по сравнению с сибирскими популяциями уровень численности: 0.07–1.3 экз. на 100 ловушко-суток и 1.4–2.5 экз. на 10 канавко-суток. Средняя бурозубка занимает третье место по численности после обыкновенной и малой бурозубок. В Северной Карелии она составляет в среднем 0.3 экз. на 100 ловушко-суток (5.1 % в уловах мелких млекопитающих), в Средней – 0.7 (4.9 %), в Южной – 0.07 (1.7 %). В суммарных уловах канавками землеройки этого вида составили от общего числа добытых мелких млекопитающих 7.7 %, а в уловах *Soricidae* – 9.4 % (1.07 экз. на 10 канавко-суток). Средний показатель по региону – 0.35 экз. на 100 ловушко-суток. В Восточной Фенноскандии (включая и Восточную Финляндию) средняя бурозубка широко распространенный, но малочисленный вид. При этом она является здесь одним из немногих видов мелких млекопитающих, наиболее болезненно реагирующих на изъятие материнского помета спелых хвойных древостоев. В Сибири же средняя бурозубка – самый характерный вид землероек, доминирующий по численности в большинстве лесных биотопов. В условиях европейской части ареала средняя бурозубка так же, как и в Сибири, достаточно широкий эвритоп, но проявляющий явное тяготение к захлапленным травяно-зеленомошным соснякам с примесью лиственных пород и ели, приуроченным к равнинным ландшафтам со средним увлажнением и мощным слоем лесной подстилки. Здесь в биоценологических группировках местных млекопитающих она, как правило, занимает по численности пятое место, уступая по этому показателю обыкновенной и малой бурозубкам и рыжей и темной полевкам.

© Петрозаводский государственный университет

Подписана к печати: 30 марта 2022

Введение

Будучи в Сибири самым характерным и широко распространенным видом землероек, единолично доминирующим в сообществах мелких млекопитающих, в европейской части ареала средняя бурозубка, обитая у северо-западных границ распространения, повсеместно уступает по численности не только обыкновенной и малой бурозубкам, но и рыжей и темной полевкам. Соответственно большинство публикаций, касающихся экологии данного вида, относится к Сибири, европейские же популяции исследованы совершенно недостаточно. Между тем, обитая здесь в условиях периферии видового ареала, средняя бурозубка вырабатывает весьма эффективные структурно-популяционные адаптации и благодаря этому успешно преодолевает экстремальные экологические условия, сохраняя достаточно высокие показатели численности и репродукции и достаточно стабильное положение в формирующемся населении мелких млекопитающих региона. Так, по уровню численности она стабильно занимает в европейских лесных экосистемах твердое четвертое место, уступая лишь обыкновенной и малой бурозубкам, а из мелких грызунов – рыжей и темной полевкам. Тем не менее если для обыкновенной и малой бурозубок не составляет особого труда назвать более десятка опубликованных за последние десятилетия крупных монографических сводок, не считая общих фаунистических обзоров, где им также посвящено немало страниц, то специальных работ по средней бурозубке для европейской части ареала, по крайней мере нам, не известно ни одной. Так что настоящая публикация, как мы надеемся, вполне сможет стать одним из первых шагов на пути успешной ликвидации этого досадного пробела.

Материалы

Материалом для работы послужили многолетние стационарные и экспедиционные исследования, проводившиеся в течение 60 лет (1958–2018 гг.) и охватившие Восточную Фенноскандию, включающую в себя помимо Карелии и Восточной Финляндии ряд прилежащих регионов таежного Северо-Запада России – Карельский перешеек Ленинградской области и таежные массивы Кольского полуострова. В основе работы – сборы и учеты зверьков, отловленных двумя основными методами: ловушко-линиями (плашки Геро) и ловчими 30-метровыми канавками.

Первым методом, заключавшимся в расстановке параллельных (на расстоянии 25 м одной от другой) линий давилок с приманкой из кусочков смоченного в растительном масле ржаного хлеба (по 25–50 шт. в каждой), было отработано 359600 ловушко-суток и добыто 289 средних бурозубок. За показатель обилия принимали число зверьков, попавших за сутки работы в 100 ловушек (на 100 ловушко-суток), и выраженную в процентах долю особей данного вида в общем улове ловушками (индекс доминирования, %). Учет и отлов канавками проводился с помощью 30-метровых траншей, имевших по три металлических конуса, сужающихся к горловине и врытых таким образом, что верхний край их находился вровень с дном канавки. Показатель обилия – число зверьков, попавших в конусы за 10 суток работы одной канавки (на 10 канавко-суток), и относительное число зверьков данного вида, выраженное в процентах общего числа добытых мелких млекопитающих всех видов (индекс доминирования, %). Общий объем учетов вторым методом составил 9180 канавко-суток, с его помощью было отловлено 1590 средних бурозубок. В итоге общее число добытых и проанализированных по возрасту, состоянию репродуктивной системы, содержанию желудочно-кишечного тракта, линьке волосяного покрова и другим показателям средних землероек составило 1879 экз.

Методы

При анализе уровней численности, количественных оценок биотопической приуроченности, величины пищевых соотношений, разовой плодовитости и других показателей репродукции средней бурозубки и их достоверности, а также при изучении влияния экзо- и эндогенных факторов на ход и интенсивность размножения и численность вида применялись статистические приемы, включающие проверку на нормальность распределения, вычисление средних и их статистических ошибок (методы Стьюдента и Фишера) и проведение регрессионного, корреляционного и дисперсионного анализов, а также определение симметричности и асимметричности распределений (для выявления репродуктивных тенденций в микроэволюции) (Ивантер, Коросов, 1992, 2003).

Результаты

Численность и биотопическое размещение

В общем средняя бурозубка – транспалеарктический вид, повсеместно распространенный на северо-востоке европейской части России, но особенно многочисленный в Сибири и на Дальнем Востоке. Согласно данным специальной литературы (Юдин, 1962, 1971а, 1971б; Долгов, 1985; Докучаев, 1990; Зайцев и др., 2014), численность этого вида в различных частях ареала непостоянна и закономерно снижается по направлению к западу. На Дальнем Востоке и в Восточной Сибири на долю этого вида приходится в уловах Soricidae 38–65 %, и он занимает там первое место, в Западной Сибири и на Урале – 15–43 % (уступает по численности обыкновенной бурозубке), а в Европейской части России – 2–15 % (третье место по численности после обыкновенной и малой бурозубки) (табл. 1).

В пределах европейской части ареала численность средней бурозубки относительно невелика (см. табл. 1). Так, в Северной

Карелии она составляет в среднем 0.3 экз. на 100 ловушко-суток (5.1 % в уловах мелких млекопитающих), в Средней – 0.7 (4.9 %), в Южной – 0.07 (1.7 %). В суммарных уловах канавками землеройки этого вида составили от общего числа добытых мелких млекопитающих 7.7 %, а в уловах Soricidae – 9.4 % (1.07 экз. на 10 канавко-суток). Средний показатель по региону – 0.35 экз. на 100 ловушко-суток. Несколько чаще встречается этот вид в Питкярантском, Пудожском, Кондопожском, Пряжинском и Калевальском районах Карелии (10–22 %), реже в Центральной и Западной частях республики. В Восточной Финляндии средняя бурозубка занимает по численности 5-е место (уступая обыкновенной и малой землеройкам, а также рыжей и темной полевкам), в Сибири же средняя бурозубка – самый характерный вид землероек, в их сообществах является доминантом или субдоминантом.

Таблица 1. Численность средней бурозубки по данным учетов в разных частях ареала

Регион и период учетов	Численность		Источник
	на 100 ловушко-суток	на 10 канавко-суток	
Карелия:			
Приладожье (1966–2014)	0.07	1.4	Наши данные
Заповедник «Кивач» (1975–2005)	1.8	2.0	Кутенков, 2006
Каскеснаволоок (2004–2014)	0.3	2.5	Якимова, 2018
Костомукша (1999–2010)	0.18	1.26	Сиккеля, 2012
Лапландский заповедник (1976–1980)	0.5	0.6	Катаев, 1984
Коми (1978–1987)	1.0	1.1	Куприянова, 1994
Печеро-Илычский заповедник	–	12.9	Бобрецов, 2004
Леса бассейна Вычегды (1950–1976)	1.0	1.3	Куприянова, 1984
Восточное Прибайкалье (1972–1978)	0.7	2.5	Матурова, 1982
Северо-Восточная Азия	–	5.8	Докучаев, 1990
Южная Якутия (1977–1984)	–	3.4	Ревин, 1989

При этом, согласно литературным данным, средняя бурозубка относится к числу наиболее политопных видов землероек, экологически связанных с лесными и таежными биотопами, заселяя те же территории, что и обыкновенная бурозубка, но тяготеет к увлажненным лесам, не избегая заболоченных мест с мощным моховым по-

кровом, осоково-кочкарниковых болот, пойменных лугов и лиственничников разных типов (Строганов, 1957; Юдин, 1962, 1971а; Реймерс, 1966; Реймерс и др., 1968; Ревин, 1968; Пучковский, 1973; Швецов, 1977; Глов и др., 1978; Куприянова, 1976, 1994; Матурова, 1982; Walker's..., 1991; Шадрина, 1994; Бобрецов, 2004).

Наши данные в общем подтверждают этот вывод, особенно об эвритопности вида. Что же касается большей его гигрофильности по сравнению с обыкновенной бурозубкой, то этот тезис выглядит сомнительным в свете отмеченного нами явного тяготения зверьков к сосновым лесам, характеризующихся обычно пониженной влажностью. Правда, внутри сосновых биотопов средние бурозубки селятся на участках с менее сухой почвой, предпочитая захламленные сыроватые низины, но и здесь они не более гигрофильны, чем предыдущий вид. В Волжско-Камском крае средняя бурозубка тоже отдает предпочтение сосновым лесам, и в стациональном размещении ее больше общего с малой бурозубкой, чем с обыкновенной (Попов, 1960). К близкому выводу приходят и некоторые другие авторы (Снигиревская, 1947; Зильберминц, 1950). Между тем в Архан-

гельской области средняя бурозубка менее политопна, чем обыкновенная, и обнаруживает явно выраженное тяготение к сфагновым и зеленомошным соснякам и ельникам, зеленомошным смешанным лесам, где в отдельные годы доминирует, демонстрируя четкий биотопический и временной викариат у этой пары видов (Куприянова, 1978). Будучи типичным восточным палеарктом, средняя бурозубка как в европейской, так и в сибирской частях ареала наиболее густо населяет облесенные суходолы, преимущественно таежного типа – темнохвойные и хвойно-лиственные леса (Юдин и др., 1979). В условиях Печеро-Илычского заповедника (Республика Коми) отмечено отчетливое тяготение этого вида к зеленомошным ельникам и травянистым пойменным еловым лесам (Бобрецов, 2004).

Таблица 2. Биотопическое размещение средней бурозубки в Приладожье

Биотоп	Учет давилками		Учет канавками	
	Экз. на 100 лов.-сут.	Индекс доминирования, %	Экз. на 10 кан.-сут.	Индекс доминирования, %
Сосняки лишайниковые	0.05	2.9	1.00	9.7
Сосняки-зеленомошники	0.13	4.8	2.26	20.1
Ельники травяно-зеленомошные	0.10	2.7	1.46	10.5
Ельники заболоченные	–	–	–	–
Смешанные хвойно-лиственные леса	0.09	2.2	1.10	11.3
Спелые лиственные леса	0.05	1.5	0.61	3.5
Лиственное мелколесье	0.05	0.9	0.29	2.9
Вырубки	0.15	2.4	0.11	2.1
Луга и другие с. х. угодья	0.07	1.5	0.40	3.3
Окраины болот	X	X	0.1	0.7

Примечание. Здесь и в других таблицах X – учеты не проводились.

Как показывают данные наших учетов (табл. 2–4), в Карелии зверьки рассматриваемого вида концентрируются в травяно-зеленомошных сосняках с примесью лиственных пород и ели, которые приурочены к равнинным ландшафтам со средним увлажнением и характеризуются мощным слоем подстилки и рыхлым почвенным покровом. В таких местах средняя бурозубка тяготеет к захламленным участкам и сыроватым низинам, но встречаются и на гривах. Регулярно отлавливались средние бурозубки и в сме-

шанных хвойно-лиственных (из сосны, ели и березы) лесах и в ельниках-зеленомошниках с примесью березы. Монотонные «чистые» сосняки и ельники, спелые лиственные насаждения и другие участки с сильно задернованной почвой заселены ими слабо. Как и другие виды землероек, средняя бурозубка избегает болот и однотипных насаждений без подлеска. В целом же она более стено-топна, чем обыкновенная и малая бурозубки, и распределение ее наиболее специфично.

Таблица 3. Учеты средней бурозубки в заповеднике «Кивач» (число зверьков на 10 канавко-суток) (по: Ивантер, 1975)

Биотоп	1959 г.					1961 г. 1962 г.	
	июнь	июль	август	сентябрь	за весь год		
Сосняки лишайниковые	–	0.64	1.25	0.8	1.1	1.2	–
Сосняки травяно-зеленомошные	3.2	1.6	2.5	0.4	2.4	1.2	1.3
Ельники-зеленомошники	0.9	1	2.3	3.4	1.4	–	?
Спелые березняки с елью	0.9	1	1.3	3.5	1	0.2	–
Луга среди смешанного леса у поселков	0.9	1.3	0.6	1.9	0.8	?	?
Осоковый кочкарник	?	–	–	–	–	?	?
В среднем для всей территории заповедника	1.9	0.9	1.5	1.9	1.2	0.5	0.3

Сезонные изменения биотопической приуроченности средней бурозубки в общих чертах сходны с отмеченными у обыкновенной бурозубки (Ивантер, 1975). Весной и в начале лета она встречается в ограниченном числе самых благоприятных биотопов: в чернично-травяных сосняках, в смешанном лесу по кромкам болот и в зеленомошных с примесью березы ельниках, а с середины лета, когда начинается массовое расселение молодняка, занимает гораздо более широкий спектр местообитаний, но печать предпочтения по-прежнему лежит на биотопах,

указанных выше. Осенью к ним прибавляются зарастающие вырубки и спелые лиственные леса.

В условиях Восточной Финляндии средняя бурозубка – широко распространенный, но малочисленный вид, делящей с малой бурозубкой 2-е и 3-е места по степени доминирования в уловах землероек. При этом средняя бурозубка – один из немногих видов мелких млекопитающих, демонстрирующих вполне четкую реакцию на изъятие материнского помета спелых хвойных древостоев.

Таблица 4. Сводные данные по биотопическому распределению средней бурозубки в Восточной Финляндии

Биотопы	Учет давилками				Учет канавками			
	абс.	на 100 лов.-сут.	%	коэффициент верности биотопу	абс.	на 10 кан.-сут.	%	коэффициент верности биотопу
Сосняки лишайниковые	7	0.05	2.9	-0.14	12	1.00	9.7	-0.37
Сосняки-зеленомошники	16	0.10	4.8	+0.86	511	2.29	20.1	+0.33
Ельники травяно-зеленомошные	38	0.07	2.04	+0.57	49	1.56	10.5	-0.24
Спелые лиственные и смешанные леса	37	0.82	7.53	+1.57	98	0.85	7.5	+0.89
Лиственное мелколесье	2	0.01	0.25	-0.57	59	0.29	3.55	-0.73
Молодые зарастающие вырубки	11	0.15	2.45	-1.0	X	X	X	X
Луга и другие с. х. угодья	6	0.07	1.5	-0.82	27	0.40	3.3	-0.29
Окраины болот	–	–	–	–	4	0.1	0.7	-1.2

Согласно сводным данным учетов (см. табл. 4), показатель обилия этого вида на открытых вырубках в 6–7 раз ниже, чем в хвойных лесах. Еще более резко снижается индекс доминирования. В отлове же ловчими канавками этот вид на вырубках вообще не встречен.

Обращает внимание, что из четырех типов вырубок, где проводились ежегодные учеты давилками, средние бурозубки отлавливались только на осоково-сфагновой лесосеке. Однако уже в молодняках 6–15 лет (одна из промежуточных стадий лесовос-

становления) численность этого вида (при учетах давилками) приближается к показателям контроля (сосняки 100–120 лет), а в сомкнутых насаждениях 16–20 лет уже превышает эти значения. Таким образом, при формировании вторичных сомкнутых хвойных древостоев уже через 30–40 лет после рубки может существенно увеличиться доля средней бурозубки в составе биотопической группировки при учетах давилками до 4 %, а при использовании ловчих канавок (сосновые жердняки) – даже 50 %.

Таблица 5. Изменения численности и соотношения видов землероек-бурозубок в коренных и трансформированных рубками биотопах

Биотоп	Обыкновенная бурозубка			Средняя бурозубка			Малая бурозубка		
	I	II	III	I	II	III	I	II	III
Учеты ловушко-линиями									
Сосняки зеленомошные, спелые	1.7	35	93	0.06	1.0	3.5	0.06	1.0	3.5
Ельники зеленомошные, спелые	1.6	34	91	0.08	1.2	4.5	0.08	1.2	4.5
Открытые вырубки	3.7	41	97	0.01	0.1	0.4	0.1	1.1	2.6
Молодняки 6–20 лет	2.8	39	95	0.04	0.6	1	0.12	1.5	4.0
21–40 лет	0.6	23	82	0.1	4.0	14	0.03	1.0	4.0
Вторичные древостои 50–80 лет	2.2	46	94	0.03	0.4	2	0.1	3.0	6.0
Семенные куртины	1.6	38	94	–	–	–	0.1	2.0	–
Недорубы	2.8	39	100	–	–	–	–	–	3.0
Экотоны (лес-вырубка)	3.0	46	94	0.1	1.0	3	0.1	1.0	
Учеты ловчими канавками									
Сосняки зеленомошные, спелые	2.1	36	74	0.1	2	5	0.6	12	21
Ельники зеленомошные, спелые	2.0	53	71	0.5	13	18	0.3	7	11
Открытые вырубки	2.1	47	84	–	–	–	0.4	9	16
Молодняки 6–20 лет	2.9	64	88	0.1	1	3	0.3	7	9
20–30 лет (смешанные)	1.7	39	96	0.03	3	2	0.03	3	2
20–40 (хвойные)	–	–	–	0.5	50	50	0.5	50	50
Вторичные древостои 50–80 лет	1.1	24	46	0.2	4	8	1.1	24	46
Семенные куртины	2.1	31	53	0.3	4	7	1.6	23	40
Недорубы	3.5	66	78	0.3	5	7	0.7	12	15

Примечание. I – численность (экз. на 100 ловушко-суток или на 10 канавко-суток), II – % от улова мелких млекопитающих, III – % от улова землероек.

Обсуждение

В целом средняя бурозубка – единственный в Восточной Фенноскандии вид, численность которого в древостоях от 21 до 30–35 лет выше, чем в других биотопах. Не исключено, что одной из причин этого стали межвидовые отношения. Можно, в частности, предположить, что средняя бурозубка как менее «конкурентоспособный» вид увеличивает свою численность только в местах (и в периоды) низкой численности «фоновых» вида, т. е. обыкновенной бурозубки. По нашему мнению, не следует отбрасывать возможность конкурентного подавления средней бурозубки в трансформированных рубками биотопах достигающим высокой численности видом-доминантом (обыкновенной бурозубкой), хотя это предположение и требует дополнительного подтверждения.

Нередко приходится наблюдать не совсем обычный характер использования средней бурозубкой семенных куртин и недорубов. В давилки в этих биотопах не было поймано ни одного зверька этого вида, тогда как показатель учета канавками оказался здесь одним из самых высоких. Можно предполагать, что в семенных куртинах и недорубах нет постоянного оседлого населения средней бурозубки и для данного вида они служат лишь территорией расселения молодых, более подвижных зверьков, которые чаще отлавливаются канавками. Косвенно это подтверждается тем, что в недорубах и семенных куртинах в канавки попадались только молодые зверьки.

Глубокая антропогенная трансформация хвойных лесов в целом негативно сказывается на уровне численности средней бурозубки. За почти три десятилетия наблюдений средний показатель численности этого вида оказался на вырубках в несколько раз ниже, чем в крупных массивах сосновых лесов. Одновременно проявилась тенденция к увеличению численности средней бурозубки в ландшафтах с преобладанием сосновых лесов и пересеченным рельефом. В отдельных пунктах исследований она входила в состав доминантов (Курхинен и др., 2006).

Наблюдения показали, что средние бурозубки способны заселять довольно широкий спектр сосняков различных типов, особенно в годы низкой численности обыкновенной бурозубки. В центральной

Карелии средняя бурозубка абсолютно доминировала в сосняках брусничных и багульниковых при довольно высокой для этого вида численности (соответственно 0.6 и 3.0 экз. на 100 ловушко-суток). Популяция обыкновенной бурозубки в этот период переживала глубокую депрессию, и основной «фон» населения землероек составила средняя бурозубка, что отмечается в Карелии довольно редко (Ивантер, 1975; Курхинен и др., 2006). В этой ситуации средняя бурозубка заселяла как «сухие» (брусничный), так и «влажные» (багульниковый) типы сосняков. В процессе специальных зимних учетов в 1980 г. из 8 биотопов средняя бурозубка была встречена только в сомкнутом сосновом молодняке (в возрасте около 30–35 лет), где составила 11 % отлова. Тяготение средней бурозубки к сосновым лесам отмечено и в предыдущих исследованиях (Попов, 1960; Ивантер, 1975; Бобрецов, 2004). В ельниках и на вырубках еловых древостоев за три года специальных наблюдений (1981–1983) не было поймано ни одного экземпляра средней бурозубки. В лиственных насаждениях этот вид предпочитает сомкнутые молодняки и пограничные полосы между ельником и лиственным мелколесьем. Здесь численность этого вида составила в среднем 0.7 экз. на 100 ловушко-суток (50 % от общего улова мелких млекопитающих).

Заключение

Таким образом, в целом средняя бурозубка демонстрирует четкую отрицательную реакцию на сплошную рубку леса и формирование открытых и полукрытых стадий (вырубки, молодняки). Через 15–20 лет плотность населения вида восстанавливается, однако максимальных значений численность и доминирование достигают только в сомкнутых хвойных молодняках. В общем же фрагментация хвойных лесов, глубокая и длительная трансформация лесных ландшафтов при лесозексплуатации снижают уровень численности средней бурозубки в несколько раз. Что же касается специфических видовых реакций землероек на рубки, то в отличие от доминирующей обыкновенной бурозубки, население которой в процессе лесовосстановления увеличивается в численности, но теряет в стабильности и становится неустойчивым, и популяции малой бурозубки, которая снижает из-за рубок уровень плотности, но приобретает необходимую стабильность и достаточную

устойчивость, население средней бурозубки, хотя и испытывает в условиях массовой лесозаготовки однозначное отрицательное воздействие (становится и малочисленным, и нестабильным), но все же неплохо сохраняется, пусть даже на самом низком уровне и преимущественно лишь в молодых хвойных насаждениях.

Анализ значений коэффициентов верности биотомам у средней бурозубки

позволяет, наряду с тяготением этого вида к лесным биотомам, а также увлажненным, а местами и заболоченным местообитаниям, говорить о некоторой индифферентности вида к выбору местообитаний. В то же время на европейской окраине ареала ее вполне можно считать характерным видом березово-осиновых лесов, избегающим открытых пространств, лугов и полей.

Библиография

- Бобрецов А. В. Насекомоядные // Млекопитающие Печоро-Илычского заповедника . Сыктывкар: Коми кн. изд-во, 2004. С. 206–301.
- Глотов И. Н., Ермаков Л. Н., Кузякин В. А. и др. Сообщества мелких млекопитающих Барабы . Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1978. 231 с.
- Долгов В. А. Бурозубки Старого Света . М.: Изд-во МГУ, 1985. 219 с.
- Докучаев Н. Е. Экология бурозубок Северо-Восточной Азии . М.: Наука, 1990. 160 с.
- Зайцев М. В., Войта Л. Л., Шефтель Б. И. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Насекомоядные . СПб.: Наука, 2014. 391 с.
- Зильберминц И. В. Экология землероек и значение их в биоценозе нижнего яруса леса : Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1950. 18 с.
- Ивантер Э. В. Популяционная экология мелких млекопитающих таежного Северо-Запада СССР . Л.: Наука, 1975. 230 с.
- Ивантер Э. В., Коросов А. В. Введение в количественную биологию : Учеб. пособие. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2003. 304 с.
- Ивантер Э. В., Коросов А. В. Основы биометрии. Введение в статистический анализ биологических явлений и процессов . Петрозаводск: Изд-во ПГУ, 1992. 168 с.
- Катаев Г. Д. Мелкие млекопитающие Лапландского заповедника и его охранной зоны // Мелкие млекопитающие заповедных территорий. М., 1984. С. 32–44.
- 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. Сем. Soricidae – землеройковые // Фауна европейского Северо-Востока России. Млекопитающие. СПб.: Наука, 1994. Т. 2, Ч. 1. С. 11–67.
- Куприянова И. Ф. Численность и биотопические взаимоотношения бурозубок (Insectivora, Soricidae) в Архангельской области // Фауна и экология животных. М.: МГПИ им. В. И. Ленина, 1976. Ч. 2. С. 170–184.
- Курхин Ю. П., Данилов П. И., Ивантер Э. В. Млекопитающие Восточной Финляндии в условиях антропогенной трансформации таежных экосистем . М.: Наука, 2006. 208 с.
- Кутенков А. П. Тридцать лет работы стационаров по учету мелких млекопитающих в заповеднике «Кивач»: Основные итоги и обсуждения результатов // Труды заповедника «Кивач». Петрозаводск, 2006. Вып. 3. С. 80–106.
- Матурова Р. Т. Мелкие млекопитающие хребта Улан-Бургасы (Восточное Забайкалье) . Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1982. 101 с.
- Попов В. А. Млекопитающие Волжско-Камского края . Казань, 1960. 466 с.
- Пучковский С. В. К вопросу о закономерностях биотопического распределения бурозубок // Труды Свердловского педагогического института. 1973. № 221. С. 109–125.
- Ревин Ю. В. Млекопитающие южной Якутии . Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1989. 321 с.
- Ревин Ю. В. Эколого-фаунистический очерк насекомоядных и мелких грызунов Олекмо-Чарского нагорья // Материалы по биологии и динамике численности мелких млекопитающих Якутии. Якутск, 1968. С. 5–86.
- Реймерс Н. Ф. Птицы и млекопитающие южной тайги Средней Сибири . М.; Л.: Наука, 1966. 419 с.
- Реймерс Н. Ф., Воронов Г. А., Загородских Е. Е., Алина А. В. Насекомоядные и грызуны Сахалина и Курильских островов // Труды Пермского государственного педагогического института. 1968. Т. 61. С. 35–99.
- Сиккеля Н. С. Мелкие млекопитающие Костомукшского заповедника : Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск, 2006.
- Снигиревская Е. М. Материалы по биологии размножения и колебания численности землероек в Башкирском заповеднике // Труды Башкирского государственного заповедника. 1947. Вып.

1. С. 12–18.

- Строганов С. У. Звери Сибири. Насекомоядные . М.: Изд-во АН СССР, 1957. 267 с.
- Шадрина Е. Г. Мелкие млекопитающие северной тайги низовьев реки Индигирки : Автореф. дис. ... канд биол. наук. Новосибирск, 1994. 21 с.
- Швецов Ю. Г. Мелкие млекопитающие Байкальской котловины . Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1977. 157 с.
- Юдин Б. С. Насекомоядные млекопитающие Сибири: Определитель . Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1971а. 170 с.
- Юдин Б. С. Фауна землероек (Mammalia, Soricidae) севера Западной Сибири // Биологические проблемы Севера. Магадан, 1971б. Вып. 48. С. 48–53.
- Юдин Б. С. Экология бурозубок (род *Sorex*) Западной Сибири // Вопросы экологии, зоогеографии и систематики животных: Труды Биологического института СО АН СССР. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1962. 170 с.
- Юдин Б. С., Галкина Л. И., Потапкина А. Ф. Млекопитающие Алае-Саянской горной страны . Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1979. 293 с.
- Якимова А. Е. Результаты мониторинга мелких млекопитающих в Средней Карелии // Труды Карельского НЦ РАН. Сер.: Биогеография. 2018. № 1. С. 67–80.
- Walker's Mammals of the World. Fifth Edition. Vol. 1 / Ronald M. Nowak. Baltimore and London: Johns Hopkins University Press, 1991.

MATERIALS FOR THE STUDY OF THE ECOLOGY OF THE COMMON SHREW (*SOREX CAECUTIENS* LAXM.) IN THE EUROPEAN PART OF ITS RANGE. MESSAGE 1. ABUNDANCE AND BIOTOPIC DISTRIBUTION

IVANTER
Ernest Viktorovich

DSc, Petrozavodsk state university, ivanter@petrsu.ru

MOISEEVA
Elena Anatolievna

PhD, Petrozavodsk state university, emoiseeva@mail.ru

Keywords:
number
area
population
dominance
eurytopy
biotopic preference

Summary: This report presents an analysis of the population-ecological characteristics of the masked shrew that lives on the European periphery of the range. It is based on the materials of long-term (1958–2018) stationary and expeditionary studies covering Karelia and the adjacent regions of Eastern Fennoscandia. It was found that under these conditions, this species is characterized by a generally low abundance level compared to Siberian populations: 0.07–1.3 ind. for 100 trap-days and 1.4–2.5 ind. for 10 ditch-days, ranking third in number after the common and small shrews. In northern Karelia, it averages 0.3 ind. for 100 trap-days (5.1 % in the catches of small mammals), 0.7 (4.9 %) in the middle Karelia, and 0.07 (1.7 %) in the southern Karelia. In total catches by ditches, shrews of this species accounted for 7.7 % of the total number of small mammals caught, and in catches of Soricidae – 9.4 % (1.07 ind. per 10 ditch-days). The average indicator for the region is 0.35 ind. per 100 trap-days. In Eastern Fennoscandia (including eastern Finland), the common shrew is a widespread species but having a small number. At the same time, it is here one of the few species of small mammals that most painfully react to the removal of the maternal canopy of mature coniferous stands. In Siberia, the masked shrew is the most typical species of shrews, dominating in most forest biotopes. In the conditions of the European part of the range, as well as in Siberia, the masked shrew is a fairly wide eurytope, but it manifests a clear attraction to cluttered grass-green-moss pine forests with an admixture of hardwoods and spruce, confined to flat landscapes with average moisture and a thick layer of forest litter. Here, in the biocenotic groups of local mammals, it, as a rule, occupies the fifth place in terms of abundance, yielding in this indicator to the common and small shrews and red-backed and field voles.

Published on: 24 March 2022

References

- Bobrecov A. V. Insectivores. Mammals of the Pechoro-Ilychsky Reserve. Syktyvkar: Komi kn. izd-vo, 2004. P. 206–301.
- Dokuchaev N. E. Ecology of the shrews of Northeast Asia. M.: Nauka, 1990. 160 p.
- Dolgov V. A. Shrews of the Old World. M.: Izd-vo MGU, 1985. 219 p.
- Glotov I. N. Erdakov L. N. Kuzyakin V. A. Communities of small mammals of Baraba. Novosibirsk: Nauka. Sib. otd-nie, 1978. 231 p.
- Ivanter E. V. Korosov A. V. Fundamentals of biometrics. Introduction to statistical analysis of biological phenomena and processes. Petrozavodsk: Izd-vo PGU, 1992. 168 p.
- Ivanter E. V. Korosov A. V. Introduction to quantitative biology: Ucheb. posobie. Petrozavodsk: Izd-vo PetrGU, 2003. 304 p.
- Ivanter E. V. Population ecology of small mammals in the taiga North-West of the USSR. L.: Nauka, 1975. 230 p.
- Kataev G. D. Small mammals of the Lapland Reserve and its buffer zone, Melkie mlekopitayuschie zapovednyh territoriy. M., 1984. P. 32–44.

- Kupriyanova I. F. Biotopic groupings of small mammals and the 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. Number and biotopic relationships of shrews (Insectivora, Soricidae) in the Arkhangelsk region, Fauna i ekologiya zhivotnykh. M.: MGPI im. V. I. Lenina, 1976. Ch. 2. P. 170–184.
- Kupriyanova I. F. Sem. Soricidae – shrews, Fauna evropeyskogo Severo-Vostoka Rossii. Mlekopitayushchie. SPb.: Nauka, 1994. T. 2, Ch. 1. P. 11–67.
- Kurhinen Yu. P. Danilov P. I. Ivanter E. V. Mammals of Eastern Fennoscandia under conditions of anthropogenic transformation of taiga ecosystems. M.: Nauka, 2006. 208 p.
- Kutenkov A. P. Thirty years of work of stationary stations for the registration of small mammals in the Kivach Nature Reserve: Main results and discussions of the results, Trudy zapovednika «Kivach». Petrozavodsk, 2006. Vyp. 3. P. 80–106.
- Maturova R. T. Small mammals of the Ulan-Burgasy Ridge (Eastern Transbaikalia). Novosibirsk: Nauka. Sib. otd-nie, 1982. 101 p.
- Popov V. A. Mammals of the Volga-Kama region. Kazan', 1960. 466 p.
- Puchkovskiy S. V. On the question of regularities in the biotopic distribution of shrews, Trudy Sverdlovskogo pedagogicheskogo instituta. 1973. No. 221. P. 109–125.
- Revin Yu. V. Ecological and faunistic essay on insectivorous and small rodents of the Olekma-Charsky Highland, Materialy po biologii i dinamike chislennosti melkih mlekopitayushchih Yakutii. Yakutsk, 1968. P. 5–86.
- Revin Yu. V. Mammals of southern Yakutia. Novosibirsk: Nauka. Sib. otd-nie, 1989. 321 p.
- Reymers N. F. Voronov G. A. Zagorodskih E. E. Alina A. V. Insectivores and rodents of Sakhalin and the Kuril Islands, Trudy Permskogo gosudarstvennogo pedagogicheskogo instituta. 1968. T. 61. P. 35–99.
- Reymers N. F. Birds and mammals of the southern taiga of Central Siberia. M.; L.: Nauka, 1966. 419 p.
- Shadrina E. G. Small mammals of the northern taiga of the lower reaches of the Indigirka River: Avtoref. dip. ... kand. biol. nauk. Novosibirsk, 1994. 21 p.
- Shvecov Yu. G. Small mammals of the Baikal basin. Novosibirsk: Nauka. Sib. otd-nie, 1977. 157 p.
- Sikkelya N. S. Small mammals of the Kostomuksha Reserve: Avtoref. dip. ... kand. biol. nauk. Petrozavodsk, 2006.
- Snigirevskaya E. M. Materials on the biology of reproduction and fluctuations in the number of shrews in the Bashkir Reserve, Trudy Bashkirskogo gosudarstvennogo zapovednika. 1947. Vyp. 1. P. 12–18.
- Stroganov S. U. Beasts of Siberia. Insectivores. M.: Izd-vo AN SSSR, 1957. 267 p.
- Walker's Mammals of the World. Fifth Edition. Vol. 1, Ronald M. Nowak. Baltimore and London: Johns Hopkins University Press, 1991.
- Yakimova A. E. Results of monitoring of small mammals in Central Karelia, Trudy Karel'skogo NC RAN. Ser.: Biogeografiya. 2018. No. 1. P. 67–80.
- Yudin B. S. Galkina L. I. Potapkina A. F. Mammals of the Alai-Sayan mountain country. Novosibirsk: Nauka. Sib. otd-nie, 1979. 293 p.
- Yudin B. S. Ecology of shrews (genus *Sorex*) of Western Siberia, Voprosy ekologii, zoogeografii i sistematiki zhivotnykh: Trudy Biologicheskogo instituta SO AN SSSR. Novosibirsk: Nauka. Sib. otd-nie, 1962. 170 p.
- Yudin B. S. Fauna of shrews (Mammalia, Soricidae) in the north of Western Siberia, Biologicheskie problemy Severa. Magadan, 1971b. Vyp. 48. P. 48–53.
- Yudin B. S. Insectivorous mammals of Siberia: Determination Key. Novosibirsk: Nauka. Sib. otd-nie, 1971a. 170 p.
- Zaycev M. V. Voyta L. L. Sheftel' B. I. Mammals of the fauna of Russia and adjacent territories. Insectivores. SPb.: Nauka, 2014. 391 p.
- Zil'bermanc I. V. Ecology of shrews and their significance in the biocenosis of the lower tier of the forest: Avtoref. dip. ... kand. biol. nauk. M., 1950. 18 p.



УДК 574.52

ДИНАМИКА ЗАРАСТАНИЯ ВОЛГОГРАДСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА (1972–2018 ГГ.)

КОЧЕТКОВА
Анна Игоревна

канд. биол. наук, Волжский филиал федерального государственного автономного образовательного учреждения высшего образования Волгоградский государственный университет, AIKochetkova@mail.ru

БРЫЗГАЛИНА
Елена Сергеевна

Волжский филиал федерального государственного автономного образовательного учреждения высшего образования Волгоградский государственный университет, bryzgalina_elena@mail.ru

ФИЛИППОВ
Олег Васильевич

канд. геогр. наук, Волжский филиал федерального государственного автономного образовательного учреждения высшего образования Волгоградский государственный университет, ovfilippov@list.ru

БАРАНОВА
Мария Сергеевна

Волжский филиал федерального государственного автономного образовательного учреждения высшего образования Волгоградский государственный университет, unlesi@mail.ru

Ключевые слова:
Волгоградское водохранилище
высшая водная растительность
картографирование
динамика зарастания
уровенный режим
космические снимки
ГИС-технологии

Аннотация: В статье представлены результаты оценки пространственно-временной динамики зарастания мелководий Волгоградского водохранилища высшей водной растительностью за период с 1972 по 2018 г. Результаты тематической обработки снимков Landsat, картографического анализа процессов зарастания с использованием ГИС-технологий и сопоставление с данными натурных исследований позволили выявить особенности и динамику зарастания для водохранилища в целом и участков в частности. Выявлена общая многолетняя тенденция, выраженная в последовательной смене двух фаз зарастания мелководий водохранилища. Первая фаза медленного зарастания акватории водохранилища длилась с 1972 по 1991 г. с показателем 0.9 % от площади водного объекта, вторая фаза быстрого импульсивного зарастания – с 1991 по 2018 г. с показателем 6.7–10.5 %. При этом установлено, что динамика зарастания в значительной степени связана с уровнем режимом водохранилища. Пространственно-временная структура зарастания высшей водной растительностью Волгоградского водохранилища характеризуется гетерогенностью по участкам. По степени зарастания (процент от исследуемого участка) за современный 5-летний период очень слабо заросшим является озерный (нижний) участок от пос. Ровное до плотины Волжской ГЭС у города Волжский (3.8–4.1 %); слабо заросшим является речной (верхний) участок от плотины Саратовской ГЭС до города Маркс (6.8–8.9 %); умеренно заросший – озерно-речной (средний) участок от города Маркс до пос. Ровное (12.0–14.3 %).

© Петрозаводский государственный университет

Рецензент: В. В. Соловьева

Рецензент: П. А. Любин

Получена: 07 декабря 2019

Подписана к печати: 25 марта 2022

Введение

Волгоградское водохранилище образовано перекрытием Волги плотиной Волжской ГЭС выше Волгограда 31 октября 1958 г. Протяженность Волгоградского водохранилища составляет 524 км; полный объем при нормальном подпорном уровне (НПУ) – 31.5 км³; площадь водной поверхности при НПУ – 3120 км²; объем сливной призмы – 8.3 км³; средняя ширина близка к 6.0 км, а наибольшая – к 17 км (с островами). Средняя глубина водохранилища на момент его создания составляла 10.1 м, а максимальная – 41 м (Волгоградское водохранилище..., 1976). Следует отметить, что после своего создания Волгоградское водохранилище входило в первую тройку величайших водохранилищ мира по площади зеркала (если учитывать только водохранилища в долинах крупных равнинных рек), уступая Куйбышевскому и Рыбинскому. А по общему объему водной массы было вторым после Куйбышевского. В настоящее время оно входит во вторую десятку рейтинга крупнейших водохранилищ мира.

Волгоградское водохранилище играет многофункциональную роль в народном хозяйстве: забор воды на питьевые, промышленные и сельскохозяйственные нужды населения, туризм, судоходство, рыболовство и рыбоводство. И в связи с этим актуальным является вопрос, связанный с сохранением его природного аквального комплекса и возможного приумножения возобновляемых ресурсов, в частности водных биологических. В водных экосистемах важную средообразующую и трофическую функции выполняют высшие водные растения (ВВР). Известно, что макрофиты формируют около 30 % общей первичной продукции водной экосистемы Волгоградского водохранилища и степень их развития во многом зависит от уровня режима водоема. Интенсивное зарастание мелководий макрофитами приводит к рыбохозяйственной деградации наиболее рыбопродуктивных мелководных участков (Шашуловский, Мосияш, 2010). В качестве примера можно привести зарастание отмелей и кос, образующихся на выходе из заливов, которое часто приводит к их отделению от основной акватории и, следова-

тельно, уменьшению мест для нереста рыб.

В связи с вышесказанным целью работы является анализ динамики зарастания высшей водной растительностью и уровня режима воды Волгоградского водохранилища с 1972 по 2018 г.

Задачи, поставленные для достижения данной цели:

1. Обобщение архивных фондовых и библиографических материалов по оценке зарастания Волгоградского водохранилища.
2. Подбор информации по средневзвешенным уровням воды на участках водохранилища.
3. Создание базы данных космических снимков для последующего анализа и вычисления показателя зарастания.
4. Агрегирование информации по зарастанию Волгоградского водохранилища из разных источников и анализ зависимостей данного показателя от уровня режима мето

Материалы

В качестве материалов для написания данной статьи были использованы космические снимки Landsat, архивные данные результатов экспедиций и библиографические сведения. Для анализа зарастания Волгоградского водохранилища были использованы космические снимки Landsat OLI за период с 2014 по 2018 г.

Полевые материалы по зарастанию репрезентативных мелководий Волгоградского водохранилища были получены в ходе экспедиций 2009–2017 гг. по проекту «Волжский плавучий университет» и экспедиций ФГУ «Управление эксплуатации Волгоградского водохранилища». К таким мелководьям относились заливы Даниловский, Мордовский, Карагачев, Карагачева балка, Другалка, Томатный, Суводский, Нижний Ураков.

Информация о гидрологическом режиме Волгоградского водохранилища в работе представлена в виде средневзвешенных уровней воды с 1986 по 2018 г. Материалы по среднегодовым значениям уровня воды предоставлены Волгоградским центром по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды в рамках сотрудничества.

На основании обобщений литературных

источников, приведенных в работе А. И. Кочетковой (2013), сделан ретроспективный анализ зарастания за 1972, 1981, 1991, 1995, 2003, 2000, 2007, 2010 гг. В результате агрегирования данных из литературных источников с 1972 по 2010 г. и материалов космомониторинга за 2014, 2015, 2017, 2018 гг. появилось полноценное представление о процессе зарастания Волгоградского водохранилища с момента его появления и по настоящее время. Материалы по степени зарастания Волгоградского водохранилища, представленные в данной работе за 1972 г. (Экзерцев, Лисицина, 1984) и 1981 г. (Закора, Синицына, 1983), были получены ранее исследователями методами визуального анализа.

Результаты за 1991–2010 г. по зарастанию Волгоградского водохранилища были получены авторами на основании обобщения материалов полевых исследований, архивных данных Института биологии внутренних вод РАН и, в некоторой степени, дистанционных методов исследования.

В целях оценки динамики зарастания за период 2014–2018 гг. была создана база данных, состоящая из космических снимков Landsat OLI. Выходные данные используемых космических снимков приведены в табл. 1. Следует отметить, что для анализа зарастания были подобраны снимки, охватывающие период пика вегетативной активности высшей водной растительности.

Таблица 1. Информация о спутниковых снимках, используемых в анализе зарастания Волгоградского водохранилища за 2014–2018 гг.

№ п/п	Наименование файла	Дата съемки
1	LC08_L1TP_172026_20140810_20170420_01_T1	10.08.2014
2	LC08_L1TP_171025_20140904_20170420_01_T1	04.09.2014
3	LC08_L1TP_171024_20140920_20170419_01_T1	20.09.2014
4	LC08_L1TP_172026_20150813_20170406_01_T1	13.08.2015
5	LC08_L1TP_171024_20150907_20170404_01_T1	07.09.2015
6	LC08_L1TP_171025_20150907_20170404_01_T1	07.09.2015
7	LC08_L1TP_171025_20170811_20170824_01_T1	11.08.2017
8	LC08_L1TP_171026_20170811_20170824_01_T1	11.08.2017
9	LC08_L1TP_171024_20170912_20170928_01_T1	12.09.2017
10	LC08_L1TP_172024_20180821_20180829_01_T1	21.08.2018
11	LC08_L1TP_172025_20180821_20180829_01_T1	21.08.2018
12	LC08_L1TP_172026_20180821_20180829_01_T1	21.08.2018
13	LC08_L1TP_170024_20180908_20180912_01_T1	08.09.2018
14	LC08_L1TP_171024_20180915_20180928_01_T1	15.09.2018

Методы

Для оценки степени зарастания использовались методы натурных наблюдений, дистанционного зондирования (ДЗЗ), ГИСТехнологий, литературного анализа.

Для оценки зарастания методом ДЗЗ был выбран часто используемый для дешифрирования растительности синтез каналов 5–4–3, в котором растительные сообщества представлены многообразием оттенков красного цвета (Высоцкий и др., 2012). Корректность результатов дешифрирования проверялась данными полевого картографирования репрезентативных участков зарастания. Методика оценки зарастания высшей водной растительностью дистанционными методами исследования была апробирована в диссертационном исследовании

А. И. Кочетковой (2013). Анализ космических снимков выполнялся в программном комплексе ScanEx Image Processor 3.6. Выделение высшей водной растительности производилось методом ISODATA.

Полевые методы включали в себя картографирование и геоботаническое описание высшей водной растительности. Картирование растительности проводилось с лодки маршрутным методом на 8 участках Волгоградского водохранилища в пределах Волгоградской области. Полевые исследования были реализованы в июле – это период максимальной физиологической активности высших водных растений (рис. 1). Картографирование производилось с лодки маршрутным методом и включало в себя сплошное оконтуривание растительных группировок с

помощью GPS-приемников. При реализации данных работ использовались методики В. М. Катанской (1981), В. Г. Папченкова (2001).

Сравнительный анализ данных по зарастанию акватории за июль 2010 г., получен-

ных в результате полевых исследований и дешифрированию космических снимков за аналогичный временной период, показал расхождение результатов в среднем на 8.6 %, что составляет 31049 м² (табл. 2).

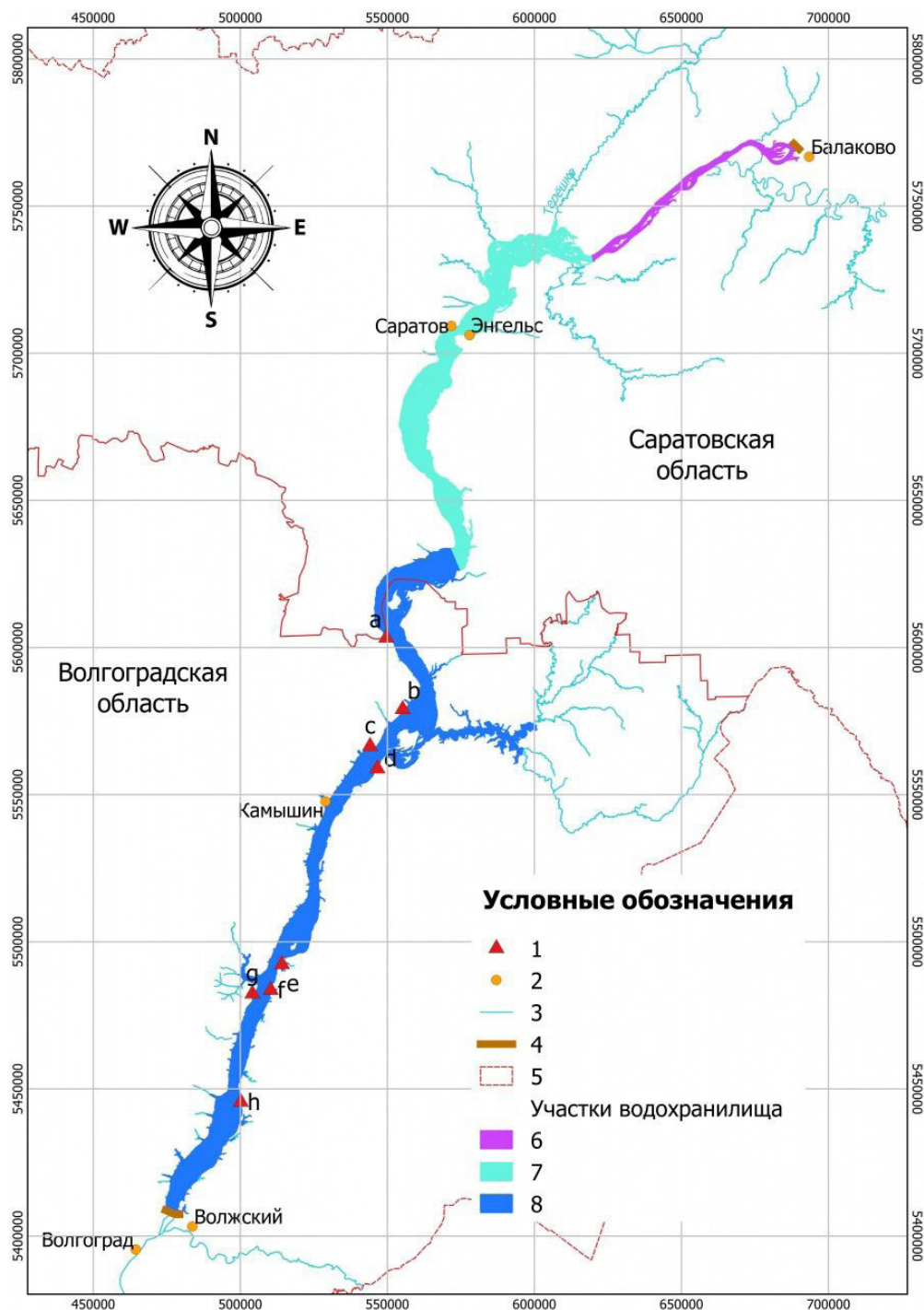


Рис. 1. Схема Волгоградского водохранилища и расположение участков исследования: 1 – репрезентативные мелководья (а – Даниловский; b – Другалка; с – Нижний Ураков; d – Томатный; e – Карагачёв; f – Мордовский; g – Суводская балка; h – Карагачёва балка); 2 – населенные пункты; 3 – гидросеть; 4 – плотины ГЭС; 5 – административные границы. Участки водохранилища: 6 – речной участок; 7 – озерно-речной участок; 8 – озерный участок

Fig. 1. Map of the Volgograd Reservoir and the location of the study sites: 1 – Case-study sites (a – Danilovskij; b – Drugalka; c – Nizhnij Urakov; d – Tomatnyj; e – Karagachyov; f – Mordovskij; g – Suvodskaya balka; h – Karagachyova balka); 2 – Large settlements; 3 – Main rivers; 4 – HPP dams; 5 – Administrative boundaries. Reservoir sections: 6 – River section, 7 – lake-river section, 8 – Lake section

Таблица 2. Соотношение зарастания заливов Волгоградского водохранилища по данным натурных наблюдений и дешифрирования космических снимков за 2010 г.

Наименование залива	S зарастания по данным натурных наблюдений, м ²	% зарастания от акватории по натурным наблюдениям	S зарастания по данным ДЗЗ, м ²	% зарастания от акватории по ДДЗ
Залив Томатный	36151	96	27372	72.7
Залив Мордовский	174094	47	73903	20.0
Залив Нижний Ураков	195709	36	92814	24.2
Залив Даниловка	83551	31	40311	19.0
Залив Суводский	40509	25	37268	23.0
Залив Другалка	4109	10	5972	14.0
Карагачев	64052	26	69718	28.3
Карагачева балка	46491	23	48917	24.2

Для проведения сравнительного анализа зарастания Волгоградского водохранилища была использована указанная выше гидрологическая классификация его участков. Для расчета степени зарастания были взяты следующие площади участков: для озерного участка – 1864.6 км², озерно-речного – 945.7 км², речного – 175.2 км². Данные площади получены картографическим методом исследования с использованием программного обеспечения ArcGIS 9.2.

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

Статистическая обработка выполнялась средствами MS Excel 2010, с помощью которых были рассчитаны: проценты зарастания водохранилища и его отдельных участков, а также коэффициент корреляции Пирсона (в MS Excel функция PEARSON) между степенью зарастания и средневзвешенными значениями уровня воды водохранилища. Однородность данных, полученных по уровенному режиму и зарастанию за интервалы 1991–2010 и 2014–2018 гг., проверяли при помощи критерия Манна – Уитни. Статистика критерия по уровенному режиму составляет 6.5, по зарастанию – 5. Данные значения попадают в интервал от 3 до 21, следовательно, они однородны и вполне укладываются в общее представление.

Площади зарастания высшей водной растительностью всего Волгоградского водохранилища и его отдельных участков за период 1991–2018 гг. были получены с использованием картографических методов исследования путем векторизации зарослей на базе программных комплексов ScanEx Image Processor 3.6.9 и ArcGIS 10.2. Процент зарастания рассчитывался как отношение площади участка водохранилища к соответствующему значению площади зарослей на нем.

В связи с тем что результаты, приведенные в работе по зарастанию Волгоградского водохранилища, представлены из разных источников и методы получения исходных данных различны, авторами было выделено два периода для оценки корреляционной зависимости между уровнем режимом и зарастанием. Первый период охватывает интервал с 1991 по 2010 г., второй период – с 2014 по 2018 г.

Результаты

Изучение высшей водной растительности Волгоградского водохранилища началось с момента его наполнения в 1961 г. и продолжается по настоящее время (Экзерцев, 1973; Кочеткова, 2013).

Динамика зарастания Волгоградского водохранилища имеет положительную тенденцию. Так, с начала 1970-х по начало 2000-х гг. на верхнем участке данного водоема площадь зарастания увеличилась в 11 раз, на среднем и нижнем участке – приблизительно в 5 раз (Шашуловский, Мосияш, 2010).

По ретроспективным данным исследований В. А. Экзерцева (1973) и В. А. Экзерцева, Л. И. Лисициной (1984), проведенных с 1959 по 1972 г., зарастание мелководий Волгоградского водохранилища происходи-

ло медленно и неравномерно. Так, в 1969 г. основные площади зарастающих мелководий были сосредоточены на его верхнем участке, от г. Балаково до г. Саратова. В 1972 г. площадь зарастания составляла 0.9 % от всей площади акватории. Причем формирование прибрежно-водной растительности закончено только на верхнем участке. В среднем и нижнем участках в поясе влаголюбивой растительности еще преобладали сорные растения, огромные площади мелководий оставались свободными.

Следует отметить, что в первые десять лет существования Волгоградского водохранилища зарастание мелководий происходило в основном на верхнем и среднем участках. Прежде всего это связано с благоприятными для произрастания макрофитов морфологическими и гидрологическими условиями, а именно: на этих участках небольшая ширина акватории с избытком островов и мелей. В связи с этим берегоразрушительный потенциал волнения незначителен. На нижнем (озерном) участке берега испытывают огромную ветроволновую нагрузку. На левобережье в основном на открытых мелководных участках с неустойчивыми к ветроволновому волнению береговыми склонами равновесие между гидродинамической активностью водной массы и ложем еще не достигнуто (Буторин, Фортунатов, 1976). Этот фактор является лимитирующим для развития макрофитов на нижнем участке Волгоградского водохранилища.

Современный период существования Волгоградского водохранилища (с 2014 по 2018 г.) характеризуются очень слабо заросшим озерным (нижним) участком с колебанием степени зарастания мелководий 3.8–4.1 % от всей площади участка; слабо заросшим речным (верхним) участком (6.8–8.9 %); умеренно заросшим озерно-речным (средним) участком (12.0–14.3 %). Распределение участков по убыванию в отношении площадных характеристик зарослей высшей водной растительности можно представить следующим образом: речной (верхний) участок (12.0–15.7 км²), озерный (нижний) участок (70.7–87.1 км²), озерно-речной (средний) участок (113.0–116.9 км²) (рис. 2). Таким образом, можно сделать вывод, что наиболее благоприятные условия для зарастания имеет средний озерно-речной участок. Здесь благодаря наличию большого количества островов, автогенных отмелей и крупных притоков (Б. Иргиз, Терешка, Курдюм, Б. и М. Караман, Тарлык) создаются условия для

формирования устойчивых фитоценозов высшей водной растительности. На нижнем (озерном) участке зарастание лимитируют геодинамические процессы (ветроволновое воздействие, переформирование берегов, вдольбереговой транспорт наносов) и поэтому оно локализовано в заливах. Как правило, для заливов правобережья зарастание имеет вектор в направлении от верховья к устью, а для заливов левобережья характерно зарастание устья (входного створа в залив). В качестве иллюстрации данных процессов приведем разновременные космические снимки за 1991 и 2018 гг., на которых изображена динамика зарастания мелководий правобережного залива Нижний Ураков и левобережного залива Мордовский (рис. 3). Отметим, что период 1991–2018 гг. включает как демутационную (восстановительную), так и дигрессионную (деструктивную) стадии развития зарастания. Поэтому значительное увеличение площади ВВР представленных на снимках заливов можно объяснить их активным зарастанием в 1991–2010 гг.

Корреляционный анализ степени зарастания и уровня режима по участкам Волгоградского водохранилища за 2014, 2015, 2017 и 2018 гг. показал обратную зависимость данных показателей со значением для верхнего участка -0.83, для среднего -0.69 и нижнего -0.75.

Результаты наших исследований показали, что зарастание Волгоградского водохранилища в целом носит пульсирующий характер, для которого характерно чередование медленной и быстрой фаз (Кочеткова, 2013). В первую из них в период 1972–1981 гг., согласно литературным данным, зарастание мелководий шло едва заметно и достигло 0.9 % от площади акватории водохранилища (Экзерцев, Лисицина, 1984; Загора, Синицына, 1983). С 1981 по 1991 г. площадь зарастания Волгоградского водохранилища резко увеличивается до 7.5 % и находится на этом уровне до 2003 г. С 2004 по 2010 г. степень зарастания мелководий высшей водной растительностью достигла своего максимального значения за весь период наблюдения и составила 10.5 %. Известно, что площадь зарастающих мелководий должна составлять в среднем 10 % общей площади водохранилища для обеспечения нормального икрометания и нагула молоди фитофильных видов рыб, нагула взрослых фитофильных и нефитофильных рыб (Кочеткова и др., 2013). Период 2014–2018 гг. характеризуются ста-

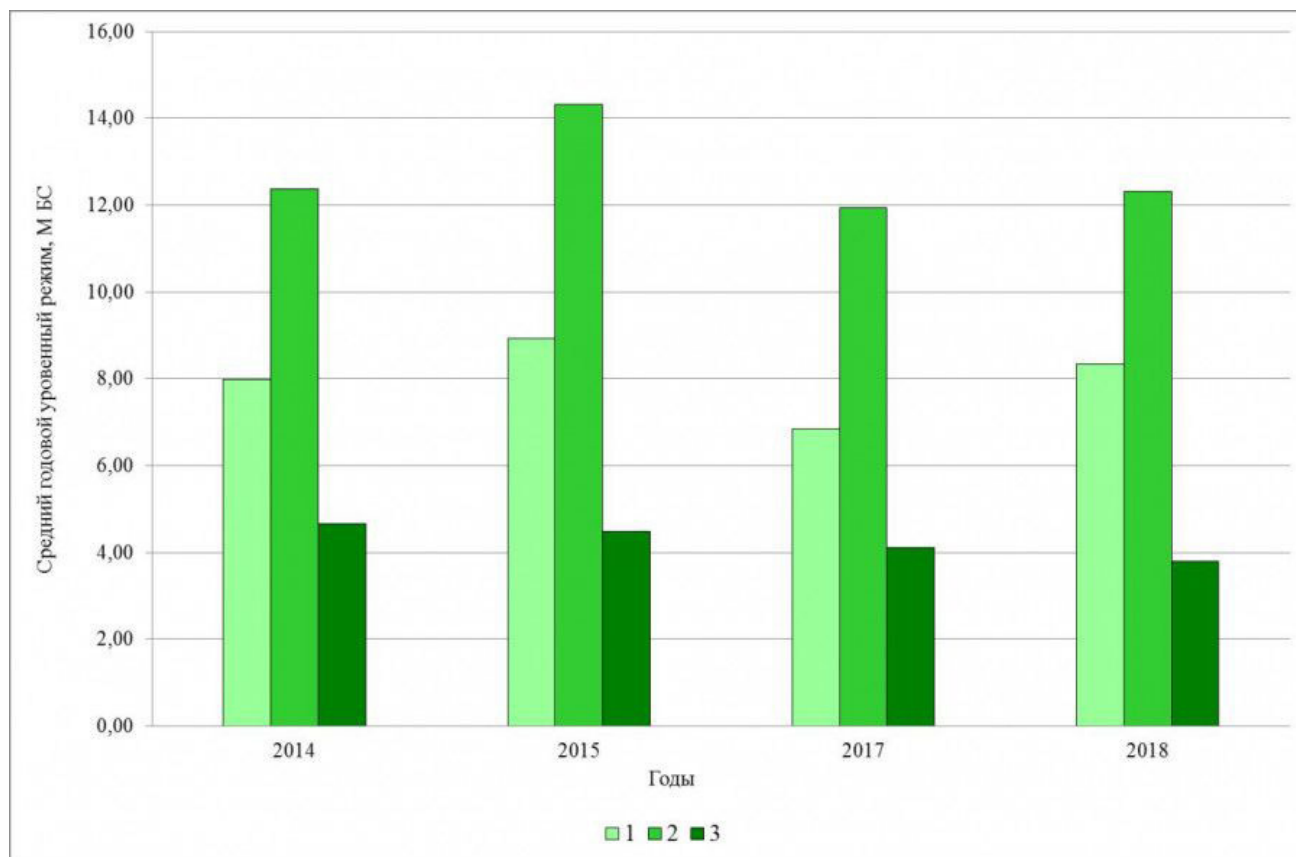


Рис. 2. Динамика зарастания мелководий различных участков Волгоградского водохранилища за 2014–2018 гг.: 1 – площадь зарастания мелководий верхнего (речного) участка; 2 – площадь зарастания мелководий среднего (озерно-речного) участка; 3 – площадь зарастания мелководий нижнего (озерного) участка

Fig. 2. Dynamics of shallow water overgrowth in different sections of the Volgograd reservoir for 2014–2018: 1 – area of shallow water overgrowth of the upper (river) section; 2 – area of shallow water overgrowth of the middle (lake-river) section; 3 – area of shallow water overgrowth of the lower (lake) section

дией уменьшения площади зарослей ВВР с колебанием показателя от 6.7 до 7.9 % (рис. 4). По классификации В. Г. Папченкова, водохранилище в период с 1991 по 2018 г. является слабо заросшим.

Такой темп зарастания частично объясняется нестабильным уровнем режимом на Волгоградском водохранилище. Проведенный корреляционный анализ между процентом зарастания мелководий всего водохранилища и среднегодовым уровнем воды за период с 1991 по 2010 г. показал низкую степень обратной зависимости со значением -0.45 (табл. 3). Период 2014–2018 гг. характеризуется высокой зависимостью данных показателей с коэффициентом корреляции -0.87 . Незначительные колебания уровня в период с 1991 по 2006 г. и резкое его понижение в интервале 2007–2010 гг. активизировало процесс зарастания. В этот интервал образовались огромные площади обсыхающих мелководий, которые активно стали занимать прибрежно-водные расте-

ния. Интервал 2013–2018 г. характеризуется регрессом зарастания мелководий, т. к. 2013 и 2017 гг. были многоводными и средние отметки уровня достигали 15.32 м БС и 15.70 м БС.

Синтаксономический состав растительности Волгоградского водохранилища можно представить в виде следующей классификационной системы.

Тип водная растительность – *Aquiphytosa*

А. Группа классов водной растительности – *Aquiphytosa*

1. I. Класс формаций. Настоящая водная (гидрофитная) растительность – *Aquiphytosa genuine*.
2. Группа формаций гидрофитов, свободно плавающих в толще воды, – *Aquiherbosa genuina demersa natans*.
3. Формация роголистника темно-зеленого – *Ceratophylleta demersi*.

Ассоциации: 1) *Ceratophylletum demersi*, 2) *Lemneto-Ceratophylletum demersi*, 3)

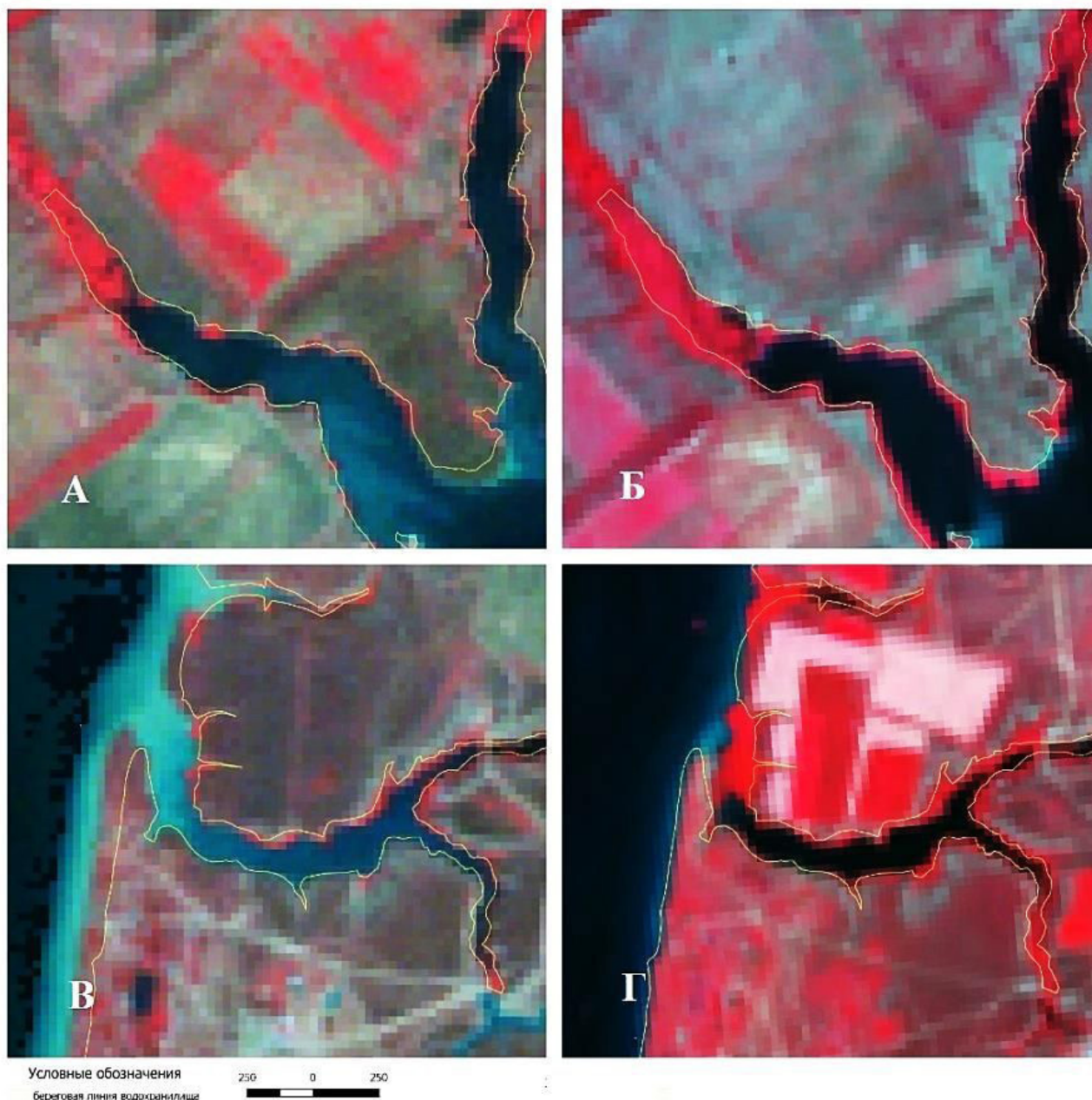


Рис. 3. Особенности зарастания заливов нижнего (озерного) участка Волгоградского водохранилища за 1991 и 2018 гг. (даты космических снимков: 10.08.1991, 21.08.2018): залив Нижний Ураков (правый берег Волгоградского водохранилища) за 1991 г. (А), 2018 г. (Б); Мордовский залив (левый берег) за 1991 г. (В), 2018 г. (Г). Желтой линией выделен контур береговой линии водохранилища 1986 г., красным цветом на акватории водоема отображены заросли высшей водной растительности

Fig. 3. Features of overgrowth of the bays of the lower (lake) section of the Volgograd reservoir for 1991 and 2018 (dates of receipt of satellite images: 10.08.1991, 21.08.2018): Nizhny Urakov Bay (the right bank of the Volgograd Reservoir) for 1991 (A), 2018 (Б); Mordovian Gulf (left bank) for 1991 (В), 2018 (Г). The yellow line marks the contour of the reservoir shoreline of 1986, thickets of aquatic vascular vegetation in the water area of the reservoir are displayed in red

Hydrocharieto-Ceratophylletum demersi.

1. *Формация ряски трехдольной* – *Lemneta trisulcae*.

Ассоциация: 4) *Lemnetum trisulcae*.

1. Группа формаций погруженных укореняющихся гидрофитов – *Aquiherbosa*

genuina submersa radicans.

2. *Формация каулинии малой* – *Caulinieta minoris*.

Ассоциации: 5) *Caulinietum minoris*, 6) *Caulinieto-Najadetum majoris*.

1. *Формация наяды морской* – *Najadeeta*



Рис. 4. Динамика зарастания мелководий Волгоградского водохранилища и его среднегодовые уровни воды: 1 – процент зарастания мелководий от общей площади; 2 – среднегодовой уровень воды водохранилища

Fig. 4. Dynamics of shallow waters overgrowth of the Volgograd reservoir and its annual average water levels: 1 – the percentage of shallow water overgrowth of the total area; 2 – the annual average water level of the reservoir

Таблица 3. Характеристика зарастания и уровня режима Волгоградского водохранилища за период 1991–2018 гг.

Год	Среднегодовой уровень режим, м БС	Степень зарастания ВВР водохранилища, %	Коэффициент корреляции временного интервала
1991	15.4	7.6	-0.45*
1995	15.4	7.7	
2000	15.2	7.2	
2003	15.3	7.5	
2007	15.4	10.5	
2010	14.8	10.5	-0.87**
2014	14.9	7.3	
2015	14.9	7.9	
2017	15.3	6.7	
2018	15.1	6.8	

Примечание. * – коэффициент корреляции, рассчитанный на основании данных по зарастанию, полученных из литературных источников для периода 1991–2010 гг.; ** – коэффициент корреляции, рассчитанный на основании данных по зарастанию, полученных из анализа космических снимков для периода 2014–2018 гг.

majoris.

Ассоциация: 7) *Najadetum majoris*.

1. *Формация рдеста блестящего* – *Potameta lucentis*.

Ассоциации: 8) *Potametum lucentis*, 9) *Lemneto-Potametum lucentis*, 10) *Ceratophylleto-Potametum lucentis*.

1. *Формация рдеста гребенчатого* – *Potameta pectinati*.

Ассоциации: 11) *Potametum pectinati*, 12) *Ceratophylleto-Potametum pectinati*, 13) *Myriophylleto verticillati-Potametum pectinati*.

1. *Формация рдеста курчавого* – *Potameta crispis*.

Ассоциация: 14) *Potametum crispis*.

1. *Формация рдеста пронзеннолистного* – *Potameta perfoliati*.

Ассоциации: 15) *Potametum perfoliati*, 16) *Lemneto-Potametum perfoliati*, 17) *Ceratophylleto-Potametum perfoliati*, 18) *Myriophylleto-Potametum perfoliati*, 19) *Potametum lucentis-perfoliati*, 20) *Potametum pectinati-perfoliati*.

1. *Формация урути мутовчатой* – *Myriophylleto verticillati*.

Ассоциации: 21) *Myriophylletum verticillati*, 22) *Potameto-Myriophylletum verticillati*.

1. *Формация шелковника жестколистного* – *Batrachietum circinati*.

Ассоциации: 23) *Batrachietum circinati*.

1. *Формация элодеи канадской* – *Elodeeta canadensis*.

Ассоциации: 24) *Elodeetum canadensis*, 25) *Ceratophylleto-Elodeetum canadensis*.

1. Группа формаций укореняющихся гидрофитов с плавающими на воде листьями – *Aquiherbosa genuina radicans foliis natantibus*.
2. *Формация горца земноводного* – *Persicarieta amphibii*.

Ассоциации: 26) *Persicarietum amphibii*.

1. *Формация кубышки желтой* – *Nuphareta luteae*.

Ассоциации: 27) *Nuphareta luteae*, 28) *Sparganietum emersi-Nuphareta luteae*.

1. *Формация рдеста узловатого* – *Potametum nodosi*.

Ассоциации: 29) *Potametum nodosi*, 30) *Ceratophylleto-Potametum nodosi*.

1. Группа формаций гидрофитов, свободно плавающих на поверхности воды, – *Aquiherbosa genuina natans*.

2. 15. *Формация водокраса лягушачьего* – *Hydrochaeta morsus-ranae*.

Ассоциация: 31) *Lemneto-Spirodeleto-Hydrochaetum morsus-ranae*.

1. *Формация сальвинии плавающей* – *Salvinietum natantis*.

Ассоциации: 32) *Lemneto-Salvinietum natantis*.

Б. Группа классов. Прибрежно-водная растительность – *Aquiherbosa vadosa*.

1. II. Класс формации. Воздушно-водная (гелофитная) растительность – *Aquiherbosa helophyta*.
2. 5. Группа формаций низкотравных гелофитов – *Aquiherbosa helophyta humilis*.
3. *Формация ежеголовника всплывшего* – *Sparganietum emersi*.

Ассоциация: 33) *Sparganietum emersi*.

1. *Формация ежеголовника незамечаемого* – *Sparganietum neglecti*.

Ассоциация: 34) *Sparganietum neglecti*.

1. *Формация ежеголовника прямого* – *Sparganietum erecti*.

Ассоциации: 35) *Sparganietum erecti*, 36) *Lemneto-Sparganietum erecti*.

1. *Формация клубнекамыша широкоплодного* – *Bolboschoeneta laticarpi*.

Ассоциация: 37) *Bolboschoetum laticarpi*.

1. *Формация стрелолиста обыкновенного* – *Sagittarieta sagittifoliae*.

Ассоциации: 38) *Sagittarietum sagittifoliae*, 39) *Phalaroideto-Sagittarietum sagittifoliae*.

1. *Формация сусака зонтичного* – *Butometum umbellati*.

Ассоциации: 40) *Butometum umbellati*.

1. *Формация частухи подорожниковой* – *Alismateta plantago-aquaticae*.

Ассоциация: 41) *Alismatetum plantago-aquaticae*.

1. 6. Группа формаций высокотравных гелофитов – *Aquiherbosa helophyta procera*.
2. *Формация камыша озерного* – *Scirpeta lacustris*.

Ассоциации: 42) *Scirpeta lacustris*.

1. *Формация камыша таберномантана* – *Scirpeta tabernaemontani*.

Ассоциация: 43) *Scirpeta tabernaemontani*.

1. *Формация камыша трехгранного* – *Scirpeta triqueti*.

Ассоциация: 44) *Scirpetum triqueteri*.

1. *Формация манника большого* – *Glycerieta maximae*.

Ассоциация: 45) *Glycerietum maximae*.

1. *Формация рогоза узколистного* – *Typheta angustifoliae*.

Ассоциации: 46) *Typhetum angustifoliae*, 47) *Lemnato-Spirodeleto-Typhetum angustifoliae*, 48) *Hydrocherieto-Typhetum angustifoliae*, 49) *Nuphareto-Typhetum angustifoliae*.

1. *Формация рогоза юго-восточного* – *Typheta austro-orientaliae*.

Ассоциация: 50) *Typhetum austro-orientaliae*.

1. *Формация тростника южного* – *Phragmiteta australis*.

Ассоциации: 51) *Phragmitetum australis*, 52) *Lemnato-Spirodeleto-Phragmitetum australis*.

III. Класс формаций. Гигрогелофитная растительность – *Aquihervosa hygrophelophyta*.

1. *Формация двукисточника тростниковидного* – *Phalaroideta arundinaceae*.

Ассоциации: 53) *Phalaroidetum arundinaceae*, 54) *Iriseto-Phalaroidetum arundinaceae*. 55) *Cariceto ripariae-Phalaroidetum arundinaceae*.

1. *Формация ириса водного* – *Iriseta pseudacori*.

Ассоциация: 56) *Irisetum pseudacori*.

1. *Формация леерсии рисовидной* – *Leersieta oryzoides*.

Ассоциация: 57) *Leersietum oryzoides*.

1. *Формация осоки береговой* – *Cariceta ripariae*.

Ассоциации: 58) *Caricetum ripariae*, 59)

Lycopeto-Caresetum ripariae.

1. *Формация осоки острой* – *Cariceta acutae*.

Ассоциации: 60) *Caricetum acutae*, 61) *Iriseto pseudacori-Caricetum acutae*.

1. *Формация полевицы побегообразующей* – *Agrosteta stoloniferae*.

Ассоциации: 62) *Agrostetum stoloniferae*, 63) *Alopecureto-Agrostetum stoloniferae*.

1. *Формация тростника высочайшего* – *Phragmiteta altissimi*.

Ассоциация: 64) *Phragmitetum altissimi*.

Для оценки уровня синтаксономического разнообразия растительного покрова Волгоградского водохранилища сопоставим полученные данные с подобными литературными материалами для других регионов.

С продвижением с севера на юг по акватории Волгоградского водохранилища происходит наращивание признаков аридности, что проявляется в смене природных зон. В пределах Саратовской области Волгоградское водохранилище проходит через лесостепную и степную зоны и по числу ассоциаций на формацию отличается большим синтаксономическим разнообразием. Эти данные сопоставимы с исследованиями В. Г. Папченкова (2001) по лесостепной провинции Низменного и Высокого Заволжья. Данные для Волгоградского водохранилища в пределах Волгоградской области (степная и полупустынная зоны) получились ниже, чем для степной провинции Сыртового Заволжья (Папченков, 2001), и это во многом объясняется аридизацией территории водохранилища с севера на юг (табл. 4). Таким об-

Таблица 4. Число синтаксонов в растительности в различных физико-географических провинциях Среднего Поволжья и Волгоградского водохранилища

Физико-географические провинции	Число формаций	Число ассоциаций	Число ассоциаций на формацию
Степная и полупустынная зоны (Волгоградское водохранилище в пределах Волгоградской области) (Кочеткова, 2013)	37	64	1.7
Степная провинция Сыртового Заволжья (Папченков, 2001)	40	85	2.2
Лесостепная и степная зоны (Волгоградское водохранилище в пределах Саратовской области) (Седова, Болдырев, 2007)	38	99	2.6
Лесостепная провинция Высокого Заволжья (Папченков, 2001)	40	101	2.5
Лесостепная провинция Низменного Заволжья (Папченков, 2001)	41	103	2.5

разом, растительный покров Волгоградского водохранилища по синтаксономическому разнообразию со сменой природных зон (от лесостепной до полупустынной) сильно меняется в сторону упрощения его структуры, поскольку с продвижением с севера на юг происходит усиление аридизации территории.

Более половины (54 %) растительных сообществ одноярусны и монодоминантны, у 42 % два доминанта, формирующих два яруса, и лишь в 4 % сообществ, имеющих также двоярусную структуру, доминируют три вида, при этом увеличение состава доминантов происходит за счет плавающих на поверхности воды растений (рясок, многокоренника, водокраса).

Наибольшее распространение имеет группа формаций воздушно-водной растительности и формация гидрофита рдеста пронзеннолистного. В зарастание водохранилища наиболее существенный вклад приносят фитоценозы *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud., *Ph. altissimus* (Benth.) Nabile, *Typha angustifolia* L., *Potamogeton perfoliatus* L. Последние имеют массовое распространение и занимают значительные площади, как правило, на предустьевых участках заливов. Следует отметить, что указанные выше доминантные формации ВВР господствовали уже в 1981 г. (Закора, Синицына, 1983).

По мнению В. С. Ипатова (1990), В. Г. Папченкова (2002), зарастание в условиях то обсыхающих, то обводняющихся мелководных водохранилищ с переменным уровнем воды подвергается дигрессионно-демутационным флуктуациям, проявляющимся в краткосрочный период времени 1–3 года. При таких условиях процесс зарастания носит как прогрессивный, так и регрессивный характер. В условиях Волгоградского водохранилища демутационным периодом (этап восстановления растительного покрова) следует считать временной интервал с 1972 по 2010 г., когда зарастание имеет положительный тренд и степень зарастания мелководных увеличились в среднем с 0.9 до 10.5 %. Дигрессионной стадией зарастания (период деструкции растительного покрова) характеризуется интервал с 2010 г. со значением 10.5 % по 2018 г. со значением 6.8%.

Обсуждение

Область экстраполяции полученной закономерности обратной зависимости темпов зарастания и уровня режима распро-

страняется на Цимлянское водохранилище. Рассчитанный коэффициент корреляции между среднегодовым уровнем воды Цимлянского водохранилища и зарастанием мелководных за период 1987–2017 гг. составил -0.79, что подтверждает высокую обратную зависимость между степенью зарастания и уровнем режимом воды водохранилища (Кочеткова и др., 2018). А. А. Потапов в своей работе отмечал, что на развитии макрофитов негативно сказываются резкие и широкодиапазонные колебания уровня воды в водных объектах (Потапов, 1959). А. М. Догановский выявил, что многолетнее падение уровней воды многих озер стран Балтии привело к их зарастанию, сопровождающемуся деградацией ранее существовавших экосистем (Догановский, 2007). Известно, что зарастание водохранилищ со стабильным гидрорежимом, формирование их растительного покрова и изменение его разнообразия происходят значительно быстрее, чем на водохранилищах с переменным уровнем наполнения (Папченков, 2002). Так, на Ивановском водохранилище, где уровеньный режим относительно стабильный, этап формирования устойчивых сообществ высокотравных гелофитов завершился уже на седьмой год существования водоема. На Куйбышевском и Рыбинском водохранилищах зарастание имеет волнообразный характер, здесь гидрологический режим неустойчивый и на формирование устойчивых фитокомплексов необходимо 20 и 35 лет соответственно (Папченков, 2002).

Заключение

1. Зарастание Волгоградского водохранилища носит пульсирующий характер с дигрессионно-демутационными флуктуациями, характеризующимися демутационной (восстановительной) стадией с 1972 по 2010 г. с изменением степени зарастания мелководных с 0.9 до 10.5 % и дигрессионной (деструктивной) стадией с 2010 по 2018 г. (с 10.5 до 6.8 %).

2. За период с 1991 по 2010 г. уровеньный режим не всегда оказывал лимитирующее влияние на формирование зарослей высшей водной растительности Волгоградского водохранилища. Данный период определяется низкой степенью обратной зависимости со значением -0.45.

3. В период 2014–2018 гг. нами установлена высокая обратная зависимость (-0.87) между значениями зарастания и среднегодовым уровнем режимом. Это говорит о

том, что в отдельные периоды существования водоема уровень воды оказывал влияние на его зарастание (деструктивная стадия).

4. Пространственно-временная структура зарастания высшей водной растительностью характеризуется гетерогенностью по участкам. По степени зарастания за современный 5-летний период в порядке убывания участки Волгоградского водохранилища располагаются следующим образом: очень слабо заросший озерный (нижний) участок с колебанием степени зарастания мелководный от всей площади участка 3.8–4.1 %; слабо заросший речной (верхний) участок (6.8–

8.9 %); умеренно заросший озерно-речной (средний) участок (12.0–14.3 %).

5. Растительный покров Волгоградского водохранилища в пределах Волгоградской области характеризуется 64 ассоциациями 37 формаций. Наибольшее распространение имеет группа формаций воздушно-водной растительности и формация гидрофита рдеста пронзеннолистного. В зарастание водохранилища наиболее существенный вклад приносят фитоценозы *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud., *Ph. altissimus* (Benth.) Nabile, *Typha angustifolia* L., *Potamogeton perfoliatus* L.

Библиография

- Буторин Н. В., Фортунатов М. А. Водохранилища Волги и особенности их гидрологического режима как фактора, обуславливающего биологические процессы // Биологические и продукционные процессы в бассейне Волги. Л.: Наука, 1976. С. 11–18.
- Волгоградское водохранилище. Л.: Гидрометеиздат, 1976. 84 с. (Серия: Гидрометеорологический режим озер и водохранилищ СССР.)
- Высоцкий Ю. М., Мартыненко В. П., Мерзвинский Л. М. Использование ГИС-технологий для создания электронных карт ООПТ и изучения динамики зарастания отдельных водоемов // Современные проблемы географии, экологии и природопользования: Материалы Междунар. науч.-практ. конф. Волгоград: Изд-во ВолГУ, 2012. С. 129–134.
- Долгановский А. М. Уровенный режим озер – интегральный показатель климатических и экологических изменений // Общество. Среда. Развитие. 2007. № 1(2). С. 103–110.
- Загора Л. П., Синицына Е. М. Морфологическая характеристика и зарастаемость мелководной зоны Волгоградского водохранилища // Характеристика мелководной зоны Волгоградского водохранилища и перспективы ее использования в рыбоводных целях: Сб. науч. трудов. Л., 1983. Вып. 199. С. 4–15.
- Ипатов В. С. Отражение динамики растительного покрова в синтаксономических единицах // Ботанический журнал. 1990. Т. 75, № 10. С. 1380–1388.
- Катанская В. М. Высшая водная растительность континентальных водоемов СССР. Методы изучения. Л.: Наука, 1981. 187 с.
- Кочеткова А. И. Пространственно-временная динамика зарастания Волгоградского водохранилища : Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Борок, 2013. 22 с.
- Кочеткова А. И., Брызгалина Е. С., Калюжная И. Ю., Сиротина С. Л., Самотеева В. В., Ракшенко Е. П. Динамика зарастания Цимлянского водохранилища // Принципы экологии. 2018. № 1. С. 60–72.
- Кочеткова А. И., Филиппов О. В., Папченков В. Г., Зимин М. В. Пространственно-временной анализ зарастания Волгоградского водохранилища // Проблемы региональной экологии. 2013. № 6. С. 260–266.
- Лабутина И. А., Балдина Е. А. Мониторинг распространения лотоса в дельте Волги // Вестник Московского университета. Сер. 5: Геогр. 2009. № 4. С. 27–33.
- Папченков В. Г. Динамика разнообразия растительного покрова водохранилищ с разным гидрорежимом // Актуальные проблемы водохранилищ: Всероссийская конференция с участием специалистов из стран ближнего и дальнего зарубежья. 29 октября – 3 ноября 2002., Борок, Россия. Ярославль, 2002. С. 228–229.
- Папченков В. Г. Растительный покров водоемов и водотоков Среднего Поволжья. Ярославль: ЦМП МУБиНТ, 2001. 214 с.
- Потапов А. А. Зарастание водохранилищ при разном режиме уровней // Ботанический журнал. 1959. Т. 44, № 9. С. 1271–1278.
- Седова О. В., Болдырев В. А. Характеристика и синтаксономический состав растительности мелководный Волгоградского водохранилища в пределах Саратовской области // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2007. Т. 9, № 1. С. 283–291.
- Шашуловский В. А., Мосияш С. С. Формирование биологических ресурсов Волгоградского водохранилища в ходе сукцессии его экосистемы. М.: КМК, 2010. 250 с.
- Экзерцев В. А. О растительности Волгоградского водохранилища // Бюллетень института биологии

водохранилищ. 1973. № 17. С. 25–29.

Экзерцев В. А., Лисицына Л. И. Изучение растительных ресурсов водохранилищ Волжского каскада // Биологические ресурсы водохранилищ. М.: Наука, 1984. С. 89–99.

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ и Администрации Волгоградской области в рамках научного проекта № 19-44-340011 р_а.

DYNAMICS OF OVERGROWTH OF THE VOLGOGRAD RESERVOIR (1972–2018)

KOCHETKOVA
Anna Igorevna

*Ph.D., Volzhskiy Branch of Volgograd State University,
AIKochetkova@mail.ru*

BRYZGALINA
Elena Sergeevna

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

FILIPPOV
Oleg Vasilyevich

Ph.D., Volzhskiy Branch of Volgograd State University, ovfilippov@list.ru

BARANOVA
Maria Sergeevna

Volzhskiy Branch of Volgograd State University, unlesi@mail.ru

Keywords:

Volgograd Reservoir
aquatic vascular
vegetation
mapping
level regime
mapping
overgrowth dynamics
satellite images
GIS-techniques

Summary: The article presents the results of an assessment of the spatial-temporal dynamics of the overgrowth of the shallow waters of the Volgograd reservoir with the aquatic vascular vegetation for the period from 1972 to 2018. It is known that excessive overgrowth may have a significant negative impact on the status of aquatic ecosystems and the conditions of replenishment of commercial fishery. The results of thematic processing of Landsat images received from July to August 1991–2018, and cartographic analysis of overgrowth processes using GIS technologies and comparison with the data of field studies made it possible to identify the features and dynamics of overgrowth for the reservoir as a whole and sites in particular. A general long-term trend was revealed, expressed in the sequential change of two phases of overgrowth of shallow waters of the reservoir. The first phase of slow overgrowth of the reservoir's water area lasted from 1972 to 1991 with an indicator of 0.9% of the area of the water body, the second phase of rapid impulsive overgrowth – from 1991 to 2018 with an indicator of 6.7–10.5 %. At the same time, it was found that the dynamics of overgrowth is largely related to the level regime of the reservoir. The spatial-temporal structure of the overgrowth of the aquatic vascular vegetation of the Volgograd reservoir is characterized by heterogeneity in areas. According to the degree of overgrowth (percentage of the studied area) for the last 5 years, the lake (lower) section from the village of Rovnoye to the Volzhskaya HPP dam near the city of Volzhsky is very poorly overgrown – 3.8–4.1 %; the river (upper) section from the Saratov HPP dam to the city of Marks is slightly overgrown – 6.8–8.9 %; the moderately overgrown lake-river (middle) section is from the city of Marks to the village of Rovnoye – 12.0–14.3 %.

Reviewer: V. V. Soloveva

Reviewer: P. A. Lybin

Received on: 07 December 2019

Published on: 25 March 2022

References

- Butorin N. V. Fortunatov M. A. Reservoirs of the Volga river and features of their hydrological regime as a factor determining biological processes, *Biologicheskie i produkcionnye processy v bassejne Volgi*. L.: Nauka, 1976. P. 11–18.
- Dolganovskiy A. M. The level regime of lakes – an integral indicator of climatic and environmental changes, *Obschestvo. Sreda. Razvitie*. 2007. No. 1(2). P. 103–110.
- Ekzercev V. A. Lisicya L. I. The study of vegetation resources of the Volgograd reservoir, *Biologicheskie resursy vodohranilishch*. M.: Nauka, 1984. P. 89–99.
- Ekzercev V. A. About vegetation of the Volgograd reservoir, *Byulleten' instituta biologii vodohranilishch*. 1973. No. 17. P. 25–29.

- Ipatov V. S. Reflection of dynamics of vegetation cover in syntactic units, *Botanicheskiy zhurnal*. 1990. T. 75, No. 10. P. 1380–1388.
- Katanskaya V. M. SR. Higher aquatic vegetation of the continental reservoirs of the USSR. Study methods. L.: Nauka, 1981. 187 p.
- Kochetkova A. I. Bryzgalina E. S. Kalyuzhnaya I. Yu. Sirotina S. L. Samoteeva V. V. Rakshenko E. P. Dynamics of overgrowth of the Tsimlyansk reservoir, *Principy ekologii*. 2018. No. 1. P. 60–72.
- Kochetkova A. I. Filippov O. V. Papchenkov V. G. Zimin M. V. Spatial-temporal analysis of the overgrowth of the Volgograd reservoir, *Problemy regional'noy ekologii*. 2013. No. 6. P. 260–266.
- Kochetkova A. I. Spatial-temporal dynamics of overgrowth of the Volgograd reservoir: Avtoref. dip. ... kand. biol. nauk. Borok, 2013. 22 p.
- Labutina I. A. Baldina E. A. Monitoring of lotus distribution in the Volga delta, *Vestnik Moskovskogo universiteta*. Ser. 5: Geogr. 2009. No. 4. P. 27–33.
- Papchenkov V. G. Dynamics of diversity of vegetation cover of reservoirs with different hydro modes, *Aktual'nye problemy vodohranilish: Vserossiyskaya konferenciya s uchastiem specialistov iz stran blizhnego i dal'nego zarubezh'ya*. 29 oktyabrya – 3 noyabrya 2002., Borok, Rossiya. Yaroslavl', 2002. P. 228–229.
- Papchenkov V. G. Vegetation cover of the Middle Volga reservoirs and streamflows. Yaroslavl': CMP MUBiNT, 2001. 214 p.
- Potapov A. A. Overgrowth of reservoirs at different levels, *Botanicheskiy zhurnal*. 1959. T. 44, No. 9. P. 1271–1278.
- Sedova O. V. Boldyrev V. A. Characteristics and syntaxonomic composition of vegetation of the shallow waters of the Volgograd reservoir within the Saratov region, *Izvestiya Samarskogo nauchnogo centra Rossiyskoy akademii nauk*. 2007. T. 9, No. 1. P. 283–291.
- Shashulovskiy V. A. Mosiyash S. S. The formation of biological resources of the Volgograd reservoir during the succession of its ecosystem. M.: KMK, 2010. 250 p.
- Volgograd reservoir. L.: Gidrometeoizdat, 1976. 84 p. (Seriya: Gidrometeorologicheskiy rezhim ozer i vodohranilish SSSR.)
- Vysockiy Yu. M. Martynenko V. P. Merzhvinskiy L. M. Implementation of GIS-technologies for digital mapping of PAs and studying the dynamics of overgrowth of several reservoirs, *Sovremennye problemy geografii, ekologii i prirodopol'zovaniya: Materialy Mezhdunar. nauch, prakt. konf. Volgograd: Izd-vo VolGU*, 2012. P. 129–134.
- Zakora L. P. Sinicya E. M. Morphological characteristics and overgrowth of the shallow zone of the Volgograd reservoir, *Harakteristika melkovodnoy zony Volgogradskogo vodohranilisha i perspektivy ee ispol'zovaniya v rybovodnykh celyah: Sb. nauch. trudov*. L., 1983. Vyp. 199. P. 4–15.



УДК 502.1; 546.22

АНТИФУНГАЛЬНЫЕ СВОЙСТВА НАНОЧАСТИЦ СЕРЫ И ЕЕ ЗНАЧЕНИЕ В СОВРЕМЕННОМ РАСТЕНИЕВОДСТВЕ

МАССАЛИМОВ
Исмаил Александрович

д. б. н., Башкирский государственный университет,
ismail_mass@mail.ru

АХМЕТШИН
Булат Салаватович

Башкирский государственный университет,
akhbulat@mail.ru

МУСТАФИН
Ахат Газизьянович

Башкирский государственный университет,
agmustafin@gmail.com

БУРКИТБАЕВ
Мухамбеткали Мырзабаевич

Казахский национальный университет им. аль-Фараби,
Mukhambetkali.Burkitbayev@kaznu.kz

УРАКАЕВ
Фарит Хисаметдинович

Институт геологии и минералогии им. В. С. Соболева,
urakaev@igm.nsc.ru

Ключевые слова:

сера
наночастица
растение
токсичность
патогенные
организмы

Аннотация: В настоящее время безопасность препаратов по отношению к окружающей среде приобретает решающее значение, и многие традиционные препараты постепенно исключают из списка разрешенных по причинам токсичности или наличия отдаленных экологических последствий. В связи с этим основным трендом современного сельского хозяйства является применение препаратов, которые легко и быстро усваиваются и стимулируют рост растений, дают высокий и качественный урожай. Решение этих задач возможно с помощью использования препаратов, созданных на основе нанотехнологий, которые способны оказывать эффективное воздействие на растения в очень малых концентрациях. Нанопрепараты не заменяют традиционные азотные, калийные и фосфорные удобрения, но позволяют многократно увеличить эффективность их применения. Использование же нанопрепаратов в качестве средств защиты растений от болезней и вредителей, а также для стимуляции роста растений во многих случаях может дать эффект, намного превышающий действие традиционных препаратов. Одним из наиболее востребованных химических элементов наряду с азотом, калием и фосфором является сера – важный элемент питания растений. Сера является неорганическим фунгицидом и акарицидом, поэтому издавна используется в сельском хозяйстве для борьбы с грибковыми заболеваниями и растительноядными клещами. В данной работе сравнивается фунгицидное действие экологически безопасной элементной серы в микро- и наноформе с действием препаратов, имеющих различную природу и дисперсность, на одних и тех же патогенных организмах. На основе полученных результатов предлагается частично или полностью заменять токсичные препараты экологически безопасными формами при создании средств защиты растений.

© Петрозаводский государственный университет

Получена: 22 апреля 2019 года

Подписана к печати: 30 марта 2022 года

Введение

В настоящее время в развитых странах стратегия развития сельского хозяйства предполагает совершенствование и внедрение интегрированных систем земледелия, включающих в себя широкое применение химических средств в виде минеральных удобрений, пестицидов, стимуляторов роста растений. Указанной стратегии в целом придерживаются все страны, озабоченные собственной продовольственной независимостью, а также межгосударственные и общественные организации, принимающие во внимание демографические проблемы мира и проблему голода в развивающихся странах. Ежегодное сокращение посевных площадей и большие потери в результате воздействия вредных организмов приводят к увеличению затрат на производство продуктов питания и, как следствие, повышению себестоимости продукции, что немаловажно на фоне быстрого роста населения, по большей части в развивающихся странах.

Напряженная ситуация в области обеспечения населения планеты продуктами питания привела к тому, что в большинстве развитых и развивающихся стран применяется огромное количество удобрений, средств защиты растений, т. к. использование химических препаратов – это наиболее экономичный способ получения высокого урожая. Согласно исследованиям Н. Н. Мельникова (1987), И. В. Горбачева с соавторами (2002) и В. А. Чекереса (Агроэкология..., 2004), химические средства защиты растений (пестициды) выпускаются химической промышленностью и отпускаются потребителям по сравнительно невысоким ценам, что обуславливает высокую окупаемость их применения и ставит их на первый план при ведении сельского хозяйства. Пестициды снижают затраты на борьбу с сорняками, способствуют повышению урожая сельскохозяйственных культур. Химические средства защиты растений по объему применения занимают большое место и имеют много преимуществ, особенно с точки зрения экономической целесообразности. Однако наряду с достоинствами следует отметить и их недостатки, прежде всего токсичность для теплокровных животных и человека. Резкое возрастание объемов использования гербицидов, инсектицидов, десикантов привело к значительному загрязнению окружающей среды. В связи с необходимостью обеспечения безопасности применения химических препаратов для

человека и окружающей среды возрастают требования к качеству таких препаратов, возникает необходимость разработки и внедрения новых, более технологичных и безопасных способов их применения. Согласно исследованиям Н. Н. Мельникова с соавторами (1977), пестициды должны обладать следующими свойствами: малой острой и хронической токсичностью для человека и животных; умеренной персистентностью и способностью разлагаться в течение одного вегетационного периода во внешней среде; высокой технической и экономической эффективностью, удобством применения, хранения и транспортировки; селективностью по отношению к полезным организмам.

С этой точки зрения элементная сера имеет большие перспективы применения в качестве экологически безопасного препарата, особенно в связи с развитием нанотехнологий. Элементная сера и ее соединения играют важную роль в жизни человека на протяжении многих лет. Уже на заре цивилизации использовались бактерицидные (серные мази) и фунгицидные (при обработке виноградной лозы тонко измельченным порошком) свойства серы. Механизм действия препаратов серы заключается в том, что сера, взаимодействуя с органическими веществами, образует сульфиды и пентатионовую кислоту, обладающие противомикробной и противопаразитарной активностью. Кроме того, при высоких температурах молекулы серы постепенно испаряются и создают антигрибковую атмосферу, т. к. сами обладают фунгицидным воздействием.

В большинстве случаев сера применялась в виде микронизированного порошка, например, наиболее распространенными препаративными формами в СССР, а теперь и в России являются препараты в виде смачивающегося порошка, изготовленные согласно ТУ-113-04-232-86 (Технические условия..., 1986). В работе И. А. Массалимова с соавторами (2013) установлен высокий потенциал применения серы в качестве экологически безопасного фунгицида, особенно при ее использовании в наноформе. В данной работе мы представляем результаты исследования антифунгальных свойств серы в двух формах: в виде порошков микрочастиц и наночастиц. Эффективность препаратов на основе серы можно установить, лишь сравнивая их с антифунгальными характеристиками других препаратов. Поэтому наряду с измерением антифунгальных свойств серы были измерены аналогичные характери-

стики ряда неорганических и органических веществ. В первую очередь мы сравнили эффективность препаратов на основе микро- и наносеры с тремя хорошо известными и широко применяемыми в качестве средства защиты растений: тетраметилтиурамдисульфидом, тебуконазолом и карбендазимом. Мы также измерили антифунгальные характеристики следующих неорганических веществ: элементарное серебро в виде наночастиц и ионов, а также представитель неорганических пероксидов CaO_2 , обладающий, согласно И. И. Вольнову (1980), ярко выраженными антифунгальными свойствами.

Материалы

Для исследований использованы наночастицы серы со средним размером 20 нм и микронные частицы со средним размером 70 мкм, физико-химические свойства и способы получения описаны И. А. Массалимовым с соавторами (2014). В качестве еще двух неорганических препаратов дисперсии использовали наночастицы серебра со средним размером 25 нм и частицы экологически безопасного соединения – пероксида кальция (CaO_2) со средним размером 20 мкм. Проведены исследования трех хорошо известных органических препаратов в качестве средств защиты растений – тетраметилтиурамдисульфида (ТМТД), тебуконазола и карбендазима. В работе использованы тебуконазол ($\text{C}_4\text{H}_{22}\text{ClN}_3\text{O}$), который хорошо известен и широко применяется в сельском хозяйстве в качестве системного фунгицида из класса триазолов, обладающий защитным, лечебным и искореняющим действием. Другим препаратом является карбендазим ($\text{C}_9\text{H}_9\text{N}_3\text{O}_2$) из группы производных бензимидазола, который обладает длительным защитным эффектом. ТМТД ($\text{C}_6\text{H}_{12}\text{N}_2\text{S}_4$) относится к стойким контактными пестицидам, не проникающим в растения или семена и подавляющим прорастание спор или начальный рост.

Методы

Фунгицидная активность веществ и соединений проверялась путем учета полной задержки роста – минимальной подавляющей концентрации в отношении тест-культур грибов на плотной среде Сабуро, содержащей исследуемые препараты. Мы вносили порошкообразные препараты в расплавленную среду Сабуро (селективная) в различных концентрациях, затем полученную смесь разливали по 20 мл в чашки Петри и

равномерно перемешивали вплоть до полимеризации среды. После полимеризации (застывания) на среды с препаратами и контрольные среды (без добавления веществ) высевали тест-культуры грибов и инкубировали при 25 °С. Результаты регистрировали ежедневно визуально по наличию роста типичных колоний грибов согласно прописи, представленной в работе П. Н. Кашкина, Н. Д. Шеклакова (1978).

Результаты

Эффективность действия препарата зависит от равномерности распределения его по поверхности растений. Препарат на основе наночастиц серы получали химическим осаждением из 1 % раствора полисульфида кальция на подложки, при этих концентрациях сера с размером 20 нм используется в качестве фунгицида. Нанесенная дисперсия высыхала при комнатной температуре, далее рассматривались поверхности, покрытые частицами серы, и анализировалась их адгезия на поверхности путем промывания водой, моделируя тем самым процессы смывания с поверхности растений частиц дождем. Исследование распределения наночастиц серы на поверхности растений показало равномерное распределение и хорошую адгезию к поверхности.

На рис. 1а приведено изображение листа и распределение частиц серы на поверхности 3б, увеличенное в 40 раз. Видно, что дисперсия равномерно распределяется по поверхности, и, как показали эксперименты, после высыхания частицы серы крепко связаны с поверхностью, не смываются водой. А это важная характеристика препарата, т. к., однажды нанесенный на поверхность растения (листья и стебли), он остается на поверхности и защищает растение от болезней и вредителей. Этот фактор существенно увеличивает эффективность препарата.

На рис. 2 приведены изображения необработанных (а) и обработанных (б) клеток растения, видно, каким образом частицы серы распределены по поверхности клеток. Благодаря малому размеру наночастиц серы они располагаются между клетками и образуют агломераты, размер клеток растения составляет 10–15 мкм. Эффективность и универсальность антифунгального действия наночастиц серы доказана в исследовании И. А. Массалимова с соавторами (2018). На рис. 2б наночастицы серы, постепенно испаряясь, создают стерильную атмосферу, т. к. молекулы серы сами обла-

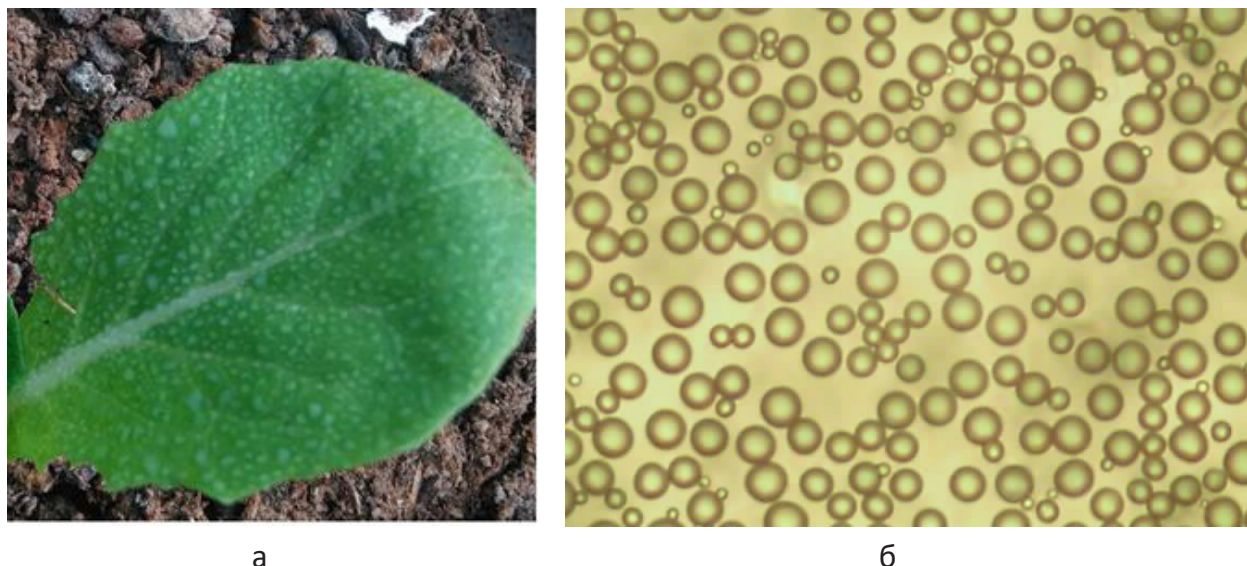


Рис. 1. Изображение листа, обработанного наночастицами серы (а), и распределение частиц на поверхности (б)

Fig. 1. Image of a leaf treated with sulfur nanoparticles (a) and distribution of particles on the surface (б)

дают фунгицидным воздействием, поэтому наночастицы серы являются высокоэффективным фунгицидом и акарицидом, согласно исследованиям W. M. Goodwin, H. Martin

(1928). А частицы серы, которые «втиснуты» в пространство между клетками и лежат в глубине, идут на питание растениям.

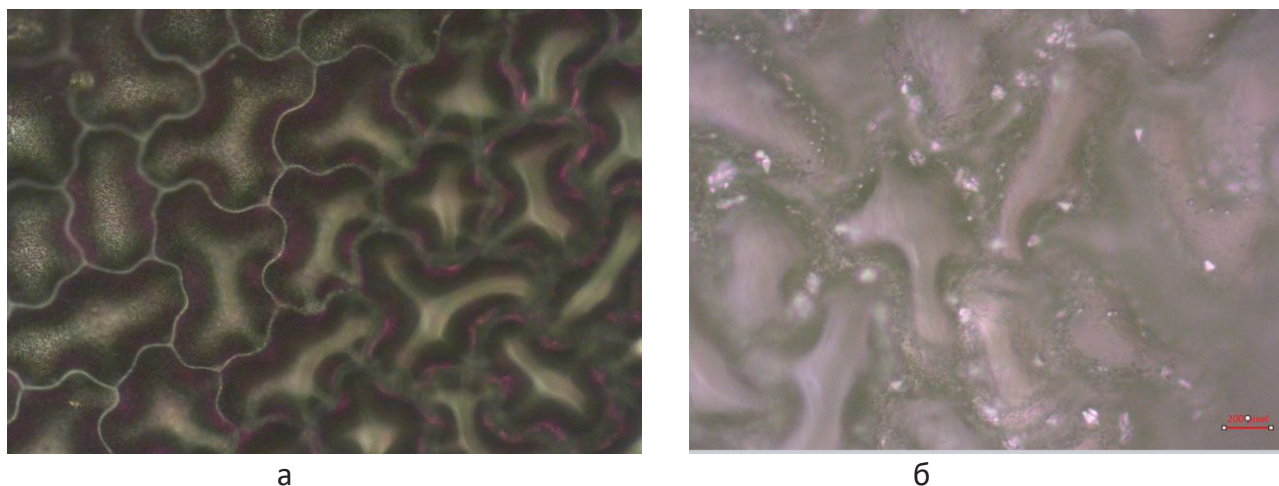


Рис. 2. Изображение клеток листа, необработанного дисперсией из наночастиц серы (а), и клеток листа обработанного (б)

Fig. 2. Image of cells of a leaf untreated by dispersion of sulfur nanoparticles (а) and that of a treated leaf (б)

В таблице представлены результаты измерения антифунгальной активности вышеприведенных пяти видов неорганических веществ, обладающих антигрибковой активностью. Эти вещества представлены серой в двух формах (микронизированном (средний размер частиц 70 мкм) и наночастичном (средний размер частиц 20 нм) состоянии), серебром в виде наночастиц размер 25 нм и пероксида кальция размером 20 мкм. Также представлены данные для тебуконазола,

который хорошо известен и широко применяется в сельском хозяйстве в качестве системного фунгицида из класса триазолов, он обладает защитным, лечебным и искореняющим действием, средний размер частиц 5 мкм. Приведены результаты для карбендазима ($C_9H_9N_3O_2$, БМК), который также обладает длительным защитным эффектом из группы производных бензимидазола (средний размер частиц 3 мкм), и для тетраметилтиурамдисульфида (ТМТД).

Сравнительная фунгицидная активность препаратов

Грибы	Полное угнетение роста (мг/мл)						
	S _m (мкм)	S _n (нм)	Ag (нм)	CaO ₂ (мкм)	Тебуко-на-зол (мкм)	Карбендазим (мкм)	ТМТД (мкм)
<i>Candida albicans</i>	200	20	25	5	0.3	4	2
<i>Aspergillus niger</i>	250	20	25	5	0.4	6	3
<i>Penicillium notatum</i>	200	15	25	5	0.4	6	3
<i>Trichophyton mentagrophytes</i> var. <i>granulosum</i>	150	10	25	5	0.4	10	5
<i>Trichophyton rubrum</i>	200	10	25	5	0.3	10	8
<i>Microsporum canis</i>	200	10	25	5	0.5	10	8
<i>Alternaria alternata</i>	400	10	25	5	0.4	8	6
<i>Fusarium graminearum</i>	400	20	25	5	0.3	6	6

Данные, полученные для частиц серы, указывают на универсальность их воздействия на все изученные штаммы патогенных грибов. Установлено, что для концентрации наночастиц серы 20 мг/мл рост всех представленных в таблице видов патогенных микроорганизмов полностью подавляется, для трех грибов достаточно меньшей концентрации.

Обсуждение

Из данных, приведенных в таблице, также понятно, что применение наночастиц серы взамен микронных частиц снижает критическую концентрацию в 20–30 раз, это означает, что наночастицы серы эффективнее, чем микрочастицы, и применять их нужно в значительно меньших дозах. Сравнение данных для наночастиц серебра для разных видов штаммов показывает, что они одинаково успешно действуют на все виды микроорганизмов и концентрация препарата, равная 25 мг/мл, полностью подавляет рост колонии. Наиболее эффективным из класса неорганических препаратов является пероксид кальция, все виды патогенных микроорганизмов подавляются им при концентрации препарата 5 мг/мл. Из традиционных органических препаратов наиболее эффективным является тебуконазол, который широко применяется в качестве фунгицида в растениеводстве, концентрации препарата в количестве 0.3–0.4 мг/мл достаточно для уничтожения колоний всех микроорганизмов. Карбендазим в 10–30 раз менее эффективен по сравнению с тебуконазолом. По своим антифунгальным свойствам ТМТД находится между карбендазимом и тебуконазолом.

При рассмотрении эффективности воз-

действия препаратов на растения нужно учитывать не только их антифунгальные и рострегулирующие свойства, но также их воздействие на окружающую среду. Наночастицы серебра нашли свое основное применение в медицине, микрочастицы пероксида кальция очень эффективны и безопасны, в растениеводстве нашли применение как протравители семян, особенно эффективны в анаэробных условиях, например при прорастании семян риса. В этом отношении препараты на основе серы не имеют себе равных, т. к. являются экологически безопасными, кроме того, наряду с фунгицидными свойствами они проявляют и свойства стимулятора роста, как показано И. А. Массалимовым с соавторами (2013). В то же время все препараты (ТМТД, карбендазим и тебуконазол) представляют опасность для окружающей среды. Например, карбендазим, хотя и относится к классу малоопасных препаратов, согласно данным Всемирной организации здравоохранения, токсичен для печени, влияет на репродуктивную систему и считается потенциально канцерогенным соединением. Он нарушает гормональную систему организма и может вызывать раковые заболевания. Тебуконазол относится ко 2-му классу опасности, для млекопитающих этот препарат среднетоксичен, не влияет на численность полезной флоры и фауны, но нельзя допускать его попадания в водоемы. ТМТД относится к ядохимикатам средней токсичности, свойства его в основном связаны с угнетающим действием на окислительно-восстановительные ферментные системы, установлено, что он вызывает, например, у птиц угнетение тканевого дыхания, нарушение углеводного обмена, что приводит к усилению гликолитических про-

цессов в организме, раздражает кожу и дыхательные пути. Очень токсичен для водных организмов, может оказывать долговременное негативное воздействие в водной среде.

Заключение

Из всего сказанного можно сделать следующие выводы:

1. Все препараты подавляют развитие патогенных организмов в разной степени, диапазон критических концентраций варьируется от 0.3 до 400 мг/мл для микронных частиц серы;
2. Использование препаратов на основе серы приводит к подавлению всех исследованных патогенных организмов, а применение ее в виде наночастиц со средним размером 20 нм увеличивает антифунгальную эффективность многократно по сравнению с данными для микронной серы; серу осажденную из полисульфидного раствора можно рекомендовать для обработки растений;
3. Сравнение действия двух видов наночастиц элементарных неорганических веществ серы и серебра размерами в 20 нм и 25 нм указывает, что во всех случаях эффективность наночастиц серы выше, чем наночастиц серебра;
4. Максимальным антифунгальным воз-

действием обладает тебуконазол, который широко применяется в качестве средства защиты растений, но является токсичным препаратом;

5. Высокие антифунгальные свойства проявляет экологически безопасный пероксид кальция, его можно рекомендовать в качестве протравителя семян и антифунгального средства при длительном хранении овощей и фруктов;

6. Для снижения пестицидной нагрузки на окружающую среду в будущем рекомендуется использовать смеси, в которых токсичные препараты должны быть заменены частично либо полностью безопасными и эффективными, например, такими, как наночастицы серы;

7. Наночастицы серы проявляют также ярко выраженные свойства стимулятора роста растений при протравливании семян, а при обработке пшеницы на стадии вегетации способствуют увеличению урожая и содержания белка в зерне, как показано в работе (Kaya et al., 2018).

Таким образом, смеси веществ, в микроформе которых есть токсичные препараты, должны быть заменены частично или полностью безопасными и эффективными, например, такими, как наночастицы серы или пероксид кальция.

Библиография

- Агроэкология: Методология, технология, экономика / Под ред. В. А. Черникова, А. И. Чекереса. М.: Колос, 2004. 400 с.
- Вольнов И. И. Перекисные соединения щелочных металлов. М.: Наука, 1980. 160 с.
- Горбачев И. В., Гриценко В. В., Захваткин Ю. А. Защита растений от вредителей. М.: Колос, 2002. 468 с.
- Кашкин П. Н., Шеклаков Н. Д. Руководство по медицинской микологии. М.: Медицина, 1978. 325 с.
- Массалимов И. А., Давлетов Р. Д., Гайфуллин Р. Р., Зайнитдинова Р. М., Шайнурова А. Р., Мустафин А. Г. Наноразмерная сера – эффективный фунгицид и стимулятор роста пшеницы // Вестник защиты растений. 2013. № 4. С. 61–63.
- Массалимов И. А., Хусаинов А. Н., Зайнитдинова Р. М., Мусавирова Л. Р., Зарипова Л. Р., Мустафин А. Г. Химическое осаждение наночастиц серы из водных растворов // Журнал прикладной химии. 2014. Т. 87, № 6. С. 705–713.
- Массалимов И. А., Ярмухаметова И. А., Ахметшин Б. С., Самсонов М. Р. Фунгицидные свойства полисульфида кальция // Защита и карантин растений. 2018. № 10. С. 27–28.
- Мельников Н. Н., Волков А. И., Короткова О. А. Пестициды и окружающая среда. М.: Химия, 1977. 240 с.
- Мельников Н. Н. Пестициды: Химия, технология и применение. М.: Химия, 1987. 711 с.
- Технические условия 113-04-232-86. Сера 90 % смачивающийся порошок. URL: <https://nd.gostinfo.ru/document/3229056.aspx> (дата обращения: 12.02.2022).
- Goodwin Wm., Martin H. The action of sulfur as fungicide and as acaricide. Part I // Ann. App. Biol. 1928. Vol. 15, No 4. P. 623–638.
- Kaya M., Karaman R., Aykut Şener. Effect of nano sulfur (S) application on yield and some yield properties of bread wheat // Scientific Papers. Series A. Agronomy. 2018. Vol. LXI, No 1. P. 274–279.

ANTIFUNGAL PROPERTIES OF SULFUR NANOPARTICLES IN AND ITS IMPORTANCE IN MODERN CROP PRODUCTION

MASSALIMOV
Ismail Aleksandrovich

D.Sc., Bashkir state University, ismail_mass@mail.ru

AKHMETSHIN
Bulat Salavatovich

Bashkir state University, akhbulat@mail.ru

MUSTAFIN
Akhat Gazizyanovich

Bashkir state University, agmustafin@gmail.com

BURKITBAEV
Mukhambetkali Myrzabaevich

*Al-Farabi Kazakh National University, Mukhambetkali.
Burkitbayev@kaznu.kz*

URAKAEV
Farit Xisametdinovich

*V.S. Sobolev Institute of Geology and Mineralogy,
urakaev@igm.nsc.ru*

Keywords:

sulfur
nanoparticle
plant
toxicity
pathogens

Summary: Nowadays, the safety of preparations in relation to the environment is becoming crucial, and many traditional preparations are gradually being excluded from the list of permitted ones for reasons of toxicity or the presence of long-term environmental consequences. In this regard, the main trend of modern agriculture is the use of preparations that are easily and quickly absorbed and stimulate plant growth, give a high and high-quality yield. The solution of these problems is possible through the use of preparations created on the basis of nanotechnologies, which are able to have an effective impact on plants in very low concentrations. The use of nanopreparations does not replace the use of traditional nitrogen, potash and phosphorus fertilizers, but they can multiply the efficiency of their use. The effect of their use as plant protection agents against diseases and pests, as well as to stimulate plant growth, in many cases can far exceed that of traditional preparations. One of the most popular chemical elements along with nitrogen, potassium and phosphorus is sulfur – an important element of plant nutrition. Sulfur is an inorganic fungicide and acaricide, so it has long been used in agriculture to combat fungal diseases and herbivorous mites. In this paper, the fungicidal effect of environmentally safe elemental sulfur in micro- and nanoforms is compared with the action of preparations of different nature and dispersion on the same pathogenic organisms. Based on the obtained results, it is proposed to partially or completely replace toxic drugs with environmentally safe forms when creating plant protection products.

Received on: 22 April 2019

Published on: 30 March 2022

References

- Goodwin Wm., Martin H. The action of sulfur as fungicide and as acaricide. Part I, Ann. App. Biol. 1928. Vol. 15, No 4. P. 623–638.
- Gorbachev I. V. Gricenko V. V. Zahvatkin Yu. A. Protection of plants from pests. M.: Kolos, 2002. 468 p.
- Kashkin P. N. Sheklakov N. D. Guide to medical mycology. M.: Medicina, 1978. 325 p.
- Kaya M., Karaman R., Aykut Şener. Effect of nano sulfur (S) application on yield and some yield properties of bread wheat, Scientific Papers. Series A. Agronomy. 2018. Vol. LXI, No 1. P. 274–279.
- Massalimov I. A. Davletov R. D. Gayfullin R. R. Zaynitdinova R. M. Shaynurova A. R. Mustafin A. G. Nanoscale sulfur is an effective fungicide and wheat growth stimulator, Vestnik zaschity rasteniy. 2013. No. 4. P. 61–63.
- Massalimov I. A. Husainov A. N. Zaynitdinova R. M. Musavirova L. R. Zaripova L. R. Mustafin A. G. Chemical

- precipitation of sulfur nanoparticles, Zhurnal prikladnoy himii. 2014. T. 87, No. 6. P. 705–713.
- Massalimov I. A. Yarmuhametova I. A. Ahmeshin B. S. Samsonov M. R. Fungicidal properties of calcium polysulfide, Zashita i karantin rasteniy. 2018. No. 10. P. 27–28.
- Mel'nikov N. N. Volkov A. I. Korotkova O. A. Pesticides and Environment. M.: Himiya, 1977. 240 p.
- Mel'nikov N. N. Chemistry, technology and application. M.: Himiya, 1987. 711 p.
- Methodology, technology, economics, Pod red. V. A. Chernikova, A. I. Chekeresa. M.: Kolos, 2004. 400 p.
- Specifications 113-04-232-86. Sulfur 90 % wettable powder. URL: <https://nd.gostinfo.ru/document/3229056.aspx> (data obrascheniya: 12.02.2022).
- Vol'nov I. I. Peroxide compounds of alkali metals. M.: Nauka, 1980. 160 p.



УДК 58.035.7

ОПРЕДЕЛЕНИЕ РИТМИЧЕСКИХ ЗАКОНОМЕРНОСТЕЙ ФУНКЦИОНИРОВАНИЯ ПЕЛАГИЧЕСКОГО СООБЩЕСТВА МЕТОДОМ ПРЕОБРАЗОВАНИЯ ФУРЬЕ

МЕЛЬНИКОВА
Елена Борисовна

к. б. н., Институт природно-технических систем ФГБНУ, г. Севастополь, г. Севастополь, ул. Ленина, 28,
helena_melnikova@mail.ru

МЕЛЬНИКОВ
Анатолий Викторович

к. т. н., доцент, Севастопольский государственный университет, 299053, Севастополь, ул. Университетская, 33, mel.anat@mail.ru

Ключевые слова:
функционирование
пелагической системы
биологические ритмы
гидробионтные
сообщества
преобразование
Фурье
математическая
модель
интенсивность
свечения

Аннотация: Рассмотрено изменение интенсивности свечения пелагического сообщества в прибрежных водах на юго-западном шельфе Крыма. Установлено, что нарастания и спады интенсивности свечения гидробионтных сообществ, связанные с функционированием пелагической системы, периодически повторяются в одно и то же время. Отмечено, что биомасса светящихся организмов тесно коррелирует с биомассой планктона и других обитателей пелагиали, включая промысловые пелагические виды рыб, поэтому интенсивность свечения гидробионтов является весьма важной информационной характеристикой биологических процессов жизнедеятельности морских сообществ. Измерения интенсивности свечения организмов могут производиться быстродействующими биофизическими приборами в природных условиях без нарушения структуры и межвидовых связей гидробионтных сообществ. Использование метода преобразования Фурье позволило найти параметры основных биологических ритмов планктонных сообществ, приводящих к изменению интенсивности свечения гидробионтов. Показано, что изменение интенсивности свечения организмов с периодом 14 часов характеризует циркадные ритмы светового и темного периодов. Изменения интенсивности свечения организмов с периодом 4.7 и 2.8 часа обусловлены ультрадианными эндогенными ритмами пелагического сообщества, связанными с интенсивностью деления клеток фитопланктона и скоростью их выедания зоопланктоном. Приведены графики изменения интенсивности свечения организмов в темное время суток, построенные по найденной модели, а также экспериментальные данные и погрешности их определения. Расчеты показали, что коэффициент корреляции между измеренными значениями интенсивности свечения организмов и расчетными по полученной математической модели с учетом влияния трех основных биологических ритмов составляет $r = 0.906$, что подтверждает правильность принятых предложений.

© Петрозаводский государственный университет

Получена: 03 марта 2022

Подписана к печати: 26 марта 2022

Введение

В морях, расположенных в умеренных широтах, в том числе и в Черном море, интенсивность свечения гидробионтных организмов является важным фактором функционирования пелагического сообщества и подвержена периодическим циркадным и ультрадианным изменениям (Tett, 1971; Meeson, 1977; Krasnow et al., 1980; Gitel'son and Levin, 1989; Akimoto et al., 2004; Токарев, 2006; Заворуев и др., 2012; Tokarev and Melnikova, 2012).

Светящиеся организмы являются активными участниками функционирования пелагической системы (их биомасса тесно коррелирует с биомассой планктона и других обитателей пелагиали), и поэтому интенсивность свечения гидробионтов является весьма важной информационной характеристикой биологических процессов жизнедеятельности морских сообществ (Tett, 1971; Lapota et al., 1989; Ondercin et al., 1995; Черепанов и др., 2007; Moline et al., 2009). Для изучения миграций, пространственного и временного распределения гидробионтных сообществ в естественных природных условиях обитания без нарушения структуры гидробионтных сообществ, в состав которых входят биолюминесцентные организмы, могут быть применены методы экспрессной оценки, основанные на использовании быстросрабатывающих биофизических приборов (Widder et al., 2002; Токарев и др., 2009).

На распределение светящихся гидробионтов в толще воды и процессы их жизнедеятельности влияют биотические факторы (возраст, пол, размножение, миграции и т. д.) и абиотические факторы (степень освещенности, температура, соленость, течение, наличие пищи и т. д.) (Hastings, 2007; Widder, 2010; Polonsky, Mel'nikova et al., 2018).

Как показывает анализ литературных данных, в жизненных циклах большинства видов светящихся гидробионтов можно выделить несколько повторяющихся через определенные промежутки времени процессов, которые являются циркадными и ультрадианными ритмами (Meeson, 1977; Krasnow et al., 1980; Sullivan and Swift, 1994; Akimoto et al., 2004; Titlyanov et al., 2004). В частности, эндогенные ритмы проявляются во многих физиологических процессах микроводорослей: питании, дыхании, росте, образовании пигментов и др. (Ondercin et al., 1995; Titlyanov et al., 2004; Tokarev and Melnikova, 2012). Известно, что большинство физиологических и биохимических процес-

сов изменяются в течение суток. Некоторые из процессов активизируются в темное время суток, другие – в дневное. Суточная смена дня и ночи, фиксируемая фитопланктоном за счет работы фитохром и криптохром, подобных фоторецепторам, обеспечивает возможность фитопланктону точно распределять во времени светозависимые и темновые процессы (в частности, рост и репродукцию) (Li et al., 1996; Hamman et al., 1981; Hastings, 2007).

В последнее время все более широкое распространение получают методы исследования жизненных процессов, происходящих в биологических системах, на основе измерения параметров физических полей, возникающих в процессе функционирования биологических систем, в частности морских пелагических сообществ (Токарев, 2006; Tokarev, Melnikova, 2012; Polonsky et al., 2018). При этом использование биофизических приборов позволяет проводить изучение процессов жизнедеятельности пелагических сообществ в естественных условиях в реальном масштабе времени без нарушения структуры и межвидовых связей гидробионтов (Widder et al., 2002; Токарев и др., 2009). Если обработку амплитудно-временной изменчивости интенсивности свечения, создаваемого пелагическими сообществами, провести с использованием аналитико-математических и статистических методов обработки информации, то появляется возможность не только выявить биологические ритмы пелагических сообществ, но и оценить их параметры и рассмотреть особенности межвидовых взаимоотношений.

Целью работы является моделирование процессов функционирования пелагической системы и определение параметров биологических ритмов, приводящих к изменению интенсивности свечения гидробионтных сообществ.

Материалы

Материалом для исследования послужили данные, полученные в Институте биологии южных морей (ИнБЮМ) им. А. О. Ковалевского на суточной станции в 77-м рейсе НИС «Профессор Водяницкий» (02.09–08.09.2014 г) в прибрежных водах г. Севастополя в районе б. Круглая. Для исследования временной изменчивости пространственного и вертикального распределения интенсивности свечения организмов в верхнем 100-метровом слое использовали метод многократного батифотометрическо-

го зондирования толщи воды с помощью измерительного гидробиофизического комплекса «Сальпа-М» (Токарев и др., 2009). Каждый час проводили по 10 зондирований с интервалом 2 мин. Затем эти данные усреднялись. Наблюдения проводились в течение суток. При анализе временных изменений интенсивности свечения организмов были использованы усредненные по каждому часу значения. Дискретность измерений в режиме зондирования составляла 1 м.

Вертикальное зондирование интенсивности свечения организмов проводили в диапазоне глубин 0–60 м. Далее определялся диапазон глубин с высоким уровнем интенсивности свечения организмов. Для этого при анализе полученных результатов была проведена разбивка диапазона глубин, на которых производились измерения, на 5-метровые слои. Затем был найден 5-метровый слой с максимальным значением интенсивности свечения организмов и диапазон глубин, в котором интенсивность свечения гидробионтов превышала уровень 0.5 от максимального. Таким образом был выделен диапазон глубин с высоким уровнем интенсивности свечения организмов. Это оказался диапазон глубин от 0 до 35 м. Дальнейший анализ проводился для этого слоя.

Синхронизирующим фактором, дающим старт темновым процессам, является смена светлого и темного времени суток, поэтому изменения интенсивности биolumинесценции повторяются каждые последующие сутки в одно и то же время. Это дает основание делать расчеты на основе измерений, проводимых в течение одних суток. Поэтому в расчетах использовался ряд значений длиной 24 отсчета, охватывающий одни сутки.

Методы

Наблюдаемые процессы нарастания и спада интенсивности биolumинесценции планктонных организмов повторяются в одно и то же время суток. Этот факт дает основание считать их периодически повторяющимися процессами, и поэтому к ним применимо дискретное преобразование Фурье (Дженкинс и Ваттс, 1972; Marple-m., 1990; Кривошеев, 2006). Представим изменения интенсивности свечения гидробионтов в виде конечного числа гармонических функций (спектральных составляющих), различающихся по периодам и амплитудам и дающих представление о циркадных и ультрадианных ритмах, существующих в пелагических системах, в следующем виде:

$$I(t) = a_0 + \sum_{n=1}^{N/2} A_n \sin\left(\frac{2\pi \cdot nt}{T} + \varphi_n\right)$$

где $I(t)$ – интенсивность свечения организмов в момент времени t ;

$$a_0 = \frac{1}{N} \sum_{t=1}^N x_0(t)$$

– постоянная составляющая или нулевая гармоника, $x_0(t)$ – экспериментально измеренное значение интенсивности биolumинесценции в момент времени t , N – количество точек экспериментально измеренного временного ряда, $N/2$ – количество гармоник ряда Фурье, A_n – амплитуда n -й гармоники, $n = 1, 2, \dots, N/2$ – номер гармоники, T – период первой гармоники, φ_n – начальная фаза n -й гармоники.

Спектральные составляющие, полученные в результате разложения исходной временной последовательности в ряд Фурье, могут быть использованы при моделировании процессов функционирования пелагической системы.

Количественная обработка выполнена с использованием пакетов программ Microsoft Excel 7.0, MathCAD 14.0, Statistica 6.0, SigmaPlot 12.5 and Surfer 13.0.

Результаты

На рис. 1 приведены средние значения интенсивности свечения организмов в течение темного времени суток.

Из рис. 1 видно, что интенсивность свечения организмов на протяжении темного времени суток подвержена флуктуациям. Во-первых, с наступлением темного времени суток наблюдается нарастание интенсивности свечения организмов, которая уменьшается (падает) к утру. Во-вторых, наблюдается изменение интенсивности свечения гидробионтов сообществ в темное время суток. В 19, 23–24 и 3 часа наблюдаются увеличения интенсивности свечения обитателей пелагиали, а в 20 часов, а также к 1 часу ночи и к 6 часам утра – уменьшения интенсивности свечения гидробионтов сообществ.

Синхронизирующим фактором, дающим старт темновым процессам, является смена светлого и темного времени суток. Однако наблюдаемые уменьшения интенсивности свечения в 20 часов и к 1 часу ночи свидетельствуют о том, что кроме циркадного ритма, синхронизируемого сменой светлого и темного периода суток, на изменения

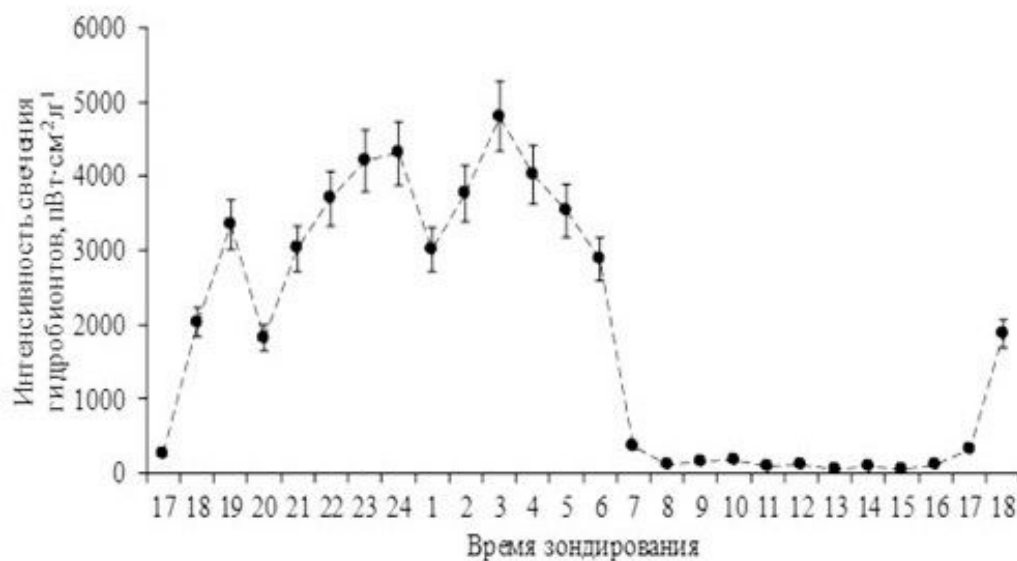


Рис. 1. Средние значения интенсивности свечения организмов

Fig. 1. Diurnal changes in the intensity of bioluminescence of planktonic communities

интенсивности свечения планктонного сообщества влияют также некоторые другие ультрадианные ритмы.

В результате разложения в ряд Фурье исходного временного ряда значений интенсивности свечения гидробионтных сообществ (см. рис. 1) было получено, что наибольшие амплитуды имеют первая, третья и пятая гармонические составляющие. Амплитуды этих гармонических составляющих соответственно равны: 931, 725 и 656 пВт·см⁻²·л⁻¹.

Вклад каждой гармоники (биологического ритма) в суммарные изменения интенсивности свечения планктонных сообществ определяется ее амплитудой. Чем больше амплитуда гармоники, тем существеннее ее вклад, и наоборот: вклад гармоник с малыми амплитудами незначителен. Вследствие этого можно считать, что первая, третья и пятая гармоники являются существенными и вносят основной вклад в изменения интенсивности свечения гидробионтных сообществ. Влиянием второй, четвертой, шестой и седьмой гармоник при моделировании функционирования пелагической системы будем пренебрегать, считая их амплитуды малыми. Эти три существенных гармонических колебания (три биологических ритма) вносят основной вклад в изменения интенсивности свечения планктонных сообществ в темное время суток. Остальными гармоническими колебаниями (вторая, четвертая, шестая и седьмая гармоники) при моделировании происходящих процессов будем

пренебрегать, считая их амплитуды малыми и незначительно влияющими на изменение интенсивности свечения организмов.

Для существенных гармонических колебаний получено:

- период основного гармонического колебания равен длине временного ряда – 14 часов, он характеризует циркадный ритм изменения интенсивности свечения гидробионтных сообществ;
- период третьей гармонической составляющей равен 4.7 часа;
- период пятой гармонической составляющей равен 2.8 часа.

При этом процессы, формирующие первую спектральную составляющую с периодом 14 часов, ответственны за медленные изменения интенсивности свечения организмов и характеризуют циркадный ритм, а процессы, формирующие третью и пятую спектральные составляющие, – за быстрые изменения, которые характеризуют ультрадианные биологические ритмы (рис. 2).

Уравнения для основных гармонических составляющих (первая, третья и пятая), характеризующихся наибольшими амплитудными значениями, полученные в результате разложения в ряд Фурье, запишем в тригонометрическом виде:

$$\begin{aligned}
 y_1(t) &= 930.6 \cdot \sin(0.449t - 1.3882); \\
 y_3(t) &= 725.1 \cdot \sin(1.337t - 0.5482); \\
 y_5(t) &= 655.7 \cdot \sin(2.244t - 1.5252).
 \end{aligned}
 \quad (2)$$

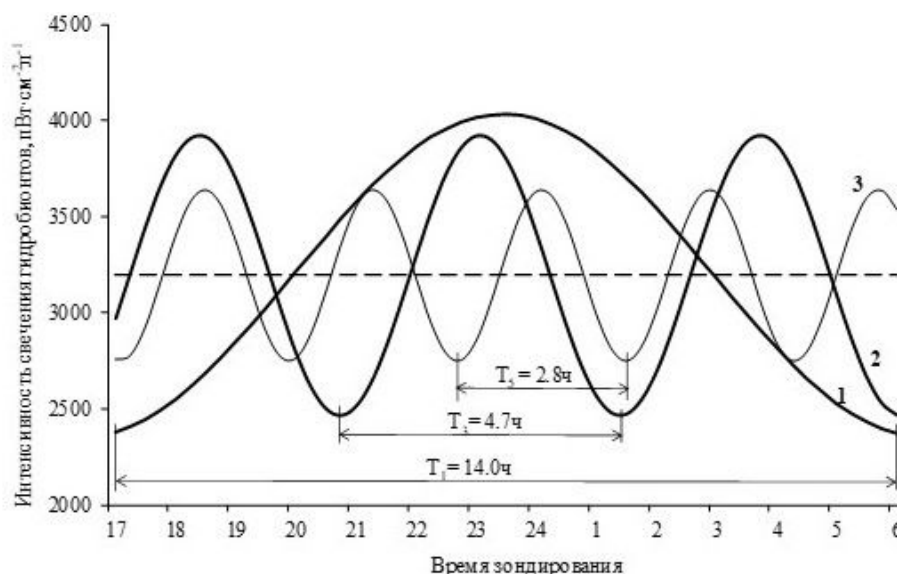


Рис. 2. Вклад основных биологических ритмов (1 – с периодом 14 часов; 2 – с периодом 4.7 часа; 3 – с периодом 2.8 часа) в изменение интенсивности свечения гидробионтных сообществ в темное время суток. Постоянная составляющая обозначена пунктирной линией

Fig. 2. The contribution of basic biological rhythms to the change in the intensity of the luminescence of hydrobiont communities in the dark (1 – with a period of 14 hours; 2 – with a period of 4.7 hours; 3 – with a period of 2.8 hours). The constant component is indicated by the dotted line

Тогда с учетом принципа суперпозиции и принятых предположений относительно малости амплитуд второй, четвертой, шестой и седьмой гармонических составляющих интенсивность свечения гидробионтных сообществ в темное время суток на юго-западном шельфе Крыма может быть рассчитана по формуле:

$$I_{\text{расч}}(t) = a_0 + y_1(t) + y_3(t) + y_5(t) \quad (3)$$

где $a_0 = 3147 \text{ пВт} \cdot \text{см}^{-2} \cdot \text{л}^{-1}$ – постоянная составляющая; $y_1(t)$, $y_3(t)$, $y_5(t)$ – значения первой, третьей и пятой гармоник, определяемые из выражений (2).

На рис. 3 изображены изменения интенсивности свечения организмов в темное время суток, построенные суммированием всех семи гармонических составляющих в соответствии с уравнением (1) (сплошная линия), суммированием трех наибольших гармонических составляющих (пунктирная линия), а также экспериментальные данные и погрешности их определения.

Из рис. 3 видно, что рассчитанная теоретическая кривая изменения интенсивности свечения гидробионтных сообществ в пределах погрешности эксперимента совпадает с измеренными значениями.

Обсуждение

Анализ литературных источников свидетельствует, что одним из факторов суточного изменения интенсивности свечения

морских организмов является интенсивность солнечной радиации. Анализ значений интенсивности дневной и ночной биoluminesценции планктона на различной глубине показал, что свечение гидробионтных сообществ ночью значительно выше, чем днем (Gitel'son and Levin, 1989; Токарев, 2006; Заворуев и др., 2012). Так, Ю. Н. Токарев отмечал, что вследствие изменения освещенности в течение суток интенсивность биoluminesценции в темное и светлое время суток изменяется в 30–100 раз (Токарев, 2006). Вследствие этого можно установить, что в наших исследованиях первая гармоника характеризует процесс нарастания интенсивности свечения организмов в течение темного времени суток и падения в утренние часы. Этот цикл обусловлен сменой и продолжительностью светового и темного периодов. Из выражения (2) для $y_1(t)$ видно, что амплитуда первой гармонической составляющей равна $931 \text{ пВт} \cdot \text{см}^{-2} \cdot \text{л}^{-1}$, это характеризует ее вклад в изменение интенсивности свечения гидробионтного сообщества в течение темного времени суток.

Причиной появления высокочастотных колебаний (третья и пятая гармонические составляющие) с периодом 4.7 и 2.8 часа являются биологические процессы, связанные с количественным развитием фитопланктона в течение суток и взаимоотношениями в пищевой цепи обитателей пелагиали.

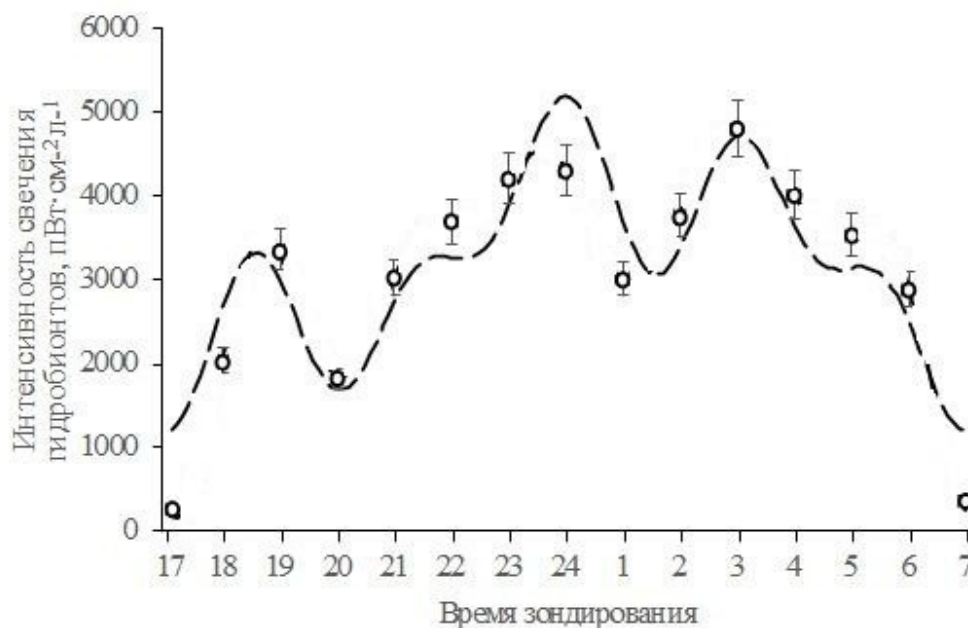


Рис. 3. Моделирование процессов функционирования пелагической системы на основе расчета изменения интенсивности свечения гидробионтов

Fig. 3. Modeling the processes of functioning of the pelagic system based on the calculation of changes in the luminescence intensity of hydrobiont communities

В ряде работ, посвященных развитию фитопланктона (Ланская, 1967; White, 1979; Sullivan and Swift, 1994; Akimoto et al., 2004; Titlyanov et al., 2004), отмечено, что количество и биомасса фитопланктонных организмов в пелагиали зависит прежде всего от скорости деления клеток и интенсивности выедания их зоопланктоном.

В работе С. А. Пионтковского и Т. С. Петипа, посвященной изучению суточного изменения в интенсивности питания у копеподиты *Acartia (Acartiura) clausi* (Giesbrecht, 1889), показано, что интенсивность питания ночью и днем у рачков разного возраста различна, что связано с их различной способностью к интенсивности миграции (Пионтковский, Петипа, 1975). При увеличении интенсивности миграции, которая наблюдается ночью, интенсивность их питания возрастает. Так, например, половозрелые самцы и самки вне периода размножения, а также *Acartia clausi* стадии V мигрируют активнее других стадий, совершая большие перемещения по глубине и придерживаясь в дневное время более глубоких водных слоев. Ночью, поднимаясь из глубинных водных слоев к поверхности, эти группы рачков питаются со значительно большей интенсивностью по сравнению с остальными группами. Младшие копеподиты и науплиусы, наоборот, совершают небольшие перемещения на глу-

бине, амплитуда их миграций невелика, они постоянно обитают в самых верхних слоях воды и питаются с наибольшей интенсивностью в дневное время. Существование различных суточных интенсивностей и ритмов питания обуславливается, вероятно, различной приспособленностью возрастных групп к солнечной радиации. Также отмечено, что самцы при высокой солнечной радиации выживают хуже, чем при слабом солнечном освещении (Пионтковский, Петипа, 1975).

На суточный ритм интенсивности питания влияет также вид пищи, потребляемой зоопланктоном. Так, полный процесс прохождения пищи по кишечнику у всех возрастных стадий *Acartia clausi*, а также у многих других видов копепод при преобладании в пище фитопланктона длится в среднем 3 часа, при питании дополнительно животной пищей продолжительность процесса пищеварения увеличивается в среднем до 5 часов (Пионтковский, Петипа, 1975). Следовательно, периоды нарастания интенсивности питания рачков зависят от вида пищи и близки к трем или пяти часам.

В отношении темпа деления клеток планктонных организмов на протяжении суток существуют разные мнения. Исследованием скорости деления клеток черноморского фитопланктона в культурах занималась Л. А. Ланская. В результате исследований она

пришла к выводу, что деление большинства видов динофлагеллят происходит круглосуточно, но максимальное количество делящихся клеток приходится на вечерние часы (18–19) и ночное время (Ланская, 1967). А. В. Ковалев и Н. Г. Столбова с соавторами для максимальной репродукции планктонных водорослей также выделяли ночные часы (Ковалев, 1993; Столбова и др., 1982)

Изложенные особенности деления клеток фитопланктона на протяжении темного времени суток позволяют предположить, что наблюдаемые в наших исследованиях нарастания интенсивности свечения гидробионтных сообществ в 19, 23–24 и к 3 часам утра являются результатом превалирования скорости деления светящихся клеток динофлагеллят над интенсивностью их выедания зоопланктоном в это время.

Циклический характер изменчивости интенсивности свечения гидробионтных сообществ с амплитудами 725 и 656 пВт·см⁻²·л⁻¹ и, соответственно, периодами 4.7 и 2.8 часа свидетельствует о том, что третья и пятая спектральные составляющие разложения в ряд Фурье являются существенными и обусловлены ультрадианными эндогенными суточными ритмами обитателей пелагиали.

Моделирование процессов функцио-

рования пелагической системы, приводящее к изменению интенсивности свечения гидробионтных сообществ, проводили по уравнениям (2) и (3).

Коэффициент корреляции между теоретическими значениями, рассчитанными по трем гармоникам, и измеренными значениями интенсивности свечения гидробионтов составляет $r = 0.906$.

Заключение

Показано, что на изменения интенсивности свечения гидробионтных сообществ пелагической системы в темное время суток оказывают влияние циркадный и ультрадианные биологические ритмы обитателей пелагиали с периодами 14, 4.7 и 2.8 часа. Эти биологические ритмы приводят к периодическому изменению интенсивности свечения, создаваемого пелагическими сообществами, с амплитудами 931, 725 и 656 пВт·см⁻²·л⁻¹. Использование метода преобразования Фурье позволило определить характеристики циркадного и ультрадианных биологических ритмов пелагического сообщества. Изменение солнечной радиации является синхронизирующим фактором, дающим начало как циркадным, так и ультрадианным биологическим ритмам планктонного сообщества.

Библиография

- Дженкинс Г. М., Ваттс Д. Г. Спектральный анализ и его приложения : В 2 т. Т. 2. М.: Мир, 1972. 287 с.
- Заворуев В. В., Заворуева Е. Н., Крум С. П. Распределение планктона в районах фронтальных зон водных экосистем . Красноярск: СФУ, 2012. 292 с.
- Ковалев А. В. Мезозоопланктон // Планктон Черного моря / Под. ред. А. В. Ковалева и З. З. Фененко. Киев: Наукова думка, 1993. С. 144–165.
- Кривошеев В. И. Современные методы цифровой обработки сигналов (цифровой спектральный анализ) . Н. Новгород, 2006. 117 с.
- Ланская Л. А. Суточный ход деления некоторых видов планктонных водорослей Черного моря в культурах // Биология и распределение планктона южных морей / Под ред В. Н. Грезе. М.: Наука, 1967. С. 16–21.
- Марпл-мл. С. Л. Цифровой спектральный анализ и его приложения / Пер. с англ. О. И. Хабарова, Г. А. Сидоровой; Под ред. И. С. Рыжака. М.: Мир, 1990. 584 с.
- Пионтовский С. А., Петипа Т. С. Элективность в питании *Acartia clausi* (Giesbr.) // Биология моря. 1975. № 33. С. 3–10.
- Столбова Н. Г., Ведерников В. И., Микаэлян А. С. Суточный ритм деления динофлагеллят в Черном море // Океанология. 1982. Т. 22, № 3. Р. 492–495.
- Токарев Ю. Н. Основы биофизической экологии гидробионтов . Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2006. 342 с. URL: <https://repository.marine-research.org/handle/299011/9076>.
- Токарев Ю. Н., Василенко В. И., Жук В. Ф. Новый гидробиофизический комплекс для экспрессной оценки состояния прибрежных экосистем // Современные методы и средства океанологических исследований: Материалы XI междунар. науч.-техн. конф., 25–27 нояб. 2009 г., Москва. М.: Изд-во РАН, 2009. С. 23–27.
- Черепанов О. А., Левин Л. А., Утюшев Р. Н. Связь биолюминесценции с биомассой и численностью светящегося и всего планктона. 2. Черное море // Морской экологический журнал. 2007. Т. 6, № 3. С. 84–89.
- Akimoto H. Wu. C., Kinumi T. and Ohmiya Y. Biological rhythmicity in expressed proteins of the marine dinoflagellate *Lingulodinium polyedrum* demonstrated by chronological proteomics // Biochem.

- Biophys. Res. Commun. 2004. Vol. 315, No 2. P. 306–312.
- Gitel'son I. I. and Levin L. A. Bioluminescence in oceanology // J. Biolumin Chemilumin. 1989. Vol. 4, No 1. P. 555–562.
- Hamman J. P., Biggley W. H. and Seliger H. H. Photoinhibition of stimutable bioluminescence in marine dinoflagellates // Photochem. Photobiol. 1981. No 33. P. 909–914.
- Hastings J. W. The Gonyaulax clock at 50: Translational control of circadian expression // Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. 2007. No 72. P. 141–144.
- Krasnow R., Dunlap J. C., Taylor W., Hastings J. W., Vetterling W. and Gooch V. J. Circadian spontaneous bioluminescent glow and flashing of Gonyaulax polyedra // Comp. Physiol. 1980. Vol. 138, No 1. P. 19–26.
- Lapota D., Geiger M. L., Stiffey A. V., Rosenberger D. E. and Young D. K. Correlations of planktonic bioluminescence with other oceanographic parameters from a Norwegian fjord // Mar. Ecol. Prog. Ser. 1989. No 55. P. 217–227. DOI: 10.3354/MEPS055217.
- Li Y. Q., Swift E. and Buskey E. J. Photoinhibition of mechanically stimutable bioluminescence in the heterotrophic dinoflagellate *Protoperdinium depressum* (Pyrrophyta) // J. Phycol. 1996. No 32. P. 974–982.
- Meeson B. M. Circadian rhythmicity in the marine dinoflagellate *Ceratium furca* // J. Phycol. 1977. Vol. 13, No 2. P. 45–50.
- Moline M. A., Blackwell S. M., Case J. F., Haddock S. H. D., Herren C. M., Orrico C. M., and Terrill E. Bioluminescence to reveal structure and interaction of coastal planktonic communities // Deep Sea Res. Part II. 2009. No 56. P. 232–245. DOI: 10.1016/j.dsr2.2008.08.002.
- Ondercin D., Atkinson C. A., Kiefer D. A. The distribution of bioluminescence and chlorophyll during the late summer in the north Atlantic: maps and a predictive model // J. Geophys Res. 1996. No 10. P. 6575–6590.
- Polonsky A. B., Mel'nikova E. B., Serebrennikov A. N. and Tokarev Yu. N. Regional Peculiarities of Hydrobiotic Bioluminescence Intensity and Chlorophyll a Concentration in Black Sea Waters // Atmospheric and Oceanic. 2018. Vol. 31, No 4. P. 365–371.
- Sullivan J. M. and Swift E. Photoinhibition of mechanically stimulated bioluminescence in the autotrophic dinoflagellate, *Ceratium fusus* (Pyrrophyta) // J. Phycol. 1994. No 30. P. 633–637.
- Tett P. B. The relation between dinoflagellates and the bioluminescence of Sea water // J. Mar. Biol. Assoc. U. K. 1971. Vol. 51, No 1. P. 183–206.
- Titlyanov E. A., Titlyanova T. V., Kalita T. L. and Yakovleva I. M. Rhythmicity in division and degradation of symbiotic dinoflagellates in the hermatypic coral *Stylophora pistillata* // Symbiosis. 2004. No 36. P. 211–224.
- Tokarev Yu. N., Melnikova E. B. The influence of hydrophysical parameters on intensity of bioluminescence field in the Black Sea // Hydrobiological journal. 2012. Vol. 48, No. 4. P. 93–99. DOI: 10.1615/Hydrobiol.v48.i4.70
- White H. H. Effects of dinoflagellate bioluminescence on the ingestion rates of herbivorous zooplankton // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 1979. No 36. P. 217–224.
- Widder E. A. Bioluminescence and the pelagic visual environment. Mar. freshw // Behav. Physiol. 2002. No 35. P. 1–26.
- Widder E. A. Bioluminescence in the ocean: Origins of biological, chemical, and ecological diversity // Science. 2010. No 328. P. 704–708.

DETERMINATION OF RHYTHMIC PATTERNS OF PELAGIC COMMUNITY FUNCTIONING BY THE FOURIER TRANSFORM METHOD

MELNIKOVA
Elena Borisovna

*PhD, Institute of Natural and Technical Systems,
helenamelnikova@mail.ru*

MELNIKOV
Anatolii Viktorovich

PhD, Sevastopol State University, mel.anat@mail.ru

Keywords:

functioning of pelagic system
biological rhythms
hydrobiont communities
Fourier transform
mathematical model
intensity of luminescence

Summary: The change in the luminescence intensity of the pelagic community in coastal waters on the south-western shelf of the Crimea is considered. It was found that the increases and decreases in the luminescence intensity of hydrobiont communities associated with the functioning of the pelagic system were periodically repeated at the same time. It was noted that the biomass of luminous organisms closely correlated with the biomass of plankton and other inhabitants of the pelagic zone, including commercial pelagic fish species. Therefore the intensity of the luminescence of aquatic organisms is a very important information characteristic of biological processes associated with the life of marine communities. Measurements of the luminescence intensity of the pelagic community can be carried out by high-speed biophysical devices in natural conditions without disturbing the structure and interspecific relationships of hydrobiont communities. Using the Fourier transform method, it was possible to find the parameters of the main biological rhythms of plankton communities that lead to a change in the intensity of the luminescence of hydrobionts. It was shown that the change in the intensity of the luminescence of organisms with a period of 14 hours characterized the circadian rhythms of the light and dark periods. Changes in the intensity of the luminescence of organisms with a period of 4.7 and 2.8 hours are due to the ultradian endogenous rhythms of the pelagic community associated with the intensity of cell division of phytoplankton and the rate of their eating by zooplankton. Graphs of changes in the intensity of the luminescence of organisms in the dark, constructed according to the found model, as well as experimental data and errors in their determination are given. Calculations showed that the correlation coefficients between the measured values of the luminescence intensity of organisms and those calculated using the obtained mathematical model was $r = 0.906$, taking into account the influence of the three main biological rhythms, This confirms the correctness of the accepted propositions.

Received on: 03 March 2022

Published on: 26 March 2022

References

- Akimoto H. Wu. C., Kinumi T. and Ohmiya Y. Biological rhythmicity in expressed proteins of the marine dinoflagellate *Lingulodinium polyedrum* demonstrated by chronological proteomics, *Biochem. Biophys. Res. Commun.* 2004. Vol. 315, No 2. P. 306–312.
- Cherepanov O. A. Levin L. A. Utyushev R. N. Relationship of bioluminescence with biomass and abundance of luminous and total plankton. 2. Black Sea, *Morskoy ekologicheskiy zhurnal*. 2007. T. 6, No. 3. C. 84–89.
- Digital spectral analysis and its applications, *Per. s angl.* O. I. Habarova, G. A. Sidorovoy; Pod red. I. P. Ryzhaka. M.: Mir, 1990. 584 p.
- Dzhenkins G. M. Vatts D. G. Spectral analysis and its applications: V 2 t. T. 2. M.: Mir, 1972. 287 p.
- Gitel'son I. I. and Levin L. A. Bioluminescence in oceanology, *J. Biolumin Chemilumin.* 1989. Vol. 4, No 1. P. 555–562.
- Hamman J. P., Biggley W. H. and Seliger H. H. Photoinhibition of stimutable bioluminescence in marine dinoflagellates, *Photochem. Photobiol.* 1981. No 33. P. 909–914.
- Hastings J. W. The Gonyaulax clock at 50: Translational control of circadian expression, *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 2007. No 72. P. 141–144.

- Kovalev A. V. Mesozooplankton, Plankton Chernogo morya, Pod. red. A. V. Kovaleva i Z. Z. Fenenko. Kiev: Naukova dumka, 1993. P. 144–165.
- Krasnow R., Dunlap J. C., Taylor W., Hastings J. W., Vetterling W. and Gooch V. J. Circadian spontaneous bioluminescent glow and flashing of *Gonyaulax polyedra*, *Comp. Physiol.* 1980. Vol. 138, No 1. P. 19–26.
- Krivosheev V. I. Modern methods of digital signal processing (digital spectral analysis). N. Novgorod, 2006. 117 p.
- Lanskaya L. A. Daily course of division of some species of planktonic algae of the Black Sea in cultures, *Biologiya i raspredelenie planktona yuzhnyh morey*, Pod red V. N. Greze. M.: Nauka, 1967. P. 16–21.
- Lapota D., Geiger M. L., Stiffey A. V., Rosenberger D. E. and Young D. K. Correlations of planktonic bioluminescence with other oceanographic parameters from a Norwegian fjord, *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 1989. No 55. P. 217–227. DOI: 10.3354/MEPS055217.
- Li Y. Q., Swift E. and Buskey E. J. Photoinhibition of mechanically stimuable bioluminescence in the heterotrophic dinoflagellate *Protoperidinium depressum* (Pyrrophyta), *J. Phycol.* 1996. No 32. P. 974–982.
- Meeson B. M. Circadian rhythmicity in the marine dinoflagellate *Ceratium furca*, *J. Phycol.* 1977. Vol. 13, No 2. R. 45–50.
- Moline M. A., Blackwell S. M., Case J. F., Haddock S. H. D., Herren C. M., Orrico C. M., and Terrill E. Bioluminescence to reveal structure and interaction of coastal planktonic communities, *Deep Sea Res. Part II*. 2009. No 56. P. 232–245. DOI: 10.1016/j.dsr2.2008.08.002.
- Ondercin D., Atkinson C. A., Kiefer D. A. The distribution of bioluminescence and chlorophyll during the late summer in the north Atlantic: maps and a predictive model, *J. Geophys Res.* 1996. No 10. P. 6575–6590.
- Piontkovskiy S. A. Petipa T. S. Electivity in nutrition of *Acartia clausi* (Giesbr.), *Biologiya morya*. 1975. No. 33. P. 3–10.
- Polonsky A. B., Mel'nikova E. B., Serebrennikov A. N. and Tokarev Yu. N. Regional Peculiarities of Hydrobiotic Bioluminescence Intensity and Chlorophyll a Concentration in Black Sea Waters, *Atmospheric and Oceanic*. 2018. Vol. 31, No 4. P. 365–371.
- Stolbova N. G. Vedernikov V. I. Mikaelyan A. S. Diurnal rhythm of division of dinoflagellates in the Black Sea, *Okeanologiya*. 1982. T. 22, No. 3. P. 492–495.
- Sullivan J. M. and Swift E. Photoinhibition of mechanically stimulated bioluminescence in the autotrophic dinoflagellate, *Ceratium fusus* (Pyrrophyta), *J. Phycol.* 1994. No 30. P. 633–637.
- Tett P. B. The relation between dinoflagellates and the bioluminescence of Sea water, *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.* 1971. Vol. 51, No 1. R. 183–206.
- Titlyanov E. A., Titlyanova T. V., Kalita T. L. and Yakovleva I. M. Rhythmicity in division and degradation of symbiotic dinoflagellates in the hermatypic coral *Stylophora pistillata*, *Symbiosis*. 2004. No 36. P. 211–224.
- Tokarev Yu. N. Vasilenko V. I. Zhuk V. F. New hydrophysical complex for express assessment of the state of coastal ecosystems, *Sovremennye metody i sredstva okeanologicheskikh issledovaniy: Materialy XI mezhdunar. nauch, tehn. konf.*, 25–27 noyab. 2009 g., Moskva. M.: Izd-vo RAN, 2009. P. 23–27.
- Tokarev Yu. N. Fundamentals of Biophysical Ecology of Hydrobionts. Sevastopol': EKOSI-Gidrofizika, 2006. 342 p. URL: <https://repository.marine-research.org/handle/299011/9076>.
- Tokarev Yu. N., Melnikova E. B. The influence of hydrophysical parameters on intensity of bioluminescence field in the Black Sea, *Hydrobiological journal*. 2012. Vol. 48, No. 4. P. 93–99. DOI: 10.1615/Hydrobiol.v48.i4.70
- White H. H. Effects of dinoflagellate bioluminescence on the ingestion rates of herbivorous zooplankton, *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 1979. No. 36. P. 217–224.
- Widder E. A. Bioluminescence and the pelagic visual environment. *Mar. freshw, Behav. Physiol.* 2002. No 35. P. 1–26.
- Widder E. A. Bioluminescence in the ocean: Origins of biological, chemical, and ecological diversity, *Science*. 2010. No 328. P. 704–708.
- Zavoruev V. V. Zavorueva E. N. Krum S. P. Distribution of plankton in areas of frontal zones of aquatic ecosystems. Krasnoyarsk: SFU, 2012. 292 c.



591.524

ПРОСТРАНСТВЕННАЯ СТРУКТУРА КРУГЛОГОЛОВКИ-ВЕРТИХВОСТКИ (*PHRYNOCEPHALUS GUTTATUS GUTTATUS*, AGAMIDAE) В УСЛОВИЯХ ЗАРАСТАНИЯ ПОЛУПУСТЫНЬ АСТРАХАНСКОЙ ОБЛАСТИ

ПОЛЫНОВА

Галина Вячеславовна

кандидат биологических наук, доцент, Российский университет дружбы народов, Россия, 117198, Москва, ул. Миклухо-Маклая, д. 6, galinapolynova@mail.ru

МИШУСТИН

Станислав Сергеевич

Главное управление обустройства войск, Россия, 119021 г. Москва, Комсомольский проспект, д. 18, стр. 3, slkator@mail.ru

Ключевые слова:

популяция
пространственная
структура
Phrynocephalus guttatus guttatus
круглоголовка-
вертихвостка
сокращение численности
зарастание биотопа
песчаные полупустыни

Аннотация: Уменьшение численности многих видов рептилий как результат зарастания песчаных пустынь и полупустынь является в современных условиях широко распространенным феноменом. Для понимания перспектив этого процесса требуется изучение механизмов приспособления популяций к изменению биотопа. Таким подвижным и действенным механизмом служит прежде всего изменение пространственной структуры популяции, изучение которой не перестает быть актуальным. Целью данного исследования стало выяснение происходящих в пространственной структуре группировки круглоголовки-вертихвостки *Phrynocephalus guttatus guttatus* (Gmelin, 1789) изменений и их связи с развивающимся процессом зарастания песчаных полупустынь Астраханской области. Данные собраны в течение полевых сезонов 2010–2014 и 2017–2019 гг. Место исследований – участок песчаной полупустыни вблизи поселка Досанг (46°54′08.7264»N, 47° 54′52.5312»E). В работе применялись стандартные методики. Мечение, определение пола и возраста, картирование встреч и перемещений, выявление оседлых и мигрирующих особей. Исследование процессов зарастания на основе описания геоботанических площадок. Статистическая обработка на основе U-критерия Манна – Уитни. Программное обеспечение: набор стандартных программ, Adobe Illustrator и Конструктор карт Яндекс. Анализ многолетних исследований пространственной структуры группировки позволил построить модель адаптации популяции к сокращению характерных местообитаний. На начальных этапах зарастания полужакопленных песков происходило общее увеличение подвижности животных, выраженное в росте числа мигрирующих, в поисках подходящего биотопа особей. Сокращение биотопа стало причиной переуплотнения оседлого населения группировки. Данный процесс пришелся на третий – четвертый сезоны исследования. За переуплотнением следовало снижение темпов размножения, проявляющееся в сокращении численности неполовозрелых особей. Результат действия совокупности факторов привел к дальнейшему снижению числа особей (пятый год наблюдений). Продолжающийся процесс зарастания и сокращение численности на десятый год исследований повлекли за собой распад группировки на части. Общее сокращение численности популяции подтвердилось наблюдениями на прилегающей территории и почти полным исчезновением мигрантов в группировке.

Введение

Характер и динамика расселения по территории помогают оценить пространственно-временные изменения, происходящие внутри популяции (Pulliam, 2000; Mouquet, Loreau, 2003). Расселение может обуславливаться как естественными потребностями популяции, так и совокупностью внешних факторов среды. Воздействие последних может стать началом или оказаться продолжением уже идущих в экосистеме процессов (Ellison et al., 2020). Безусловно, на пространственную структуру популяции влияют и индивидуальные особенности поведения животных (Krause et al., 2010).

Формирование индивидуальных участков особей является достаточно распространенным явлением в животном мире. На примере млекопитающих (Burt, 1943) показано, что в основу становления индивидуального участка заложена возможность животного перемещаться в пределах определенного пространства согласно своим локомоторным возможностям. Сюда же следует отнести и отношение животного к корму и его использованию (Moorter et al., 2009), избегание конфликтов (Moorcroft, Lewis, 2006), хищников (Guillaume Bastille Rousseau et al., 2015) и др.

У ящериц показана связь особенностей пространственного распределения видов со многими сторонами их биологии (Pianka, Parker, 1975). Являясь одним из показателей состояния популяции в конкретных экологических условиях, изменение пространственной структуры служит подвижным механизмом приспособления видов к изменяющимся условиям окружающей среды.

Одним из наиболее удобных объектов исследования пространственной структуры среди представителей подотряда ящериц, несомненно, являются открыто живущие виды пустынных и полупустынных экосистем. Их изучение становится актуальной проблемой в условиях повсеместно происходящего зарастания песчаных массивов, которое ведет к сокращению характерных биотопов и снижению численности видов (Galán, 2004; Сараев, Пестов, 2010; Лотиев, Батхиев, 2019 и др.).

В процессе изучения динамики герпетокомплекса песчаных полупустынь Астрахан-

ской области объектом нашего исследования стала внутривидовая группировка круглоголовки-вертихвостки *Phrynocephalus guttatus guttatus* (Gmelin, 1789) – фонового вида данной территории. Именно на уровне внутривидовой группировки проходят начальные процессы авторегуляции в популяции.

Плотность населения круглоголовки-вертихвостки в южных регионах нашей страны колеблется в широких пределах от 1.2 до 27.8 ос./га (Tabachishin, 2010), но сейчас повсеместно снижается из-за зарастания незакрепленных и полужакрепленных песков – ее характерного биотопа.

Таким образом, целью исследования стало выяснение происходящих в пространственной структуре группировки круглоголовки-вертихвостки изменений и их связь с развивающимся процессом зарастания песчаных полупустынь.

Исследование проходило в разные периоды сезонной активности: в брачный сезон и в начале осени, после завершения процесса размножения.

Материалы

Данные по пространственной структуре популяции круглоголовки-вертихвостки собраны в течение следующих полевых сезонов: весной в первую (2010–2014 гг.) или две первых (2017–2019 гг.) декады мая; осенью в конце августа – начале сентября 2011, 2016–2019 гг. Место исследований – участок песчаной полупустыни вблизи поселка Досанг Красноярского района Астраханской области (46°54'08.7264»N, 47°54'52.5312»E).

Поселение вида для многолетних исследований мы выбрали на основе маршрутного рейда по окружающей поселок Досанг территории полупустынных экосистем (~7 км²). Данное поселение соответствовало уровню внутривидовой группировки или элементарной популяции (Шилов, 1977) и располагалось на изолированном участке полужакрепленных песков площадью 0.4 га.

За период работы было встречено и помечено 682 особи, из которых 402 составляли оседлую часть группировки, а остальные 280 по отношению к поселению являлись мигрантами, передвигавшимися по его территории.

Методы

В процессе сбора материала использован набор стандартных методов зоологических исследований. У пойманных ящериц измеряли длину тела и хвоста с точностью до 1 мм и метили. С целью идентификации животным ставили временную метку с помощью спиртовых маркеров на спину, а постоянную – отрезанием кончиков фаланг пальцев по классической схеме (Mayhew, 1963; Tinkle, Woodward, 1967).

Для описания пространственной структуры использовали метод картирования встреч, перемещений и жилых нор. Данные картирования переводили в электронную форму в программах Adobe Illustrator и Конструктор карт Яндекс. Карты индивидуальных участков строились по методу выпуклого многоугольника (Rose, 1982; Perry, Garland, 2002), обычно используемого в герпетологических исследованиях. Дополнительными подходами к описанию территориальной структуры служили методы тропления и осторожного преследования, а также визуальные наблюдения.

Предложенный нами и проверенный на многих видах ящериц метод осторожного преследования основан на том, что оседлым ящерицам присуще уверенное передвижение по своему участку и знание имеющихся здесь укрытий. При осторожном преследовании на расстоянии 3–5 или 5–10 м от животного (зависит от вида) оседлые особи спокойно передвигаются в пределах индивидуального участка, занимаясь обычной деятельностью, прячутся в известные им норы и кусты, а подойдя к границе своей территории, сворачивают назад. Поведение мигрирующих особей в случае осторожного преследования резко отличается. При малейшем намеке на преследование ящерицы сразу пугаются и убегают на далекое расстояние от места встречи с наблюдателем. Во время осторожного преследования наблюдатель, кроме того, получает материал о размерах и форме участка, а также информацию по поведению.

В результате использования описанного комплекса методов наблюдатель способен оценить численность близко к результатам метода абсолютного вылова с той лишь разницей, что участок не огорожен. Краевой эффект, возникающий в случае неогороженной площади из-за появления особей с внешней стороны, неизбежно приводит к завышению показателей плотности, особенно при долго-

срочных наблюдениях. Чтобы избежать этой погрешности, мы включали в число оседлых только животных, проверенных всеми вышеописанными методами. Остальных особей считали мигрантами и оценивали их численность показателем числа особей на 1 га в сутки. Использование этого показателя позволяло оценить поток мигрантов и сравнивать его по сезонам.

Мы посчитали нецелесообразным подробно обсуждать материалы по размерам индивидуальных участков, поскольку эти параметры не являются точно измеряемыми величинами (Perry, Garland, 2002; Тertyшников, 1970; Дебело, Чибилёв, 2013) и их статистическая обработка обычно не приводится.

Изменения пространственной структуры группировки круглоголовки-вертихвостки, очевидно, служили механизмом приспособления популяции к меняющимся условиям биоценоза, зарастанию песчаных массивов. Для оценки динамики фитоценоза мы использовали описание геоботанических площадок по адаптированно упрощенной схеме. Геоботанические исследования включили более 100 описаний геоботанических площадок. Методику и результаты этой части исследования мы подробно описывали в предыдущих публикациях (Полынова и др., 2019 и др.). Оценку достоверности различий полученных данных выполнили на основе непараметрического критерия Краскела – Уоллиса (H).

Результаты

Особенностью исследования явилось то, что в процессе многолетнего изучения поселения происходило зарастание его биотопа и окружающих песчаных массивов, за которым последовало изменение численности и половозрастной структуры вида, описанное нами в предыдущих публикациях (Полынова и др., 2014, 2019 и др.). Цифровая и статистическая характеристики зарастания приведены в упомянутых статьях. Кратко излагая данную составляющую работы, необходимо отметить, что проективное покрытие слабо закрепленных песков увеличилось с 2011 по 2018 г. в 4.1 раза (с 2.2 до 9.0 %), полукрепленных – в 5.4 раза (с 9.0 до 48.5 %), закрепленных – в 2.3 раза (с 29.5 до 67.0 %). По расчету непараметрического критерия Манна – Уитни различия оказались достоверными, уровень значимости $p \leq 0.01$. Для наглядности в данной статье мы демонстрируем фотографии основных изменений (рис. 1, 2).



Рис. 1. а – зарастание территории поселения эфемерами и эфемероидами, доминантный вид – костер кровельный, *Anisantha tectorum* L. Nevski; б – основной вид, способствующий закреплению песка – колосняк гигантский или волоснец кистистый, *Leymus racemosus* (Lam.) Tzvelev (фото Г. В. Полыновой)

Fig. 1. a – overgrowth of the settlement territory with ephemera and ephemeroids. Dominant species – *Anisantha tectorum* L. Nevski; b – the main species contributing to the consolidation of sand is *Leymus racemosus* (Lam.) Tzvelev (photo by G. V. Polynova)

а



б



Рис. 2. Стадии зарастания межбарханных понижений (фото Г. В. Полыновой)
Fig. 2. Stages of overgrowth of inter-arched depressions (photo by G. V. Polynova)

Зарастание характерного биотопа, незакрепленных и полужакрытых песков, имеет для круглоголовки-вертихвостки ряд негативных последствий. Прежде всего ухудшаются условия передвижения, что отрицательно сказывается на успешности охоты. Кроме того, снижается необходимый уровень коммуникаций, основанный у данного вида на зрительной сигнализации. И наконец, продолжающийся процесс закрепления песков приводит к зарастанию экологических коридоров, по которым в популяции происходит не только распространение информации, но и обмен генофондом между отдельными поселениями.

Зарастание территории напрямую зависит от увеличения общей суммы осадков в данном регионе (Архив погоды в Досанге, 2020), о чем свидетельствуют наши статистические расчеты (Полынова, Мишустин, 2020).

Согласно опубликованным материалам, пространственное размещение популяции круглоголовки-вертихвостки имеет мозаичный характер, свойственный большинству видов подотряда Ящериц в пустынных и полупустынных экосистемах (Дебело, Чибилёв, 2013; Табачишин, 2006). В отношении пред-

почитаемого биотопа *Ph. g. guttatus* обладает относительной экологической пластичностью, используя все типы песчаных участков, но все-таки предпочитает слабо и полужакрытые пески.

Поскольку в разные части сезона активности пространственная структура популяции выполняет различные функции и в связи с этим имеет определенные отличия, мы рассмотрим материалы, собранные весной в сезон размножения и данные, полученные в конце сезона активности, отдельно. Общим для обеих частей сезона служило взаимное расположение участков и привязанность группировки к одной и той же территории.

Динамика пространственной структуры в брачный сезон, первая и вторая декады мая. Собранные в брачный сезон материалы имели несколько общих черт. Первой общей характеристикой было то, что пространственная структура внутривидовой группировки круглоголовки-вертихвостки, как правило, состояла из индивидуальных участков только половозрелых особей, самцов и самок (рис. 3, 4). В качестве примера предлагаем пространственную структуру группировки в 2010, 2013 и 2014 гг. (см. рис. 3, 4).

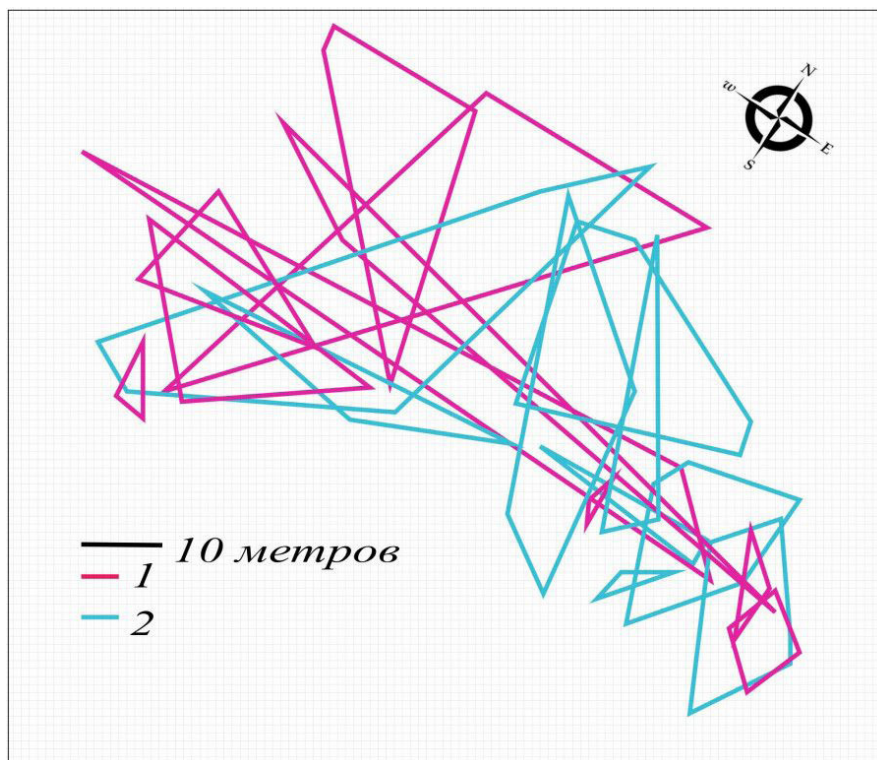


Рис. 3. Пространственная структура внутривидовой группировки круглоголовки-вертихвостки *Ph. g. guttatus*, май 2010 г.: 1 – границы участков самок; 2 – границы участков самцов

Fig. 3. Spatial structure of the *Ph. g. guttatus* intra-population group, May 2010: 1 – females' territory borders; 2 – males' territory borders

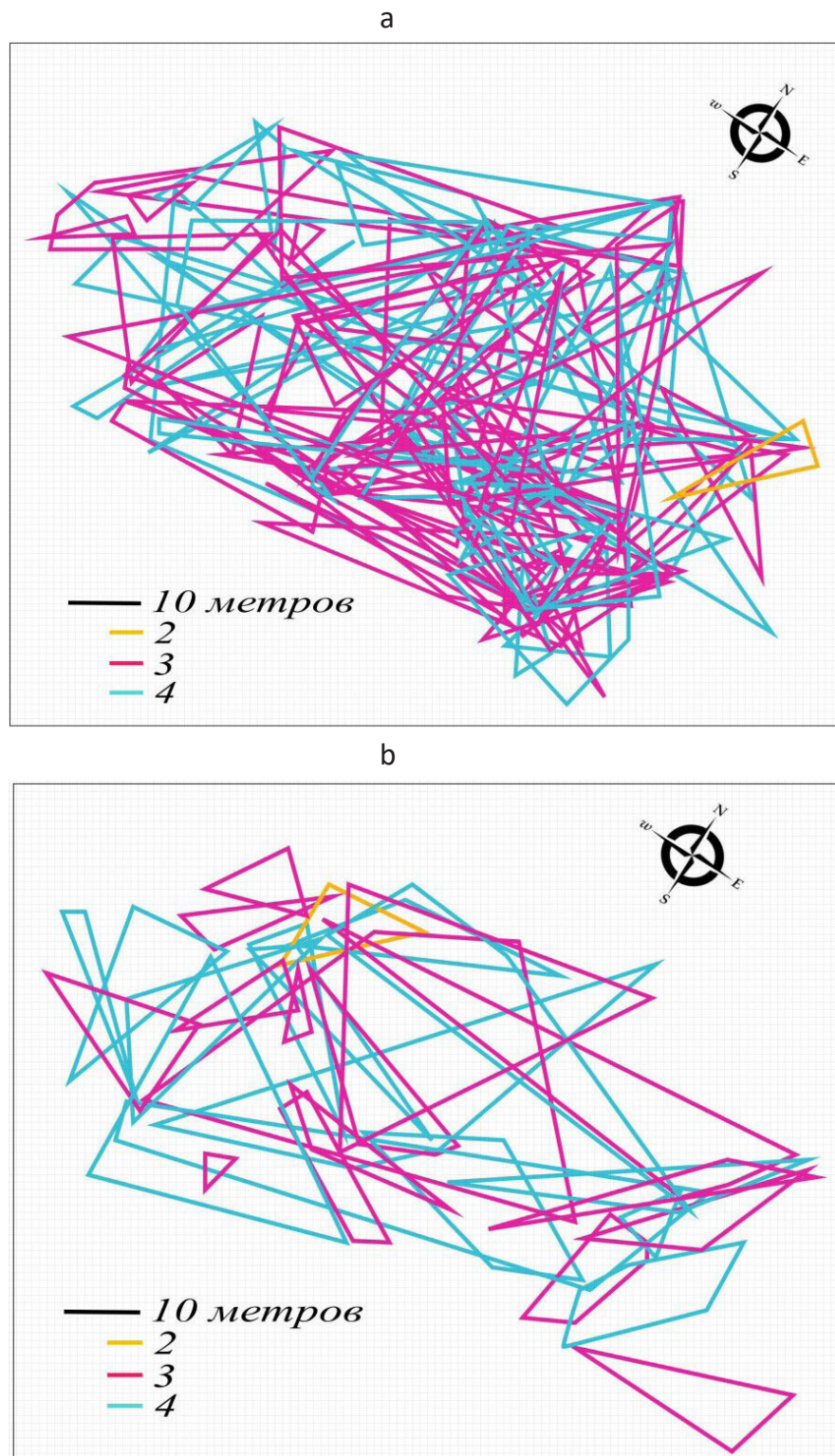


Рис. 4. Пространственная структура внутрипопуляционной группировки круглоголовки-вертихвостки *Ph. g. guttatus*, май 2013 (а), 2014 (б) гг.: 1 – масштаб; 2 – граница участка неполовозрелой особи; 3 – границы участков самок; 4 – границы участков самцов

Fig. 4. Spatial structure of the *Ph. g. guttatus* intra-population group, May 2013 (a), 2014 (b): 1 – scale; 2 – immature individuals' territory borders; 3 – females' territory borders; 4 – males' territory borders

Оседлых неполовозрелых круглоголовок мы в поселении не отмечали (2010, 2017–2019 гг.) или почти не отмечали (2012–2014 гг.) (рис. 5). Исключением оказался ве-

сенний сезон 2011 года, когда в группировку входило 16 неполовозрелых оседлых особей.

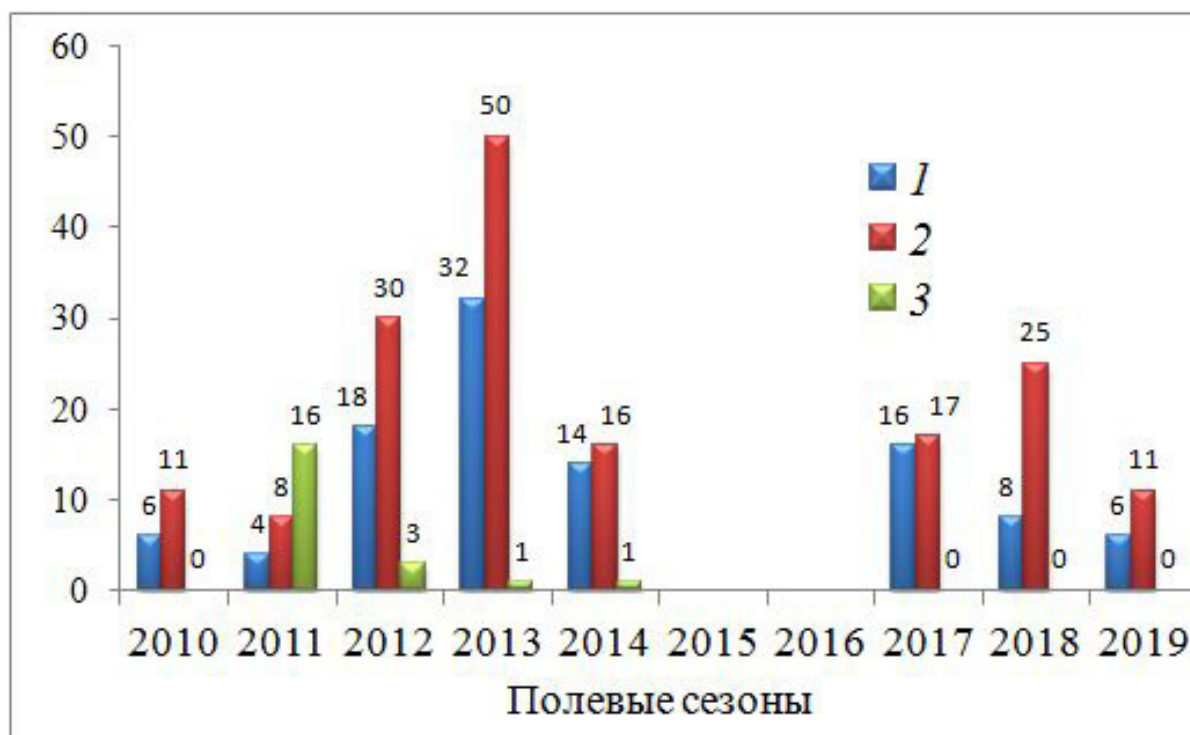


Рис. 5. Динамика численности (особи) оседлой части группировки круглоголовки-вертихвостки *Ph. g. guttatus*, май 2010–2014 и 2017–2019 гг.: 1 – самцы; 2 – самки; 3 – неполовозрелые особи

Fig. 5. Population dynamics (individuals) of the sedentary part of the *Ph. g. guttatus* intra-population group, May 2010–2014 and 2017–2019: 1 – males; 2 – females; 3 – immature individuals

Второй общей чертой весеннего поселения во все годы являлось то, что участки брачных партнеров широко перекрывались (см. рис. 3, 4). Это, несомненно, служило задачам сезона размножения. Хорошо известно, что главной функцией пространственной структуры позвоночных животных в сезон размножения является поддержание достаточного уровня брачных контактов (Шилов, 1977 и др.). Благоприятный участок заселился относительно равномерно за счет социальной структуры, основанной на соблюдении индивидуальной дистанции, равной 20–30 см. Широкое перекрывание индивидуальных участков описано у многих видов круглоголовок (Семенов, 2007).

Значительные отличия весенней пространственной структуры группировки по годам являлись результатом изменения численности круглоголовок за период исследований (см. рис. 5).

В первые четыре года сбора материала численность группировки росла. При этом размер занимаемой ею территории практически оставался неизменным. В результате возрастала локальная плотность оседлого населения от 55.5 в 2010 г. до 127.5 ос./га в 2013 г. (рис. 6). Подобные высокие показатели плотности не имеют аналогов в литературе. Диапазон, приводимый разными авто-

рами, составляет от 1.2 до 35.4–38.5 ос./га (Tabachishin, 2010). Самая высокая плотность описана в Калмыкии – 99.9 ос./га (Бадмаева, 1983). Конечно, в нашем случае имеется в виду локальная плотность в пределах поселения, но все равно показатели 2012 и 2013 гг. очень велики и свидетельствуют о переуплотнении поселения.

В то время как в первый сезон 2010 г. (см. рис. 3) участки особей располагались относительно свободно, хотя и перекрывались между собой, в 2012 и 2013 гг. (см. рис. 4а, приведена карта только 2013 г., т. к. данные 2012 и 2013 гг. идентичны), пространственная структура группировки представляла плотную сеть взаимно перекрывающихся индивидуальных участков. Несомненно, при такой структуре правильнее считать ее единой территорией группы, поскольку поддержание относительной автономности собственного участка для ящериц стало невозможным. В переуплотненных группировках 2012 и 2013 гг. закономерно увеличилось число агрессивных столкновений.

Расчет критерия Краскала – Уоллиса показал статистически значимые изменения процента перекрывания участков с участками других особей как у самцов, так и у самок (таблица).



Рис. 6. Динамика локальной плотности (ос./га) оседлой части группировки *Ph. g. guttatus*, май 2010–2014 и 2017–2019 гг.

Fig. 6. Dynamics of the local density in the sedentary part of the *Ph. g. guttatus* grouping, May 2010–2014 and 2017–2019

Достоверность различий % перекрывания участков круглоголовки-вертихвостки *Ph. g. guttatus*, май 2010, 2013 и 2019 гг.

Вариант сравнения	Критерий Краскела – Уоллиса	Уровень значимости
Самцы 2010–2013 гг.	40.4	$p \leq 0.05$
Самки 2010–2013 гг.	29.0	$p \leq 0.05$
Самцы 2013–2014 гг.	24.1	$p \leq 0.05$
Самки 2013–2014 гг.	22.4	$p \leq 0.05$
Самцы 2013–2019 гг.	47.3	$p \leq 0.05$
Самки 2013–2019 гг.	29.4	$p \leq 0.05$

Уплотнение группировки оседлых особей сначала происходило на фоне относительно высокой численности популяции вида на прилежащей территории. Показателем высокой численности являлся поток мигрантов, проходивших через поселение (рис. 7). Между отдельными группировками активный поток мигрантов шел преимущественно по разбитым участкам песчаных дорог.

Мы полагаем, что рост локальной плотности связан с началом зарастания окружающих песков, уменьшением площади характерного биотопа и концентрацией животных на пригодной территории. Снижение потока мигрантов, начавшееся в 2012 г., в равной степени могло свидетельствовать о падении численности популяции на прилежащей территории и о зарастании экологических коридоров, по которым происходило перемещение

мигрирующих особей.

(см. рис. 4b, 6), но при этом поток мигрантов упал до минимальных показателей (см. рис. 7). Сочетание этих изменений подтвердило наше предположение об общем снижении численности популяции. Об этом говорили и наши наблюдения на окружающей территории.

В весенние периоды 2017–2019 гг. индивидуальная дистанция увеличилась и приблизилась к значению 1 м.

В брачный сезон 2019 г. плотность группировки снизилась до уровня 2010 г. (42.5 ос./га) и достоверно уменьшилось перекрывание индивидуальных участков (см. таблицу). При этом появились явные признаки деградации пространственной структуры. Нарушение проявилось в том, что у большей части самок не существовало перекрывания

с участками брачных партнеров, группировка перестала быть единой и разделилась на две части: западную и восточную (рис. 8). Восточная часть оказалась малочисленной и

включала в себя только одного самца. Мигранты почти пропали (см. рис. 7). Дополнил описанные изменения материал по половозрастному составу потока мигрантов (рис. 9

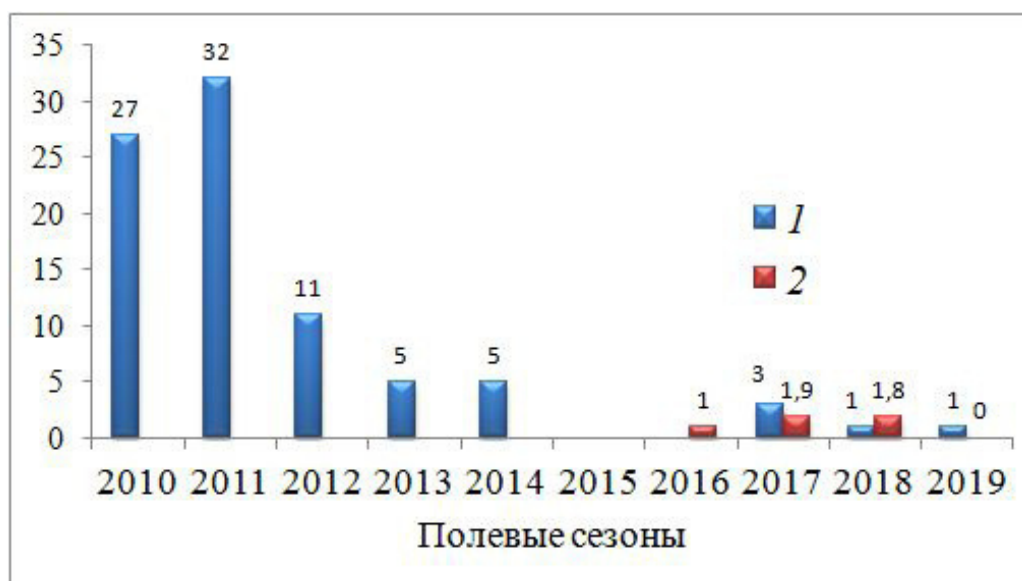


Рис. 7. Динамика потока мигрантов (ос./га сутки) через территорию группировки круглоголовки-вертихвостки *Ph. g. guttatus*, май 2010–2014, 2017–2019 гг. и конец августа – начало сентября 2016–2018 гг.: 1 – май; 2 – конец августа – начало сентября

Fig. 7. Population dynamics of the migrants (individuals / ha a day) through the *Ph. g. guttatus* group territory. May 2010–2014, 2017–2019 and late August – early September 2016–2018: 1 – May; 2 – late August – early September

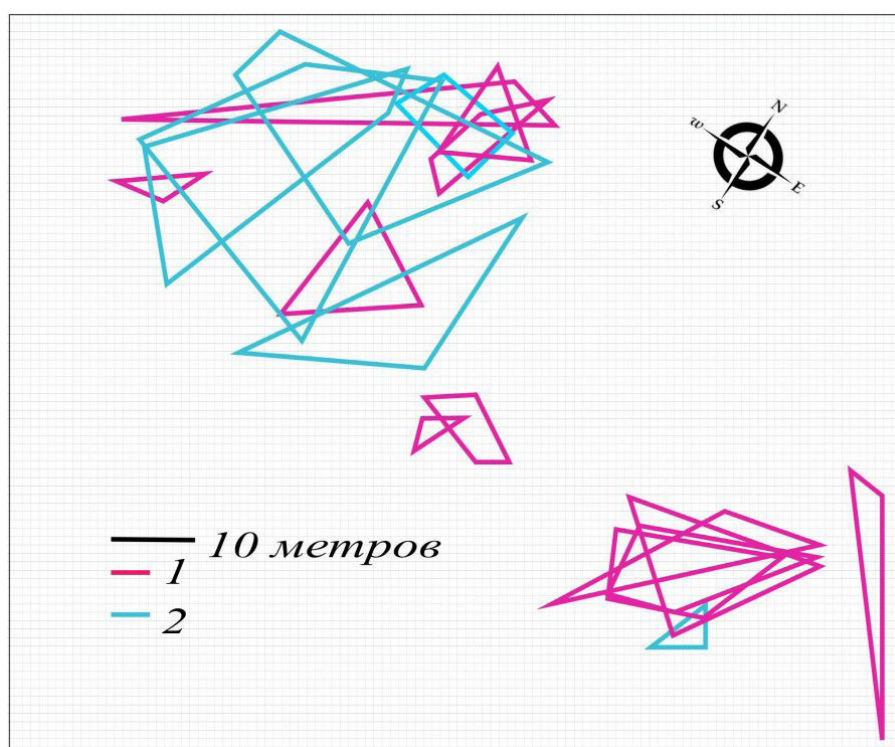


Рис. 8. Пространственная структура внутривидовой группировки круглоголовки-вертихвостки *Ph. g. guttatus*, май 2019 г.: 1 – границы участков самок; 2 – границы участков самцов

Fig. 8. Spatial structure of the *Ph. g. guttatus* intra-population group, May 2019: 1 – females' territory borders; 2 – males' territory borders

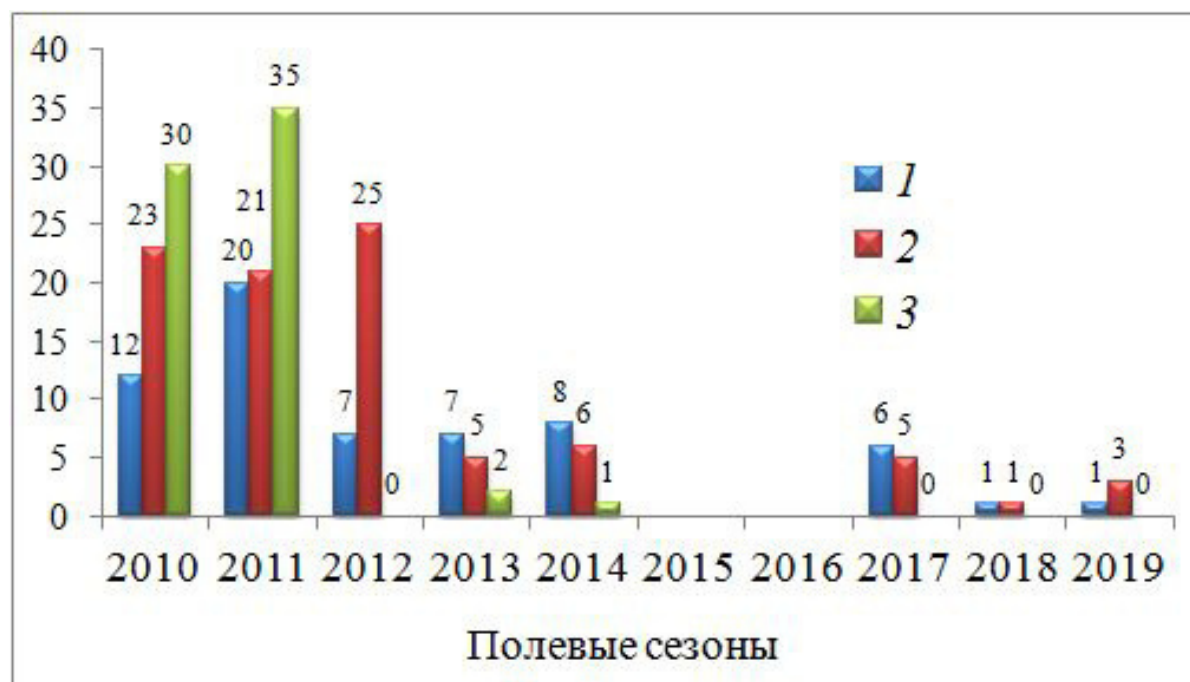


Рис. 9. Динамика половозрастного состава потока мигрантов (ос./га в сутки) через территорию группировки круглоголовки-вертихвостки *Ph. g. guttatus*, май 2010–2014 и 2017–2019 гг.: 1 – самцы; 2 – самки; 3 – неполовозрелые особи

Fig. 9. Population dynamics of the migrants (individuals/ha a day) through the *Ph. g. guttatus* group territory. May 2010–2014, 2017–2019: 1 – males; 2 – females; 3 – immature individuals

В первые два года (2010 и 2011) его основу составляли неполовозрелые ящерицы – обычное для позвоночных животных явление послегнездовой дисперсии молодняка (Шилов, 1977). В последующие годы поток мигрантов резко сократился и состоял практически только из взрослых ящериц. Почти полное отсутствие среди мигрантов молодняка свидетельствовало о снижении размножения популяции в целом.

Динамика пространственной структуры в конце сезона активности, конец августа – начало сентября. Пространственная структура группировки круглоголовки-вертихвостки после завершения брачного сезона, в конце сезона активности, имела некоторые отличия (рис. 10), связанные, очевидно, с изменением ее основной функции.

После сезона размножения эта структура в основном служит для подготовки к зимовке всех особей популяции и для активного роста сеголеток. В этом случае оседлость также адаптивна, поскольку предполагает определенную безопасность на знакомой территории и использование ее пищевых ресурсов.

Материал, собранный в течение трех лет (2016–2018), показал, что в отличие от весны в осенний сезон в группировке помимо

оседлых взрослых самцов и самок существовали и оседлые неполовозрелые особи, сеголетки. Их участки перекрывались с участками половозрелых круглоголовок и в меньшей степени между собой (см. рис. 10). Последнюю особенность взаимного расположения участков молодняка подтверждают и другие исследователи (Бондаренко, 1982; Брушко, 1995). Известно, что пространственная структура молоди у ящериц разнообразна и изменчива (Stamps, 1977), а послегнездовая дисперсия молодняка происходит в короткий период и на относительно небольшое расстояние (Семенов, 2007). Плотность населения так же, как и весной, снижалась по годам: от 120 ос./га в 2016 г. до 70 ос./га в 2018 г.

В пространственной структуре сохранилась весенняя вытянутая форма поселения. В 2018 г. группировка не представляла собой единую структуру (см. рис. 10b). Такой же она оказалась и весной 2019 г. (см. рис. 8).

Подтверждением общего снижения численности популяции на прилегающей территории служила интенсивность потока мигрантов. Она оказалась такой же низкой, как в весенний период 2017–2019 гг.: 1–1.8 ос. га в сутки (см. рис. 7). Интересен тот факт, что в период послегнездовой дисперсии моло-

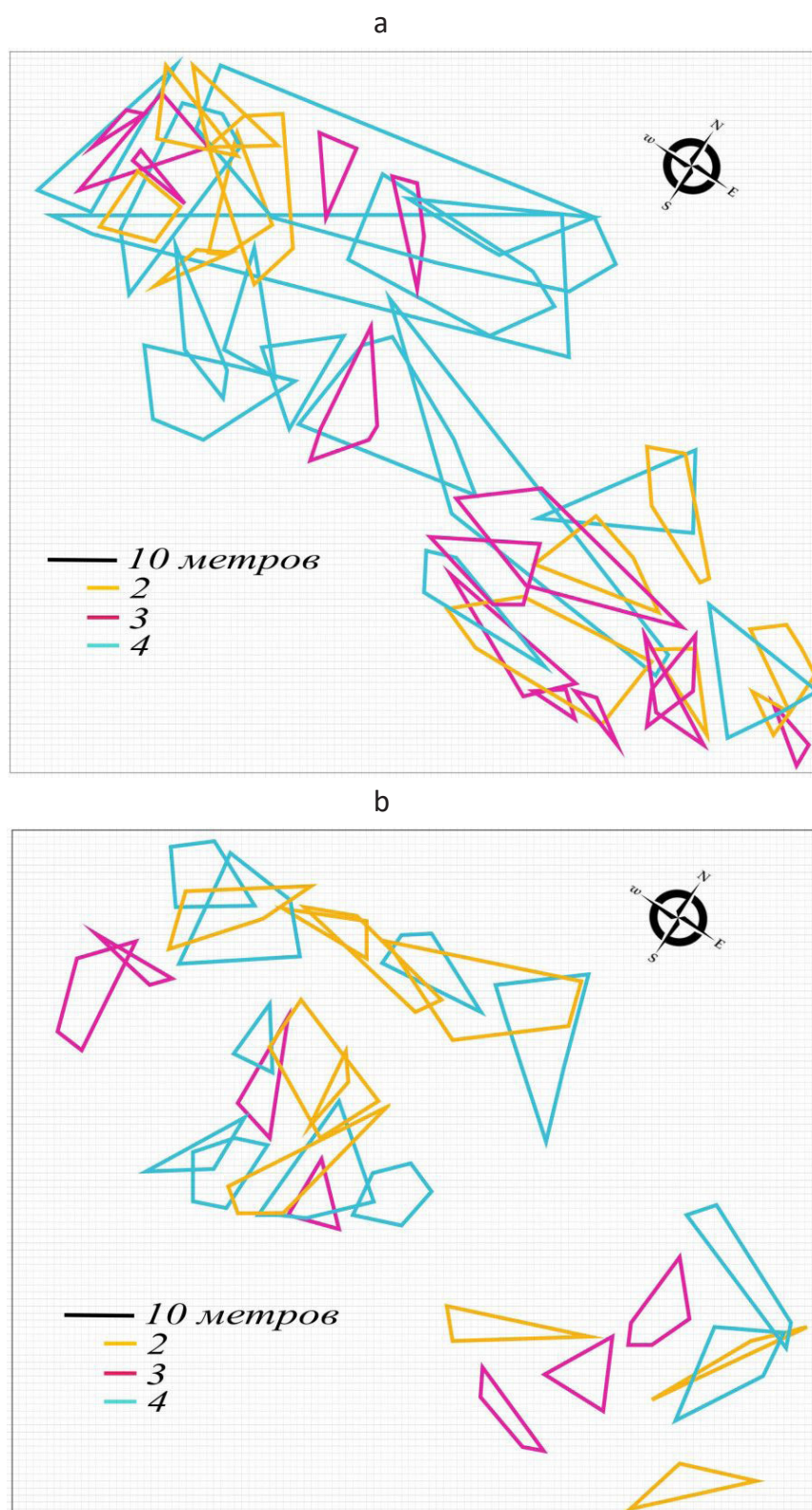


Рис. 10. Пространственная структура внутрипопуляционной группировки круглоголовки-вертихвостки *Ph. g. guttatus*, конец августа – начало сентября 2017 (а) и 2018 (б) гг.: 1 – масштаб; 2 – границы участков неполовозрелых особей; 3 – границы участков самок; 4 – границы участков самцов

Fig. 10. Spatial structure of the *Ph. g. guttatus* intra-population group, late August – early September 2017 (a) and 2018 (b): 1 – scale; 2 – immature individuals' territory borders; 3 – females' territory borders; 4 – males' territory borders

ди в потоке мигрантов их почти не было, что также свидетельствовало о снижении темпов размножения на данной территории.

Обсуждение

На современном этапе обитатели песчаных пустынь и полупустынных биоценозов оказались в ситуации серьезных биоценологических изменений. Повсеместно идет процесс зарастания песков и связанное с этим сокращение площади характерных для большинства видов биотопов. Этим процессом затронуты многие регионы: Казахстан (Сараев, Пестов, 2010), Узбекистан (Бондаренко и др., 2010), Поволжье (Табачишин и др., 2006), Восточное Предкавказье (Лотиев, Батхиев, 2019) и др.

Как показали наши исследования в Нижнем Поволжье (Полынова, Мишустин, 2020), зарастание песков зависит от климатических условий и определяется увеличением общей суммы осадков на данной территории за последнее десятилетие. Закреплению песков также благоприятствует повсеместное сокращение поголовья скота и исчезновение диких копытных.

Что касается влияния на популяцию хищников, то исследования аутономии хвоста разноцветной ящурки (Мишустин, Полынова, 2020), совместно обитающей на данной территории, достоверно показали незначительность пресса хищников на популяцию этого вида, что, вероятно, относится и к круглоголовке-вертихвостке, т. к. связано с низкой численностью основных врагов обоих видов.

Негативными последствиями зарастания биотопа для его обитателей является главным образом ухудшение условий передвижения и коммуникации. Эти изменения негативно влияют не только на типичных псаммофилов, но и на относительно эврибионтные виды (Лотиев, Батхиев, 2019; Табачишин, 2006).

Анализ полученных материалов по динамике пространственной структуры *Ph. g. guttatus* позволил понять механизмы переживания видом значительных изменений характерного биотопа. В этом отношении следует обратиться к моделям авторегуляции плотности популяции на основе территориальности и размещения по местообитаниям неодинаковой качественности (Brown, 1964; Fretwell, Lucas, 1969). Идея этих построений заключается в следующем: вначале заселяются оптимальные местообитания, затем субоптимальные, но с меньшей плот-

ностью, остальные особи попадают в разряд неоседлых и являются популяционным резервом.

Экологическая ситуация в нашем случае отличалась от предложенной схемы тем, что происходило сокращение всех пригодных местообитаний на значительной территории. Еще на этапе поиска объекта для исследований мы с трудом нашли достаточно многочисленное поселение вида. Происходившее на глазах зарастание территории, и в том числе ее экологических коридоров, продолжило процесс уменьшения площади пригодных местообитаний и снижения уровня внутривидовых контактов. В таких условиях достоверно показанное нами значительное увеличение плотности группировки оказалось закономерным. Есть многочисленные сведения, что в условиях повышенной плотности населения начинают работать хорошо известные у позвоночных животных механизмы авторегуляции численности (Шилов, 1977), которые в результате роста агрессивности между особями нарушают нормальное течение сезона размножения. Рост агрессивности отмечен и в наших наблюдениях. Работа механизмов авторегуляции на следующем этапе привела в рассматриваемой группировке к сокращению численности. При этом резерв популяции в виде неоседлых особей не возрастал, а сокращался, что давало аналогичные последствия.

К сожалению, нам не удалось найти в литературе материалов, аналогичных нашим многолетним исследованиям данного вопроса. В известной степени подтверждают описанную нами схему собственные опубликованные данные по разноцветной ящурке *Eremias arguta deserti* (Полынова, Мишустин, 2020). Для ящурки зарастание биотопа усугубилось усыханием кустов песчаной полыни (*Artemisia arenaria*, DC), служащих виду основным убежищем и местом охоты, что ускорило процесс снижения численности.

Заключение

Наши многолетние данные позволили предложить следующую схему переживания популяцией изменения экологических условий. На начальных стадиях зарастания песков животные начинают активно мигрировать по территории в поисках пригодных участков биотопа. Об этом свидетельствует очень высокий показатель потока мигрантов в первые два года наблюдений. Далее в результате активных миграций на участках оп-

тимальных местообитаний концентрируется большая часть особей, что приводит к завышенной плотности населения группировок, начинают работать механизмы авторегуляции численности. В результате происходит сокращение численности оседлых группировок. Общее сокращение численности популяции проявляется и в уменьшении числа неоседлых особей, что усугубляется зарастанием экологических коридоров. В свою очередь мигранты не подпитывают малочисленную группировку, и процесс снижения численности продолжается. Это подтверждают материалы возобновленных через два

года исследований. Снижение численности и плотности населения развивается дальше, и поселение перестает быть единым и распадается в последний десятый сезон исследований на части.

Предложенная схема получена на основе анализа наблюдений за динамикой численности отдельной внутривидовой группировки круглоголовки-вертихвостки. Наблюдения за общим сокращением численности вида на окружающей территории позволяют предположить ее идентичность для всей популяции.

Библиография

- Архив погоды в Досанге . URL: [https://rp5.ru/Архив погоды в Досанге](https://rp5.ru/Архив_погоды_в_Досанге) (дата обращения: 23.01.2020).
- Бадмаева В. И. Ящерицы Калмыкии : Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киев, 1983. 24 с.
- Бондаренко Д. А. Экология хентаунской круглоголовки в летне-осенний период // Вестник зоологии. 1982. № 5. С. 55–59.
- Бондаренко Д. А., Перегонцев Е. А., Абдуназаров Б. Б., Сударев В. О. О современном состоянии герпетофауны песчаных массивов Ферганской долины (Узбекистан) // Герпетологические исследования в Казахстане и сопредельных странах: Сборник научных статей / Под ред. Т. Н. Дуйсебаевой. Алматы: АСБК СОПК, 2010. С. 246–248.
- Брушко З. К. Ящерицы пустынь Казахстана . Алматы: Конжык, 1995. 231 с.
- Дебело П. В., Чибилёв А. А. Амфибии и рептилии Урало-Каспийского региона. Екатеринбург: РИО УрО РАН, 2013. 400 с. (Серия: Природное разнообразие Урало-Каспийского региона. Т. III).
- Лотиев К. Ю., Батхив А. М. О деградации туранского герпетофаунистического комплекса в Терском песчаном массиве (Восточное Предкавказье) // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. 2019. № 2 (26). С. 115–128.
- Мишустин С. С., Полынова Г. В. Влияние хищничества на численность разноцветной ящурки в полупустынях юго-восточной части Нижнего Поволжья // Ученые записки Казанского университета. Серия: Естественные науки. 2020. Т. 162, № 3. С. 461–472. DOI: 10.26907/2542-064X.2020.3.461-472.
- Полынова Г. В., Бажинова А. В., Полынова О. Е. Динамика половозрастной популяции круглоголовки-вертихвостки (*Phrynocephalus guttatus guttatus* Gmel.) в песчаных полупустынях Астраханской области // Вестник РУДН. Серия: Экология и безопасность жизнедеятельности. 2014. № 4. С. 11–24.
- Полынова Г. В., Мишустин С. С., Полынова О. Е. Динамика герпетокомплекса песчаных пустынь Астраханской области // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. 2019. № 2 (26). С. 150–163. DOI: 10.21685/2307-9150-2019-2-15.
- Полынова Г. В., Мишустин С. С. Изменение пространственной структуры популяции разноцветной ящурки *Eremias arguta deserti* (Gmelin, 1789) в полупустынях Астраханской области // Принципы экологии. 2020. № 2 (36). С. 87–96.
- Сараев Ф. А., Пестов М. В. К кадастру рептилий Северного и Северо-Восточного Прикаспия // Герпетологические исследования в Казахстане и сопредельных странах: Сборник научных статей / Под ред. Т. Н. Дуйсебаевой. Алматы: АСБК – СОПК, 2010. С. 172–191.
- Семенов Д. В. Сравнительные аспекты пространственной экологии ящериц: на примере круглоголовок (Reptilia, Agamidae, *Phrynocephalus*) // Журнал общей биологии. 2007. Т. 68, № 5. С. 379–393.
- Табачишин В. Г., Завьялов Е. В., Табачишина Е. И. Пространственное размещение разноцветной ящурки – *Eremias arguta* (Pallas, 1776) на севере ареала в Поволжье // Современная герпетология. 2006. Т. 5/6. С. 117–124.
- Тертышников М. Ф. Индивидуальная территория прыткой ящерицы (*Lacerta agilis*) и разноцветной ящурки (*Eremias arguta*) и особенности ее использования // Зоологический журнал. 1970. Т. 49. Вып. 9. С. 1377–1385.
- Шилов И. А. Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных . М.: Московский университет, 1977. 261 с.
- Arnold E. N. Ecology of lowland lizard in the eastern United Arab Emirates // J. Zool. (Lond.). 1984. Vol.

204 (3). P. 329–354.

- Ananjeva N. B., Tuniyev B. S. Historical biogeography of the *Phrynocephalus* species of the USSR // Asiatic Herpetol. Res. 1992. Vol. 4. P. 76–98.
- Brown J. L. The evolution of diversity in avian territorial systems // Wilson Bull. 1964. Vol. 76. P. 160–169.
- Burt W. H. Territoriality and home range concepts as applied to mammals // Journal of Mammalogy. 1943. Vol. 24 (3). P. 346–352. DOI: 10.2307/1374834.
- Darevskij I. S., Terentev P. V. Estimation of energy flow through amphibian and reptile populations // Secondary Productivity in Terrestrial Ecosystems. 1967. Vol. 1. P. 181–197.
- Ellison N., Hatchwell B. J., Biddiscombe S. J., Napper C. J., and Potts J. R. Mechanistic home range analysis reveals drivers of space use patterns for a non-territorial passerine // Journal of Animal Ecology. 2020. Vol. 89 (12). DOI: 10.1111/1365-2656.13292.
- Fretwell S. D., Lucas H. L. On territorial behavior and other factors influencing habitat distribution in birds. 1. Theoretical development // Ibis. 1969. Vol. 19. P. 16–36.
- Galán P. Structure of a population of the lizard *Podarcis bocagei* in northwest Spain: variations in age distribution, size distribution and sex ratio // Animal Biology. 2004. Vol. 54, № 1. P. 57–75.
- Guillaume Bastille Rousseau, Jonathan R Potts, James A Schaefer, Mark A Lewis, E Hance Ellington, Nathaniel D Rayl, Shane P Mahoney, Dennis L Murray. Unveiling trade-offs in resource selection of migratory caribou using a mechanistic movement model of availability // Ecography. 2015. Vol. 38 (10). P. 1049–1059.
- Krause J., James R. & Croft D. P. Personality in the context of social networks // Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences. 2010. Vol. 365 (1560). P. 4099–4106.
- Mayhew W. W. Biology of the granite spring lizard, *Sceloporus orcutti* // Amer. Midl. Nat. 1963. Vol. 69, № 2. P. 310–327.
- Moorcroft P. R., & Lewis M. A. Mechanistic home range analysis. Princeton, NJ: Princeton University Press, 2006. 192 p.
- Moorter B. V., Visscher D., Benhamou S., Börger L., Boyce M. S., & Gaillard J.-M. Memory keeps you at home: A mechanistic model for home range emergence // Oikos. 2009. Vol. 118 (5). P. 641–652. DOI: 10.1111/j.1600-0706.2008.17003.x.
- Mouquet N. and Loreau M. Community patterns in source-sink metacommunities // American Naturalist. 2003. Vol. 162 (5). P. 544–557.
- Perry G., Garland T., Jr. Lizard home ranges revised: effects of sex, body size, diet, habitat, and phylogeny // Ecology. 2002. Vol. 83 (7). P. 1870–1885.
- Pianka E. R., Parker W. S. Ecology of horned lizards: a review with special reference to *Phrynosoma platyrhinos* // Copeia. 1975. № 1. P. 141–162.
- Pulliam H. R. On the relationship between niche and distribution // Ecology Letters. 2000. Vol. 3. P. 349–361.
- Rose B. Lizard home range: methodology and functions // J. Herpetol. 1982. Vol. 16 (3). P. 253–269.
- Shenbrot G. I., Semenov D. V. Some biological peculiarities of *Phrynocephalus* (Agamidae) // Studies in Herpetology / Ed. Z. Rocek. Prague, 1986. P. 579–582.
- Stamps J. F. Social behavior and special pattern in lizards // Biology of the reptilian. Vol. 7: Ecology and behavior. New York: Akad. Press, 1977. P. 265–334.
- Tabachishin V. G. Spatial distribution and abundance trends of spotted toad-headed agama, *Phrynocephalus guttatus*, in its northern habitat region // Современная герпетология. 2010. Т. 10. Вып. 3/4. С. 155–156.
- Tinkle D. W., Woodward D. W. Relative movements of lizards in natural populations as determined from receptive radii // Ecology. 1967. Vol. 48, № 1. P. 166–168.

Благодарности

Публикация выполнена при поддержке Программы стратегического академического лидерства Российского университета дружбы народов (РУДН).

This paper has been supported by the Peoples' Friendship University of Russia (RUDN University) Strategic Academic Leadership Program.

SPATIAL STRUCTURE OF THE SPOTTED TOAD AGAMA (*PHRYNOCEPHALUS GUTTATUS GUTTATUS*, AGAMIDAE) POPULATION IN THE CONDITIONS OF OVERGROWTH OF SEMI-DESERTS IN THE ASTRAKHAN REGION

POLYNOVA
Galina Vyacheslavovna

PhD, Peoples' Friendship University of Russia, galinapolynova@mail.ru

MISHUSTIN
Stanislav Sergeevich

Armed forces infrastructure development directorate general,
slkator@mail.ru

Keywords:

population
spatial structure
Phrynocephalus guttatus guttatus
spotted toad agama
population reduction
sand overgrowth
sand semi-deserts

Summary: The decrease in the number of many reptile species as a result of overgrowth of sandy deserts and semi-deserts is a widespread phenomenon in modern conditions. To understand the prospects of this process, it is necessary to study the mechanisms of population adaptation to changes in the biotope. Such a mobile and effective mechanism is, first of all, a change in the spatial structure of the population, the study of which does not cease to be relevant. The purpose of this study was to clarify the changes occurring in the spatial structure of the spotted toad agama, *Phrynocephalus guttatus guttatus* (Gmelin, 1789), and their relationship with the developing process of overgrowth of sandy semi-deserts in the Astrakhan region. The data were collected during the 2010–2014 and 2017–2019 field seasons. The place of research was a section of sandy semi-desert near the village of Dosang (46°54'08.7264»N, 47° 54'52.5312»E). In the work, standard methods were used: marking, sex and age determination, mapping of meetings and movements, identification of sedentary and migrating individuals. Investigation of overgrowth processes was based on the description of geobotanical sites. Statistical processing was carried out based on the Mann-Whitney U-test. Software consisted of a set of standard programs, Adobe illustrator and Yandex Map Constructor. The analysis of long-term studies of the spatial structure of the grouping allowed us to build a model of adaptation of the population to the reduction of characteristic habitats. At the initial stages of overgrowth of semi-fixed sands, there was a general increase in the mobility of animals, expressed in an increase in the number of individuals migrating in search of a suitable biotope. The reduction of the biotope caused the re-consolidation of the sedentary population of the grouping. This process occurred during the third and fourth seasons of research. Over-compaction was followed by a decrease in the rate of reproduction, manifested in a reduction in the number of immature individuals. As a result, the combination of factors led to a further decrease in the number of individuals (the fifth year of observations). The ongoing process of overgrowth and the reduction in the number for the tenth year of research resulted in the disintegration of the grouping into parts and a decrease in the population as a whole. The general decrease in the population was confirmed by observations in the adjacent territory and the almost complete disappearance of migrants in the grouping.

Reviewer: V. A. Cherlin

Received on: 19 November 2021

Published on: 02 March 2022

References

- Ananjeva N. B., Tuniyev B. S. Historical biogeography of the *Phrynocephalus* species of the USSR, Asiatic Herpetol. Res. 1992. Vol. 4. P. 76–98.
Arnold E. N. Ecology of lowland lizard in the eastern United Arab Emirates, J. Zool. (Lond.). 1984. Vol. 204

- (3). P. 329–354.
- Badmaeva V. I. Lizards of Kalmykia: Avtoref. dip. ... kand. biol. nauk. Kiev, 1983. 24 p.
- Bondarenko D. A. Peregoncev E. A. Abdunazarov B. B. Sudarev V. O. On the modern condition of herpetofauna of the sand massifs of the Fergana Valley (Uzbekistan), *Gerpetologicheskie issledovaniya v Kazahstane i sopredel'nyh stranah: Sbornik nauchnyh statey*, Pod red. T. N. Duysebaevoy. Almaty: ASBK SOPK, 2010. P. 246–248.
- Bondarenko D. A. Ecology of the hementown toad agama in the summer-autumn period, *Vestnik zoologii*. 1982. No. 5. P. 55–59.
- Brown J. L. The evolution of diversity in avian territorial systems, *Wilson Bull.* 1964. Vol. 76. P. 160–169.
- Brushko Z. K. Lizards of the deserts of Kazakhstan Almaty: Konzhyk, 1995. 231 p.
- Burt W. H. Territoriality and home range concepts as applied to mammals, *Journal of Mammalogy*. 1943. Vol. 24 (3). P. 346–352. DOI: 10.2307/1374834.
- Darevskij I. S., Terentev P. V. Estimation of energy flow through amphibian and reptile populations, *Secondary Productivity in Terrestrial Ecosystems*. 1967. Vol. 1. P. 181–197.
- Debelo P. V. Amphibians and reptiles of the Ural-Kaspian region Ekaterinburg: RIO UrO RAN, 2013. 400 p. (Seriya: Prirodnoe raznoobrazie Uralo-Kaspiyskogo regiona. T. III).
- Ellison N., Hatchwell B. J., Biddiscombe S. J., Napper C. J., and Potts J. R. Mechanistic home range analysis reveals drivers of space use patterns for a non-territorial passerine, *Journal of Animal Ecology*. 2020. Vol. 89 (12). DOI: 10.1111/1365-2656.13292.
- Fretwell S. D., Lucas H. L. On territorial behavior and other factors influencing habitat distribution in birds. 1. Theoretical development, *Ibis*. 1969. Vol. 19. P. 16–36.
- Galán P. Structure of a population of the lizard *Podarcis bocagei* in northwest Spain: variations in age distribution, size distribution and sex ratio, *Animal Biology*. 2004. Vol. 54, No. 1. P. 57–75.
- Guillaume Bastille Rousseau, Jonathan R Potts, James A Schaefer, Mark A Lewis, E Hance Ellington, Nathaniel D Rayl, Shane P Mahoney, Dennis L Murray. Unveiling trade-offs in resource selection of migratory caribou using a mechanistic movement model of availability, *Ecography*. 2015. Vol. 38 (10). P. 1049–1059.
- Krause J., James R. & Croft D. P. Personality in the context of social networks, *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*. 2010. Vol. 365 (1560). P. 4099–4106.
- Lotiev K. Yu. Bathiev A. M. On the dergadation of the turan herpeto-faunistic complex in the Tersky sand massif (Eastern Pre-Caucasus), *Izvestiya vysshih uchebnyh zavedeniy. Povolzhskiy region. Estestvennye nauki*. 2019. No. 2 (26). P. 115–128.
- Mayhew W. W. Biology of the granite spring lizard, *Sceloporus orcutti*, *Amer. Midl. Nat.* 1963. Vol. 69, No. 2. P. 310–327.
- Mishustin S. S. Polynova G. V. The influence of predation on the number of steppe runner in the semi-deserts of the southeastern part of the Low Valga region, *Uchenye zapiski Kazanskogo universiteta. Seriya: Estestvennye nauki*. 2020. T. 162, No. 3. P. 461–472. DOI: 10.26907/2542-064X.2020.3.461-472.
- Moorcroft P. R., & Lewis M. A. Mechanistic home range analysis. Princeton, NJ: Princeton University Press, 2006. 192 p.
- Moorter B. V., Visscher D., Benhamou S., Börger L., Boyce M. S., & Gaillard J. M. Memory keeps you at home: A mechanistic model for home range emergence, *Oikos*. 2009. Vol. 118 (5). P. 641–652. DOI: 10.1111/j.1600-0706.2008.17003.x.
- Mouquet N. and Loreau M. Community patterns in source-sink metacommunities, *American Naturalist*. 2003. Vol. 162 (5). P. 544–557.
- Perry G., Garland T., Jr. Lizard home ranges revised: effects of sex, body size, diet, habitat, and phylogeny, *Ecology*. 2002. Vol. 83 (7). P. 1870–1885.
- Pianka E. R., Parker W. S. Ecology of horned lizards: a review with special reference to *Phrynosoma platyrhinos*, *Copeia*. 1975. No. 1. P. 141–162.
- Polynova G. V. Bazhinova A. V. Polynova O. E. Dynamics of mature population of spotted toad agama (*Phrynocephalus guttatus guttatus* Gmel.) in the sand semi-deserts of the Astrakhan region, *Vestnik RUDN. Seriya: Ekologiya i bezopasnost' zhiznedeyatel'nosti*. 2014. No. 4. P. 11–24.
- Polynova G. V. Mishustin S. S. Polynova O. E. Dynamics of herpetocomplex of the sand deserts of the Astrakhan region, *Izvestiya vysshih uchebnyh zavedeniy. Povolzhskiy region. Estestvennye nauki*. 2019. No. 2 (26). P. 150–163. DOI: 10.21685/2307-9150-2019-2-15.
- Polynova G. V. Mishustin S. S. Change in the spatial structure of the steppe runner population *Eremias arguta deserti* (Gmelin, 1789) in semi-ddeserts of the Astrakhan region, *Principy ekologii*. 2020. No. 2 (36). P. 87–96.
- Pulliam H. R. On the relationship between niche and distribution, *Ecology Letters*. 2000. Vol. 3. P. 349–361.
- Rose B. Lizard home range: methodology and functions, *J. Herpetol.* 1982. Vol. 16 (3). P. 253–269.
- Saraev F. A. Pestov M. V. To the inventory of reptiles of northern and north-eastern Caspian, *Gerpetologicheskie issledovaniya v Kazahstane i sopredel'nyh stranah: Sbornik nauchnyh statey*,

- Pod red. T. N. Duysebaevoy. Almaty: ASBK – SOPK, 2010. P. 172–191.
- Semenov D. V. Comparative aspects of the spatial ecology of lizards: on the example of toad agama (Reptilia, Agamidae, Phrynocephalus), *Zhurnal obschey biologii*. 2007. T. 68, No. 5. P. 379–393.
- Shenbrot G. I., Semenov D. V. Some biological peculiarities of Phrynocephalus (Agamidae), *Studies in Herpetology*, Ed. Z. Rocek. Prague, 1986. P. 579–582.
- Shilov I. A. Ecologo-physiological fundamentals of population relations in animals. M.: Moskovskiy universitet, 1977. 261 p.
- Stamps J. F. Social behavior and special pattern in lizards, *Biology of the reptilian*. Vol. 7: Ecology and behavior. New York: Akad. Press, 1977. P. 265–334.
- Tabachishin V. G. Zav'yalov E. V. Tabachishina E. I. Spatial distribution of steppe runner Eremias argute (Pallas, 1776) in the North of the area in the Volga region, *Sovremennaya gerpetologiya*. 2006. T. 5/6. P. 117–124.
- Tabachishin V. G. Spatial distribution and abundance trends of spotted toad-headed agama, Phrynocephalus guttatus, in its northern habitat region, *Sovremennaya gerpetologiya*. 2010. T. 10. Vyp. 3/4. P. 155–156.
- Tertyshnikov M. F. Individual territory of sand lizard (Lacerta agilis) and steppe runner (Eremias arguta) and the features of its use, *Zoologicheskij zhurnal*. 1970. T. 49. Vyp. 9. P. 1377–1385.
- Tinkle D. W., Woodward D. W. Relative movements of lizards in natural populations as determined from receptive radii, *Ecology*. 1967. Vol. 48, No. 1. P. 166–168.
- Weather archive. URL: https://rp5.ru/Arhiv_pogody_v_Dosange (data obrascheniya: 23.01.2020).



УДК УДК 550.424

ФОРМЫ НАХОЖДЕНИЯ РАДИОНУКЛИДОВ УРАНОВОГО РЯДА В ЛИСТОВОМ ОПАДЕ ДЕРЕВЬЕВ СЕМЕЙСТВА ИВОВЫЕ

ШАПОШНИКОВА
Любовь Михайловна

кандидат биологических наук, Институт биологии Коми научно-го центра Уральского отделения Российской академии наук (ИБ ФИЦ Коми НЦ УрО РАН), lmn06@mail.ru

РАЧКОВА
Наталья Гелиевна

кандидат биологических наук, Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук (ИБ ФИЦ Коми НЦ УрО РАН), rachkova@ib.komisc.ru

ГЛЯД
Валентина Макаровна

Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук (ИБ ФИЦ Коми НЦ УрО РАН), glyad@ib.komisc.ru

МУЗАККА
Татьяна Николаевна

Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук (ИБ ФИЦ Коми НЦ УрО РАН), muzakka@ib.komisc.ru

ТАРАНКОВА
Елена Викторовна

Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук (ИБ ФИЦ Коми НЦ УрО РАН), tarankova@ib.komisc.ru

Ключевые слова:

уран
226Ra
210Pb
выщелачивание
листовой опад
ива
осина

Аннотация: С целью прогнозирования барьерных функций компонентов природных экосистем в миграции радионуклидов исследованы формы нахождения U, 226Ra и 210Pb в свежих листовых опадах ивы и осины, собранных на загрязненной вследствие добычи радия таежной территории. В ходе эксперимента указанные радионуклиды экстрагировали из образцов опавшей листвы последовательно дистиллированной водой (водорастворимые формы), 1М уксусной кислотой (рН 7) (обменные формы) и 0.1М раствором серной кислоты (кислоторастворимые формы). Установлено, что исследуемые радионуклиды существенно отличаются степенью экстракции из листовой биомассы. После всех этапов экстрагирования в опаде сохранялось 64–84 % 226Ra и 85–88 % 210Pb от их исходного валового содержания. Среди подвижных форм нахождения радионуклидов для радия была наиболее характерна обменная (12–20 %), а для свинца – кислоторастворимая (8–9 %). Количество извлеченного из биомассы урана по сравнению с этим было выше. После всех этапов экстракции доля неэкстрагируемого урана составила 6–14 % и 20–23 % в случаях ивы и осины соответственно. Результаты эксперимента свидетельствуют, что при радиоактивном загрязнении территорий таежной зоны листовая опад исследованных представителей семейства ивовых является хорошим временным депозитарием 226Ra и 210Pb. В то же время для урана ожидается относительно быстрое возвращение из биомассы ивового и осинового опада в абиотические компоненты окружающей среды. Полученные результаты, принимая во внимание степень накопления исследованных радионуклидов в зеленой массе древесных растений, их широкую распространенность в тайге, а также

возможность ветрового рассеяния листового опада, дополняют данные, необходимые для прогнозирования миграции и концентрирования естественных радионуклидов уранового ряда в загрязненных таежных экосистемах.

© Петрозаводский государственный университет

Получена: 24 августа 2021

Подписана к печати: 28 марта 2022

Введение

Опад является важным структурным компонентом лесных экосистем, участвующим в биологическом цикле химических элементов. Масса его в составе органического вещества, заключенного в биомассе сообществ, составляет 1.5–2 % (Родин, Базилевич, 1965; Боев и др., 2018). На листовых участках лесов средней тайги в Республике Коми насчитывается 1.3–2.8 т/га наземного древесного опада (Пристова и др., 2012), который более чем на 80 % представлен листьями (хвоей). По имеющимся данным (Пристова и др., 2012), потеря их массы в течение года может достигать 40 %.

Разлагаясь в почве, листовая опад участвует в формировании подстилки, обеспечивает питание растения и микроорганизмы, пополняет почвенный химический состав, запускает новый этап миграционного цикла химических элементов (Yue et al., 2019; Xie et al., 2022). Таким образом, в процессе их круговорота в природе зеленые части деревьев способны играть важную роль. С одной стороны, опавшая листва (Носкова, Шуктомова, 2010; Ермаков и др., 2015; Боев и др., 2018) содержит накопленные поллютанты и, таким образом, принимает участие в их временном или долговременном депонировании в экосистеме. С другой стороны, ветровой перенос опада деревьев, произрастающих в зонах с повышенным содержанием в почве тяжелых металлов и радионуклидов, может приводить к рассеянию элементов-загрязнителей (Scheid et al., 2009). Важным показателем, характеризующим скорости этих процессов, является содержание подвижных форм нахождения поллютантов в опавшей листве. Для их выделения из растительных образцов широко используются экстракционные методы (Броварова и др., 2004; Бондарева, Субботин, 2016; Пучкова и др., 2017; Bolsunovsky et al., 2005). Исходя из доли экстрагированной части поллютантов, можно оценить барьерную функцию опада на пути их миграции, а также установить интенсивность выщелачивания миграционно способных форм элементов-загрязнителей из растительной биомассы природными водами.

С этой целью мы проанализировали соотношение различных форм нахождения радионуклидов уранового ряда (U, ^{226}Ra , ^{210}Pb) в свежей опавшей листве деревьев семейства ивовых (*Salicaceae*), которые широко распространены в Северном полушарии и, в частности, являются одним из доминирующих видов древесных растений в таежной зоне, загрязненной вследствие добычи радия (Республика Коми).

Материалы

Исследования проводили в северо-таежной подзоне Республики Коми на локальных участках, загрязненных более 50 лет назад отходами добычи радия из пластовых вод (Taskaev et al., 2003). Свежий лиственный опад осины (*Populus tremula* L.) и ивы (*Salix caprea*) отбирали с поверхности почвы в конце сентября 2016 г. после опадания основной массы листвы. Ива произрастала на загрязненном отработанными пластовыми водами участке пойменного типа с активным водообменом. Для сбора образцов опавшей листвы здесь была выбрана одна площадка с мощностью амбиентного эквивалента дозы гамма-излучения (МАЭД) 1.20 ± 0.20 мкЗв/ч, учтенная нами как площадка № 1. В отличие от ивы, осина произрастала в лесной зоне, почвенный покров которой был загрязнен слоем твердых производственных отходов толщиной до 25 см. Уровень загрязнения этого участка был выше первого, здесь были выбраны две экспериментальные площадки с разной мощностью амбиентного эквивалента дозы – № 2 (2.10 ± 0.35 мкЗв/ч) и № 3 (8.90 ± 1.40 мкЗв/ч). Фоновая МАЭД для региона исследований, по данным Государственного доклада «О состоянии окружающей среды Республики Коми в 2016 году» (Государственный доклад..., 2017), составляла 0.04–0.21 мкЗв/ч, что находится в пределах колебаний естественного гамма-фона.

С каждой площадки были отобраны по 3–5 образцов листового опада и по 3 смешанных образца (метод конверта) из верхнего 0–20 см слоя почвы. Почвенные пробы сушили, просеивали через сито 1 мм. Для определения ^{226}Ra и урана почву предварительно озоляли при 700 °С. ^{210}Pb выделяли из воздушно-сухих образцов.

Методы

Из образцов свежесобранного листового опада методом экстракции были выделены подвижные формы урана, ^{226}Ra и ^{210}Pb , для чего сырую биомассу обрабатывали последовательно экстрагентами в соотношении 1:5. На первых двух этапах экстрагировали водорастворимую и обменную фракции, перемешивая биомассу при комнатной температуре в течение 1 часа сначала с дистиллированной водой, а затем с $1\text{M CH}_3\text{COONH}_4$ (рН 7). После этого проводили экстракцию $0.1\text{M H}_2\text{SO}_4$ в течение 20 минут также при перемешивании (кислоторастворимая фракция). Сохранившееся в образцах после всех этапов экстракции количество радионуклидов считали неэкстрагируемым и обозначали как «остаток». Доли (X) радионуклида, извлекаемого с помощью экстрагентов, вычисляли по формуле:

$X (\%) = (\text{Содержание радионуклида в экстракте} / \text{Содержание радионуклида в исходном образце}) \cdot 100$.

^{226}Ra в образцах определяли эманационным методом (Старик, 1969) на приборе «Альфа-1» с чувствительностью 0.07 Бк/г и ошибкой измерений $\pm 15\%$. У валовый – фотOLUMИнесцентным методом на люминесцентном фотометре ЛЮФ-57 (Добролюбская, 1962) с чувствительностью 0.03 мкг/г . Ошибка измерений составила $\pm 20\%$. Удельную активность ^{210}Pb определяли радиометрическим методом на установке малого фона УМФ-2000 с предварительной радиохимической подготовкой и электрохимическим осаждением на никелевых дисках (Адамова, Таскаев, 1980). Минимальная обнаруживаемая активность при измерении 1000 с составляет не более 0.1 Бк , предел допустимой относительной погрешности $\pm 15\%$. Мощность амбиентного эквивалента дозы гамма-излучения на участках измеряли с помощью дозиметра ДКГ-02У «Арбитр-М». Диапазон измерений прибора составляет $0.1\text{--}3 \cdot 10^6\text{ мкЗв/ч}$, погрешность измерений – 15% .

Статистическую обработку результатов осуществляли в программах Statistica 6.1 (StatSoft Inc.). Все измерения проводили в трехкратных повторностях. Описательная статистика была рассчитана при доверительном интервале 95% . Достоверность различий для выборок устанавливали по U-критерию Манна – Уитни (U-test). Долю аккумулярованных радионуклидов в листовом опаде относительно их содержания в

почве рассчитывали через коэффициент (K):

$K = \text{Содержание радионуклида в листовом опаде} / \text{Содержание радионуклида в почве}$.

Содержания радионуклидов в листовом опаде и почвах при расчете коэффициента (K) были представлены в одинаковых единицах измерения.

Результаты

Согласно полученным результатам (табл. 1), в почве площадки №3, которая характеризовалась самым высоким радиационным фоном, содержание ^{226}Ra и ^{210}Pb было наибольшим. Так, удельная активность радия более чем в 10, а свинца – в 1.5 раза превышала их содержание в почве других участков наблюдений. Содержание урана в почве лесных площадок № 2 и 3 достоверно не различалось, однако оно до 20 раз превосходило его содержание в почве пойменной площадки № 1. В целом выявленные значения концентраций превышали показатели, характерные для фоновых почв региона. Так, согласно данным литературы, содержание ^{226}Ra в фоновых подзолистых почвах составляет не более 13 мБк/г (Безносиов и др., 2017), ^{210}Pb – $44\text{--}55\text{ Бк/кг}$ (Евсеева и др., 2012), U – в среднем 0.42 мкг/г (Рачкова, Шуктомова, 2009).

Содержания радиоактивных элементов в листовых опадах не всегда соответствовали уровню радиоактивного загрязнения почв на площадках (табл. 1). В листьях осины, произрастающей на почве №3 с наибольшей удельной активностью ^{226}Ra , его содержание было максимальным. В ивовой листве с участка №1 обнаружено наименьшее количество радионуклида, хотя в почвах № 1 и 2 его удельная активность значимо не различалась. Содержания U и ^{210}Pb в листовом опаде осины с площадок №2 и 3 были сходными. По сравнению с ними в листовом опаде ивы урана содержалось меньше. Однако, учитывая его низкое содержание в почве участка наблюдения № 1, можно прогнозировать более высокую интенсивность накопления радионуклидов урана в ивовой листве, чем в осиновой, при прочих равных условиях.

Соотношения форм нахождения радионуклидов, характерные для листовых опадов осины и ивы, различаются, о чем свидетельствуют результаты последовательной экстракции элементов. Так, на долю (X) подвижных форм ^{226}Ra в целом приходилось $33.0 \pm 2.45\%$ его общей активности в опавших листьях ивы и $26.0 \pm 3.29\%$ – осины.

Таблица 1. Содержание радионуклидов уранового ряда в воздушно-сухих образцах почвы и листового опада ивы и осины из зоны влияния бывших химических заводов по добыче радия

Радионуклид	№ 1		№ 2		№ 3	
	почва	листовой опад ивы	почва	листовой опад осины	почва	листовой опад осины
^{226}Ra , Бк/г	2.52 ± 0.51	0.08 ± 0.02	1.98 ± 0.35	0.51 ± 0.10	29.6 ± 5.64	0.89 ± 0.17
U, мкг/г	0.98 ± 0.19	0.15 ± 0.04	23.3 ± 4.66	0.25 ± 0.04	16.3 ± 2.85	0.24 ± 0.03
^{210}Pb , Бк/г	2.63 ± 0.53	–	2.67 ± 0.44	0.04 ± 0.01	4.24 ± 0.71	0.05 ± 0.01

Примечание. Приведены средние данные и ошибка среднего, прочерк – нет данных.

Кроме того, наблюдалось сходство в распределении радионуклида по экстрактам для опадов обоих видов деревьев (рис. 1): максимум приходился на обменную фракцию – в среднем 12–20 % в зависимости от площадки сбора листвы, что достоверно превышало его содержание в других подвижных фракциях (*U*-test, $p \leq 0.05$). В водорастворимой и кислоторастворимой формах нахождения обнаруживалось меньшее количество радия – от 2 до 10 % радионуклида выщелачива-

лось водой, 1–11 % – 0.1М серной кислотой. В то же время значительная часть радия после всех этапов экстракции сохранялась как в ивовой, так и в осиновой опавшей листве, что позволяет выдвинуть предположение о депонировании радионуклида в этих компонентах природных экосистем. Для ивы неэкстрагируемая доля радия составила 66.9 ± 7.21 %, для осины – 64–84 % его удельной активности в листовом опаде деревьев.

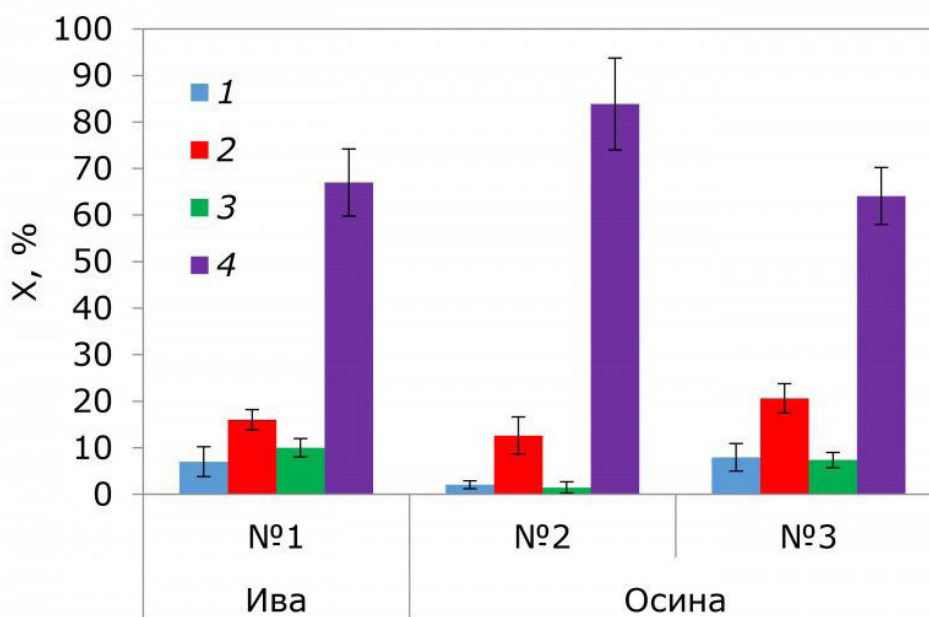


Рис. 1. Формы нахождения ^{226}Ra в листовом опаде ивы и осины: 1 – водорастворимая, 2 – обменная, 3 – кислоторастворимая, 4 – остаток

Fig. 1. Speciation of ^{226}Ra in leaf litter of willow and aspen: 1 – water-soluble, 2 – exchangeable, 3 – acid-soluble, 4 – non-extractable

По сравнению с ^{226}Ra неэкстрагируемая доля удельной активности ^{210}Pb в листовом опаде осины была выше и составила 85–88 % от его общей активности (рис. 2). Среди подвижных форм нахождения минимальные количества радионуклида обнаруживались во фракциях, экстрагируемых водой и 1М раствором ацетата аммония. Они составили 1–5 % и 1–3 % соответственно. Во фракции, экстрагируемой 0.1М раствором серной

кислоты, доля ^{210}Pb была достоверно выше – 8–9 % (*U*-test, $p \leq 0.05$). Эти данные указывают на то, что повышенная кислотность экстрагента приводит к увеличению полноты экстракции ^{210}Pb из образцов опавшей листвы. В природных условиях подобное выщелачивание может реализовываться в случае воздействия на листовую опад природных вод с низким водородным показателем.

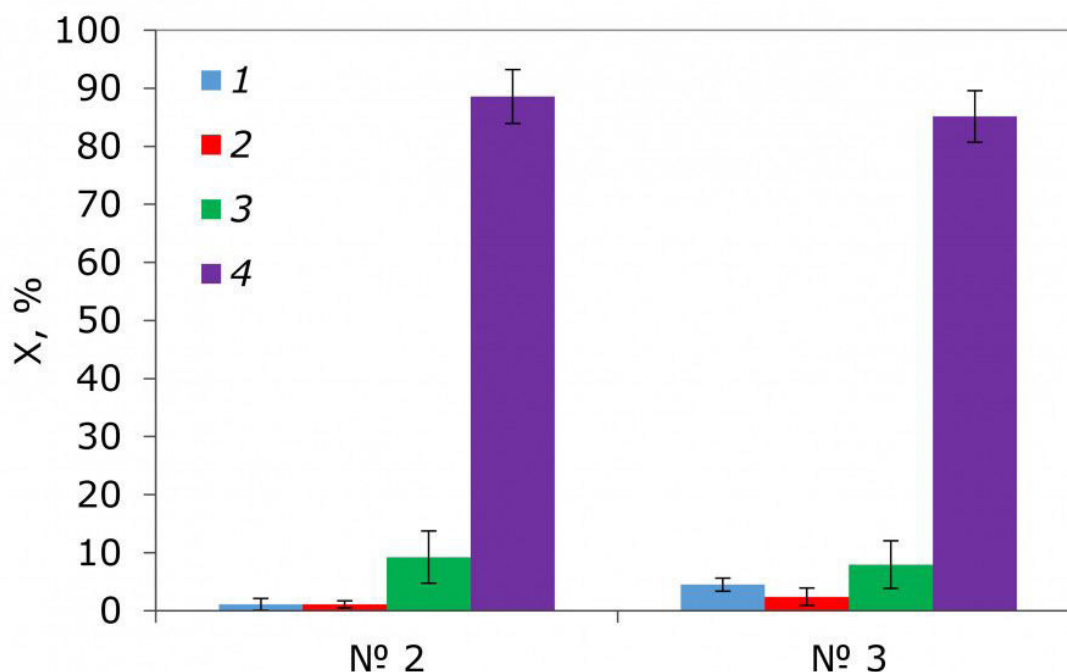


Рис. 2. Формы нахождения ^{210}Pb в листовом опаде осины: 1 – водорастворимая, 2 – обменная, 3 – кислоторастворимая, 4 – остаток

Fig. 2. Speciation of ^{210}Pb in leaf litter of willow and aspen: 1 – water-soluble, 2 – exchangeable, 3 – acid-soluble, 4 – non-extractable

По сравнению с другими радионуклидами относительная доля подвижных форм урана в листовых опадах была максимальной. Более половины его количества в исследуемом материале находилось в водорастворимой и обменной формах (рис. 3). Таким образом, радионуклид можно было экстрагировать нейтральными растворами. Содержание кислоторастворимых форм урана в опавшей листве было также больше в сравнении с радием-226 и свинцом-210. В отношении прогнозных оценок интенсивности миграции урана в загрязненных экосистемах это предполагает его относительно легкое выщелачивание из листового опада под влиянием природных вод. Кислые и слабокислые природные воды будут усиливать процесс ремобилизации урана из опада. Доля неэкстрагируемого урана составила около 6–14 % в случае листьев ивы и 21–23 % – осины, что значительно меньше в сравнении с двумя другими радионуклидами.

Обсуждение

Целью нашего эксперимента было оценить роль листового опада в депонировании радионуклидов уранового ряда в экосистемах. Известно, что древесные и кустарниковые виды хорошо накапливают уран и радий

(Титаева, Таскаев, 1983; Носкова, Шуктомова, 2010; Soudek et al., 2007). Степень накопления радионуклидов может зависеть от разных факторов: уровня радиоактивного загрязнения, содержания биологически доступных форм радиоактивных элементов в почве, а также видоспецифичности растений (Шапошникова, 2017). Сопоставление полученных данных о содержании радионуклидов в свежем листовом опаде и почве площадок, на которой произрастали деревья, показывает, что листва может накапливать существенные количества радиоактивных элементов. Коэффициенты (K), связывающие содержания радионуклидов в свежем листовом опаде и почве, для радия-226 были наиболее высокими и варьировали в пределах 0.03–0.25, для урана они составили 0.01–0.15 (рис. 4). Минимальные K наблюдались для свинца-210 – 0.01–0.02. Его наличие в опавшей листве помимо корневого пути может быть также обусловлено аэральным поступлением на листовую поверхность живых растений и опада, а именно осаждением частиц, содержащих свинец-210, образованный в атмосфере в результате радиоактивного распада газа радона-222 (Persson, Holm, 2011).

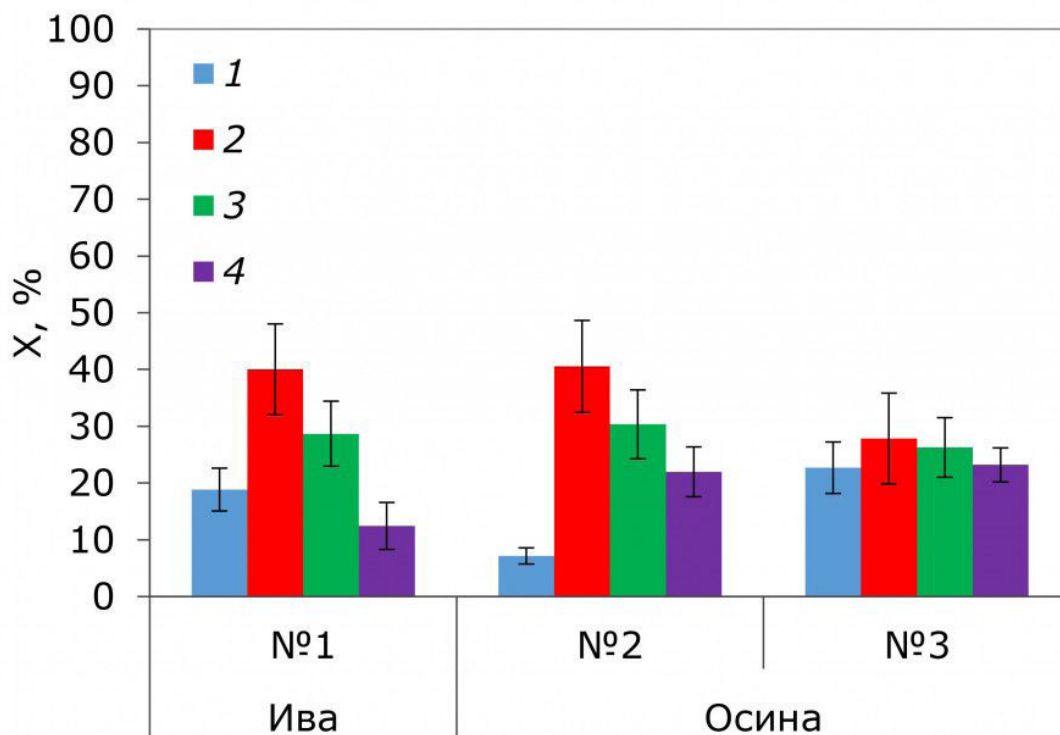


Рис. 3. Формы нахождения U в листовом опаде ивы и осины: 1 – водорастворимая, 2 – обменная, 3 – кислоторастворимая, 4 – остаток

Fig. 3. Speciation of Uranium in leaf litter of willow and aspen: 1 – water-soluble, 2 – exchangeable, 3 – acid-soluble, 4 – non-extractable

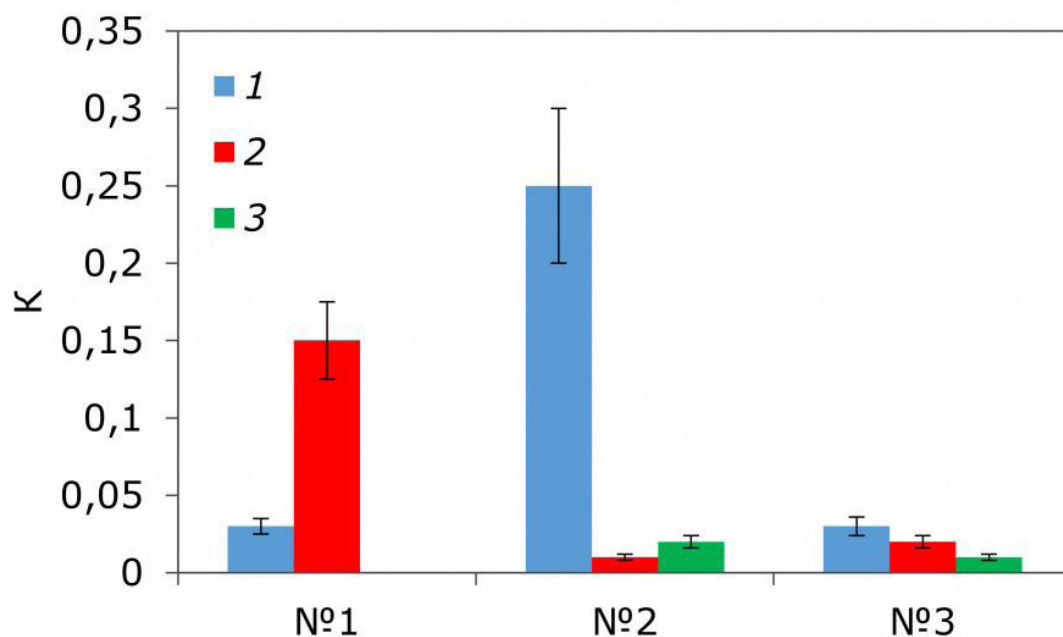


Рис. 4. Отношение (K) содержаний радионуклидов в листовом опаде и почве разных площадок: 1 – радий-226, 2 – уран, 3 – свинец-210

Fig. 4. The ratio (K) of the content of radionuclides in leaf litter and soil of different plots: 1 – radium-226, 2 – uranium, 3 – lead-210

Таким образом, в природных условиях листовой опад способен выступать своего рода депозитарием для радионуклидов уранового ряда. Однако время их сохранения в нем может зависеть от нескольких факторов. К их числу относятся прежде всего кислотность природных вод, скорость разложения опавшей листвы и, как следствие, динамика изменения форм нахождения радионуклидов в ней. По соотношению последних можно прогнозировать время выщелачивания радионуклидов из исследуемого материала под воздействием природных вод различного состава. Анализ литературных данных свидетельствует, что интенсивность экстракции радионуклидов из биомассы в подобных ситуациях может быть весьма значительной. Так, на примере выщелачивания стабильного свинца из биомассы мхов было показано (Onianwa et al., 1986), что при действии разбавленного раствора кислоты (0.1M HNO_3) в экстракт вытесняется 40–75 % химического элемента при относительно низкой доле водорастворимых форм. Авторы (Onianwa et al., 1986) справедливо полагают, что с прогностической точки зрения эти сведения особенно важны для районов, где высока вероятность выпадения кислотных дождей, пониженный pH которых будет способствовать выщелачиванию из мохового покрова многих поллютантов. В случае проведенного нами эксперимента для содержащегося в листовом опаде свинца-210 эта тенденция также находит подтверждение, хотя сам результат экстрагирования поллютанта не так внушителен, как установленный в вышеупомянутой публикации.

По итогам проведенных экспериментов можно сформулировать три тезиса: во-первых, исследованные радионуклиды способны депонироваться в листовом опаде, во-вторых, подвижность закрепленных в нем радионуклидов отличается по преобладающим формам нахождения, в-третьих, каждый радионуклид характеризуется специфичностью не только экстрагирования из исследованного материала в жидкие фазы, но и депонирования в нем. В частности, наблюдается характерное сходство в распределении радия-226 по экстрактам для опадов обоих видов деревьев, проявляющееся в преобладании среди выделенных подвижных форм радионуклида обменной фракции и значительной доли неэкстрагируемого «остатка». Такое распределение по формам нахождения не противоречит основным химическим свойствам радия. Известно, что

для него как для элемента щелочноземельной группы свойственны реакции не только соосаждения, но и ионного обмена. К примеру, согласно имеющимся данным (Рачкова, Шапошникова, 2020), в почвах района исследований подвижность радия также обусловлена относительно высокой долей его ионообменных форм. Их существенная доля в удельной активности листового опада выявляет специфичную для радия склонность к обменным реакциям в природной среде. В целом радий-226 и свинец-210 были устойчивыми к выщелачиванию дистиллированной водой, $1\text{M CH}_3\text{COONH}_4$ и $0.1\text{M H}_2\text{SO}_4$. Доля этих радионуклидов, сохранившаяся в опаде после всех этапов экстракции, наиболее существенна. Наименее стойким к действию вышеприведенных экстрагентов был содержащийся в листьях ивовых уран. Таким образом, опавшая листва является временным резервуаром для запасов первых двух радионуклидов, в то же время для урана стоит ожидать относительно быстрое возвращение обратно в окружающую среду в результате выщелачивания из опада природными водами. Их повышенная кислотность и существенная скорость разложения исследуемого материала в течение года, вероятно, будут усиливать этот процесс. В частности, известно, что потеря массы листового опада древесных растений является относительно высокой по сравнению с таковой для биомассы мхов (Lang et al., 2009), также отличающихся значительным поглощением исследуемых радионуклидов (Шапошникова, 2017). Это предполагает и сравнительно более быстрое возвращение радионуклидов из разрушающейся опавшей листвы в абиотические компоненты окружающей среды.

Анализ данных литературы дает также основание прогнозировать, что не исключено вторичное пополнение запаса радионуклидов в листовом опаде древесных растений вследствие его контакта с влажной загрязненной почвой, а в случае свинца-210 дополнительно за счет аэральных выпадений. Так, имеются данные о хороших сорбционных свойствах листьев и листового опада древесных в отношении тяжелых металлов, а также рекомендации к их использованию в качестве сорбентов (Alekseeva et al., 2016). Вероятно, именно вторичной сорбцией объясняется то, что содержание тяжелых металлов, в том числе стабильного свинца, в помещенных на загрязненную почву листьях со временем увеличивается. Это явление исследовано в публикации S. Scheid с соавтора-

ми (Scheid et al., 2009). Этими же авторами в результате двухлетнего эксперимента показано, что растворимость тяжелых металлов, содержащихся в листовом опаде, со временем снижается. В то же время отмечается, что мобильные формы поллютантов прочно связываются в подстилке уже после двух лет разложения опада. Для того чтобы доказать протекание этих процессов в отношении радионуклидов уранового ряда, необходимо изучить динамику их форм нахождения в процессе разложения листового опада.

Заключение

Выщелачивание из листового опада радионуклидов уранового ряда является важным процессом, влияющим на скорость их миграции в окружающей среде. На примере листового опада ивовых деревьев, произрастающих в загрязненной вследствие добычи радия таежной зоне, мы показали, что тяжелые естественные радионуклиды могут

находиться в нем в различных формах – как подвижных, так и маломобильных трудноэкстрагируемых. Так, для радия-226 характерно нахождение в ионообменной форме, растворимость свинца-210 более всего связана с кислотностью экстрагента. В то же время оба эти радионуклида являются относительно устойчивыми к выщелачиванию, в отличие от урана, который легко вымывается из опада при действии используемых экстрагентов. Полученные результаты, принимая во внимание высокую степень накопления радионуклидов древесными видами, формы их нахождения в листовом опаде, а также возможность его ветрового рассеяния в окружающей среде, могут быть полезными в исследованиях миграции радиоактивных элементов, т. к. содержат новую информацию, необходимую для объективной оценки радиационной опасности загрязненных территорий.

Библиография

- Адамова Л. И., Таскаев А. И. Количественное определение ^{210}Po и ^{210}Pb в пробах почв и растительности // Миграция и биологическое действие естественных радионуклидов в условиях северных биогеоценозов. Сыктывкар, 1980. С. 64–71.
- Безносиков В. А., Лодыгин Е. Д., Шуктомова И. И. Искусственные и естественные радионуклиды в почвах южно- и среднетаежных подзон Республики Коми // Почвоведение. 2017. № 7. С. 824–829. DOI: 10.7868/S0032180X17050033
- Боев В. А., Барановская Н. В., Боев В. В. Ртуть в листовом опаде подтаежных лесов на фоновой территории // Известия Томского политехнического университета. Инжиниринг георесурсов. 2018. Т. 329, № 8. С. 124–131.
- Бондарева Л. Г., Субботин М. А. Процессы ассимиляции трития водными растениями *Elodea canadensis* и *Lemna minor* // Радиационная биология. Радиоз экология. 2016. Т. 56, № 4. С. 440–446. DOI: 10.7868/S0869803116040032
- Броварова О. В., Кочева Л. С., Карманов А. П., Шуктомова И. И., Рачкова Н. Г. Исследование физико-химических свойств сорбентов на основе растительного сырья // Известия высших учебных заведений «Лесной журнал». 2004. № 4. С. 112–121.
- Государственный доклад «О состоянии окружающей среды Республики Коми в 2016 году» / Министерство промышленности, природных ресурсов, энергетики и транспорта Республики Коми; ГБУ РК «ТФИ РК». Сыктывкар, 2017. 179 с.
- Добролюбская Т. С. Люминесцентный метод. // Аналитическая химия урана. М.: Наука, 1962. С. 143–165.
- Евсеева Т. И., Белых Е. С., Майстренко Т. А., Гераськин С. А., Таскаев А. И., Вахрушева О. М. Латеральное распределение радионуклидов уранового и ториевого рядов в антропогенно-измененных почвах на территории складирования отходов радиевого производства // Радиационная биология. Радиоз экология. 2012. Т. 52, № 1. С. 103–112.
- Ермаков В. В., Петрунина Н. С., Тютиков С. Ф., Данилова В. Н., Хушвахтова С. Д., Дегтярев А. П., Кречетова Е. В. Концентрирование металлов растениями рода *Salix* и их значение при выявлении кадмиевых аномалий // Геохимия. 2015. № 11. С. 978–990. DOI: 10.7868/S0016752515110023
- Носкова Л. М., Шуктомова И. И. Сравнительная оценка поглощения ^{238}U и ^{226}Ra травянистой и древесной растительностью в условиях техногенного загрязнения // Радиационная биология. Радиоз экология. 2010. Т. 50, № 6. С. 642–648.
- Пристова Т. А., Хабибуллина Ф. М., Виноградова Ю. А. Роль микромицетов в формировании лесной подстилки лиственных насаждений средней тайги // Лесоведение. 2012. № 4. С. 47–55.
- Пучкова Е. В., Еремин В. В., Богданова О. Г., Гимельбрант Д. Е., Степанчикова И. С. Распределение полония-210 в талломах лишайников // Радиохимия. 2017. Т. 59, № 2. С. 189–192.
- Рачкова Н. Г., Шапошникова Л. М. Формы нахождения радия-226 в компонентах наземных и водных северотаежных экосистем в районе расположения бывшего радиевого промысла // Геохи-

- мия. 2020. Т. 65, № 6. С. 599–608. DOI: 10.31857/S0016752520050106
- Рачкова Н. Г., Шуктомова И. И. Изменение подвижности соединений урана, радия и тория в пахотном слое подзолистого почвенного горизонта // Почвоведение. 2009. № 2. С. 211–217.
- Родин Л. Е., Базилевич Н. И. Динамика органического вещества и биологический круговорот зольных элементов и азота в основных типах растительности земного шара. М.; Л.: Наука, 1965. 256 с.
- Старик И. Е. Основы радиохимии. Л.: Наука, 1969. 247 с.
- Титаева Н. А., Таскаев А. И. Миграция тяжелых естественных радионуклидов в условиях гумидной зоны / Отв. ред. В. И. Павлюченко. Л.: Наука, 1983. 232 с.
- Шапошникова Л. М. Основные факторы, влияющие на поглощение урана, радия и тория растениями // Вестник ИБ Коми НЦ УрО РАН. 2017. № 3. С. 49–57.
- Alekseeva A. A., Fazullin D. D., Kharlyamov D. A., Mavrin G. V., Stepanova S. V., Shaikhiev I. G., Shaimardanova A. S. The use of leaves of different tree species as a sorption material for extraction of heavy metal ions from aqueous media // International Journal of Pharmacy and Technology. 2016. Vol. 8, № 2. P. 14375–14391.
- Bolsunovsky A., Zotina T., Bondareva L. Accumulation and release of Am by a macrophyte of the Yenisei River (*Elodea canadensis*) // Journal of the Environmental Radioactivity. 2005. Vol. 81. P. 33–46. DOI: 10.1016/j.jenvrad.2004.10.012
- Lang S. I., Cornelissen J. H. C., Klahn T., van Logtestijn R. S. P., Broekman R., Schweikert W., Aerts R. An experimental comparison of chemical traits and litter decomposition rates in a diverse range of subarctic bryophyte, lichen and vascular plant species // Journal of Ecology. 2009. Vol. 97. P. 886–900. DOI: 10.1111/j.1365-2745.2009.01538.x
- Onianwa P. C., Ajayi S. O., Osibanjo O., Egunyomi A. Sorption and retention of Pb, Cu and Cd ions in three species of mosses used for air pollution studies in Nigeria // Environmental Pollution (Series B). 1986. Vol. 11. P. 231–238.
- Persson B. R. R., Holm E. Polonium-210 and lead-210 in the terrestrial environment: a historical review // Journal of Environment Radioactivity. 2011. Vol. 102. P. 420–429. DOI: 10.1016/j.jenvrad.2011.01.005
- Scheid S., Günthardt-Goerg M. S., Schulin R., Nowack B. Accumulation and solubility of metals during leaf litter decomposition in non-polluted and polluted soil // European Journal of Soil Science. 2009. Vol. 60. P. 613–621. DOI: 10.1111/j.1365-2389.2009.01153.x
- Soudek P., Petrová S., Benešová D., Tykva R., Vankova R., Vanek T. Comparison of ²²⁶Ra nuclide from soil by three woody species *Betula pendula*, *Sambucus nigra* and *Alnus glutinosa* during the vegetation period // Journal of Environmental Radioactivity. 2007. Vol. 97. P. 76–82. DOI: 10.1016/j.jenvrad.2007.03.008
- Taskaev A. I., Landa E. R., Guryev D. V., Golovko-Butler N., Kraemer T. F. Vodnyi: a long-term, low-level radiation exposure field site in Russia // Japanese Journal of Health Physics. 2003. Vol. 38. P. 332–343. DOI: 10.5453/jhps.38.332
- Xie Ya., Cao Ya., Xie Yo. Global-scale latitudinal patterns of twelve mineral elements in leaf litter // Catena. 2022. Vol. 208. P. 105743. DOI: 10.1016/j.catena.2021.105743
- Yue K., Yang W., Tan B., Peng Ya., Huang C., Hu Z., Ni X., Yang Yu., Zhou W., Zhang L., Wu F. Immobilization of heavy metals during aquatic and terrestrial litter decomposition in an alpine forest // Chemosphere. 2019. Vol. 216. P. 419–427. DOI: 10.1016/j.chemosphere.2018.10.169

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке госбюджетной темы отдела Радиозкологии Института биологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН: «Действие ионизирующего излучения и факторов нерадиационной природы на биологические объекты и биогенная миграция тяжелых естественных радионуклидов» № 1021051101422-0-1.6.23 при частичной поддержке проекта РФФИ и Правительства Республики Коми № 20-45-110009 p_a.

SPECIATION OF URANIUM-SERIES RADIONUCLIDES IN THE LEAF LITTER OF WILLOW FAMILY TREES

SHAPOSHNIKOVA Lyubov Mikhailovna *PhD, Institute of Biology of Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences (IB FRC Komi SC UB RAS), lmn06@mail.ru*

RACHKOVA Natalya Gelievna *PhD, Institute of Biology of Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences (IB FRC Komi SC UB RAS), rachkova@ib.komisc.ru*

GLYAD Valentina Makarovna *Institute of Biology of Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences (IB FRC Komi SC UB RAS), glyad@ib.komisc.ru*

MUZAKKA Tatyana Nikolaevna *Institute of Biology of Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences (IB FRC Komi SC UB RAS), muzakka@ib.komisc.ru*

TARANKOVA Elena Viktorovna *Institute of Biology of Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences (IB FRC Komi SC UB RAS), tarankova@ib.komisc.ru*

Keywords:

uranium
226Ra
210Pb
leaching
leaf litter
willow
aspen

Summary: In order to predict the barrier functions of the components of natural ecosystems in the migration of radionuclides, we studied the forms of U, 226Ra and 210Pb in fresh willow and aspen leaf litter collected in the taiga territory polluted by radium mining. In the course of the experiment, these radionuclides were sequentially extracted from fallen foliage with distilled water (water-soluble forms), 1M ammonium acetate (exchange forms), and 0.1M sulfuric acid solution (acid-soluble forms). Studied radionuclides differed in the degree of extraction from leaf biomass. After all the stages of extraction, 64–84 % of 226Ra and 85–88 % of 210Pb of their initial gross content were preserved in the litter. Among the mobile forms of radionuclides, exchange form (12–20 %) was the most characteristic for radium, and acid-soluble one (8–9 %) for lead. The amount of uranium extracted from biomass was higher in comparison with this. After all the extraction stages, the proportion of non-extractable uranium was 6–14 % and 20–23 % in the cases of willow and aspen, respectively. The results of the experiment indicate that in case of radioactive contamination of the taiga zone, the leaf litter of the studied representatives of the willow family is a good temporary depository of 226Ra and 210Pb. At the same time, uranium is expected to return quickly from the biomass of willow and aspen litter biomass to the abiotic components of the environment. Taking into account the degree of accumulation of the studied radionuclides in the green mass of woody plants, their widespread prevalence in the taiga, as well as the possibility of wind scattering of leaf litter, the obtained results complement the data necessary to predict the migration and concentration of natural uranium-series radionuclides in polluted taiga ecosystems.

Received on: 24 August 2021

Published on: 28 March 2022

References

- Adamova L. I., Taskaev A. I. Quantification of 210Po and 210Pb in soil and vegetation samples, Migratsiya i biologicheskoe deystvie estestvennykh radionuklidov v usloviyah severnykh biogeotsenozov. Syktyvkar, 1980. P. 64–71.
- Alekseeva A. A., Fazullin D. D., Kharlyamov D. A., Mavrin G. V., Stepanova S. V., Shaikhiev I. G., Shaimardanova A. S. The use of leaves of different tree species as a sorption material for extraction of heavy metal

- ions from aqueous media, *International journal of Pharmacy and Technology*. 2016. Vol. 8, No. 2. P. 14375–14391.
- Beznosikov V. A. Lodygin E. D. Shuktomova I. I. Artificial and natural radionuclides in soils of the Southern and Middle Taiga subzones of the Komi Republic, *Pochvovedenie*. 2017. No. 7. P. 824–829. DOI: 10.7868/S0032180X17050033
- Boev V. A. Baranovskaya N. V. Boev V. V. Mercury in leaf litter of subtaiga forests on the natural territory, *Izvestiya Tomskogo politehnicheskogo universiteta. Inzhiniring georesursov*. 2018. T. 329, No. 8. P. 124–131.
- Bolsunovsky A., Zotina T., Bondareva L. Accumulation and release of Am by a macrophyte of the Yenisei River (*Elodea canadensis*), *Journal of the Environmental Radioactivity*. 2005. Vol. 81. P. 33–46. DOI: 10.1016/j.jenvrad.2004.10.012
- Bondareva L. G. Subbotin M. A. Interaction of Tritium with *Elodea canadensis* and *Lemna minor*, *Radiacionnaya biologiya. Radioekologiya*. 2016. T. 56, No. 4. P. 440–446. DOI: 10.7868/S0869803116040032
- Brovarova O. V. Kocheva L. S. Karmanov A. P. Shuktomova I. I. Rachkova N. G. Investigation of physicochemical properties of sorbents based on vegetable raw material, *Izvestiya vysshih uchebnyh zavedeniy «Lesnoy zhurnal»*. 2004. No. 4. P. 112–121.
- Dobrolyubskaya T. S. Luminescent method., *Analiticheskaya himiya urana*. M.: Nauka, 1962. P. 143–165.
- Ermakov V. V. Petrunina N. S. Tyutikov S. F. Danilova V. N. Hushvahtova S. D. Degtyarev A. P. Krechetova E. V. Concentration of metals by plants of the genus *Salix* and their importance for identification of Cd anomalies, *Geohimiya*. 2015. No. 11. P. 978–990. DOI: 10.7868/S0016752515110023
- Evseeva T. I. Belyh E. S. Maystrenko T. A. Geras'kin S. A. Taskaev A. I. Vahrusheva O. M. Regularities of lateral distribution of uranium and thorium decay series radionuclides in the anthropogenically changed soils from the area of radium production waste storage, *Radiacionnaya biologiya. Radioekologiya*. 2012. T. 52, No. 1. P. 103–112.
- Lang S. I., Cornelissen J. H. C., Klahn T., van Logtestijn R. S. P., Broekman R., Schweikert W., Aerts R. An experimental comparison of chemical traits and litter decomposition rates in a diverse range of subarctic bryophyte, lichen and vascular plant species, *Journal of Ecology*. 2009. Vol. 97. P. 886–900. DOI: 10.1111/j.1365-2745.2009.01538.x
- Noskova L. M. Shuktomova I. I. Comparative evaluation of ²³⁸U and ²²⁶Ra absorption by herbaceous and woody species under man-made pollution, *Radiacionnaya biologiya. Radioekologiya*. 2010. T. 50, No. 6. P. 642–648.
- Onianwa P. C., Ajayi S. O., Osibanjo O., Egunyomi A. Sorption and retention of Pb, Cu and Cd ions in three species of mosses used for air pollution studies in Nigeria, *Environmental Pollution (Series B)*. 1986. Vol. 11. P. 231–238.
- Persson B. R. R., Holm E. Polonium-210 and lead-210 in the terrestrial environment: a historical review, *Journal of Environment Radioactivity*. 2011. Vol. 102. P. 420–429. DOI: 10.1016/j.jenvrad.2011.01.005
- Pristova T. A. Habibullina F. M. Vinogradova Yu. A. The role of micromycetes in forest litter formation in deciduous stands of the Middle Taiga, *Lesovedenie*. 2012. No. 4. P. 47–55.
- Puchkova E. V. Eremin V. V. Bogdanova O. G. Gimel'brant D. E. Ctepanchikova I. S. Distribution of ²¹⁰Po in lichen thalli, *Radiohimiya*. 2017. T. 59, No. 2. P. 189–192.
- Rachkova N. G. Shaposhnikova L. M. Speciation of radium-226 in the components of terrestrial and aqueous Northern Taiga ecosystems in a former radium production site, *Geohimiya*. 2020. T. 65, No. 6. P. 599–608. DOI: 10.31857/S0016752520050106
- Rachkova N. G. Shuktomova I. I. Changes in the mobility of uranium, radium, and thorium in the plow layer of podzolic soil, *Pochvovedenie*. 2009. No. 2. P. 211–217.
- Rodin L. E. Bazilevich N. I. Dynamics of organic matter and biological circulation of ash elements and nitrogen in the main types of vegetation of the globe. M.; L.: Nauka, 1965. 256 p.
- Scheid S., Günthardt-Goerg M. S., Schulín R., Nowack B. Accumulation and solubility of metals during leaf litter decomposition in non-polluted and polluted soil, *European Journal of Soil Science*. 2009. Vol. 60. P. 613–621. DOI: 10.1111/j.1365-2389.2009.01153.x
- Shaposhnikova L. M. Main factors affecting accumulation of uranium, radium and thorium by plants, *Vestnik IB Komi NC UrO RAN*. 2017. No. 3. P. 49–57.
- Soudek P., Petrová S., Benešová D., Tykva R., Vankova R., Vanek T. Comparison of ²²⁶Ra nuclide from soil by three woody species *Betula pendula*, *Sambucus nigra* and *Alnus glutinosa* during the vegetation period, *Journal of Environmental Radioactivity*. 2007. Vol. 97. P. 76–82. DOI: 10.1016/j.jenvrad.2007.03.008
- Starik I. E. *Fundamentals of Radiochemistry*. L.: Nauka, 1969. 247 p.
- State report «On the state of the environment of the Komi Republic in 2016», *Ministerstvo promyshlennosti, prirodnih resursov, energetiki i transporta Respubliki Komi; GBU RK «TFI RK»*. Syktyvkar, 2017. 179 p.

- Taskaev A. I., Landa E. R., Guryev D. V., Golovko-Butler N., Kraemer T. F. Vodnyi: a long-term, low-level radiation exposure field site in Russia, *Japanese Journal of Health Physics*. 2003. Vol. 38. P. 332–343. DOI: 10.5453/jhps.38.332
- Titaeva N. A. Taskaev A. I. Migration of heavy natural radionuclides in a humid zone, *Otv. red. V. I. Pavlockaya. L.: Nauka*, 1983. 232 p.
- Xie Ya., Cao Ya., Xie Yo. Global-scale latitudinal patterns of twelve mineral elements in leaf litter, *Catena*. 2022. Vol. 208. P. 105743. DOI: 10.1016/j.catena.2021.105743
- Yue K., Yang W., Tan B., Peng Ya., Huang C., Hu Z., Ni X., Yang Yu., Zhou W., Zhang L., Wu F. Immobilization of heavy metals during aquatic and terrestrial litter decomposition in an alpine forest, *Chemosphere*. 2019. Vol. 216. P. 419–427. DOI: 10.1016/j.chemosphere.2018.10.169



МОДЕЛИРОВАНИЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

КУРХИНЕН
Юрий Павлович

PhD, University of Helsinki, kurhinenj@gmail.com

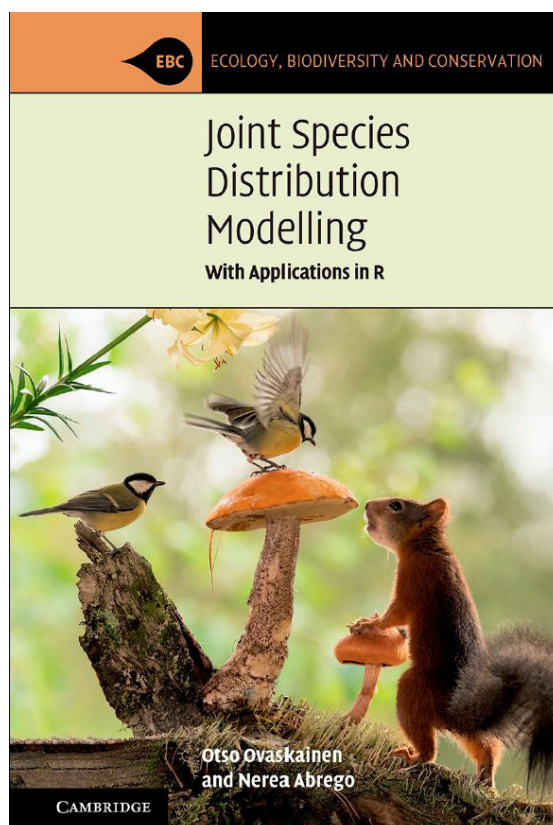
Получена: 06 февраля 2022 года

Подписана к печати: 02 марта 2022 года

Хочется порекомендовать новую книгу о пространственном моделировании (Ovaskainen, Abrego, 2020).

Совместное моделирование распределения видов (JSDM) – это быстро развивающаяся область, которая обещает произвести революцию в том, как анализируются и интерпретируются данные об экологических сообществах. Эта книга, написанная как для читателей с ограниченным статистическим образованием, так и для тех, кто знаком со статистикой, представляет собой исчерпывающий обзор JSDM. Он позволяет читателям интегрировать данные о численности видов, ковариатах окружающей среды, признаках видов, филогенетических отношениях в про-

странственно-временном контексте, в котором были получены данные. Предоставлено пошаговое описание всех технических деталей статистических методов, а также советы по интерпретации результатов статистического анализа в более широком контексте современной теории экологии сообществ. Обладая преимуществами многочисленных примеров R-скриптов, это идеальное руководство, которое поможет аспирантам и исследователям научиться проводить и интерпретировать статистический анализ на практике с помощью R-пакета Hmsc, позволяя применять методы совместного моделирования к их собственным данным.



Библиография

Ovaskainen O., Abrego N. [Joint Species Distribution Modelling](#). Cambridge: Cambridge University Press, 2020. 380 p.

JOINT SPECIES DISTRIBUTION MODELLING

KURHINEN
Juri Pavlovich

PhD, University of Helsinki, kurhinenj@gmail.com

Received on: 06 February 2022

Published on: 02 March 2022

References

Ovaskainen O., Abrego N. [Joint Species Distribution Modelling](#). Cambridge: Cambridge University Press, 2020. 380 p.