



Издатель

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

Научный электронный журнал

ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИИ

<http://ecopri.ru>

№ 4 (46). Декабрь, 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>



<http://ecopri.ru><http://petsu.ru>

Содержание № 4. 2022

От редакции

Наши итоги года 3

Оригинальные исследования

Афони́на Е. Ю.,
Ташлы́кова Н. А. *Характеристика гидробиоценозов водных объектов в бассейне реки Амазар* 4 – 24

Баженова О. П.,
Костерова В. В.,
Лаптев Н. И. *К вопросу об использовании методики ООН для оценки лесных ресурсов как активной части природного капитала Омской области в контексте устойчивого развития* 25 – 33

Ганюшина Н. Д.,
Коросов А. В.,
Литвинов Н. А.,
Четанов Н. А. *Сравнение параметров терморегуляции обыкновенного ужа и обыкновенной гадюки* 34 – 43

Ивантер Э. В. *К популяционной экологии средней бурозубки (*Sorex saecutiens* Laxm.) в европейской части ареала. Сообщение III. Размножение, демографическая структура популяции, линька, динамика численности* 44 – 62

Раскоша О. В.,
Карманов А. П.,
Кочева Л. С. *Особенности радиационно-химического воздействия на щитовидную железу мелких млекопитающих* 63 – 75

Романова Е. Б.,
Столярова И. А.,
Бакиев А. Г.,
Горелов Р. А. *Популяционно-экологические аспекты адаптивных реакций системы крови *Emys orbicularis* (Reptilia: Emydidae) при инвазии* 76 – 91

Тласс М. М.,
Алхендави З. .,
Вершинин В. Л. *Реакции организма озерной лягушки (*Pelophylax* cf. *Bedriagae*) на химический состав водной среды обитания в Екатеринбурге* 92 – 97

Методы экологических исследований

Черлин В. А.,
Окштейн И. Л.,
Алиева С. З.,
Магомедова А. М. *Оценка численности ушастых круглоголовок (*Phrynoscephalus mystaceus*) и разноцветных ящурок (*Eremias arguta*) на Сарыкумских барханах и в их окрестностях (Республика Дагестан, Российская Федерация)* 98 – 114

Синописис

Розенберг Г. С. *Календарь экологии* 115 – 116



Выпуск № 4

От редакции

Наши итоги года

Уважаемые читатели, авторы и рецензенты!

Нервный 2022 год позади.

Мы по-прежнему в Перечне ВАК (К2), по-прежнему много работаем с молодыми авторами. В этом нам большую помощь оказывают специалисты из многих городов Союзного государства, в их числе: Архангельск, Барнаул, Борок, Быково, Волгоград, Вологда, Екатеринбург, Иркутск, Казань, «Кивач», Минск, Москва, Мурманск, Нальчик, Нижний Новгород, Новосибирск, Пермь, Петрозаводск, Петропавловск-Камчатский, Ростов-на-Дону, Самара, Санкт-Петербург, Саратов, Сочи, Тамбов, Тольятти, Томск.

Мы искренне признательны за большую помощь нашим рецензентам: Атаманова О.В., Бакиев А.Г., Березина Н.А., Бояринова Ю.Г., Бровко О.С., Бугмырин С.В., Бураева Е.А., Винарский М.В., Воробьева И.Г., Голубев В. Е., Гранович А. И., Демидович А.П., Деревенская О.Ю., Дробенков С.М., Ермолаева Н.И., Зарубина Е.Ю., Зачиняев Я.В., Иванова Н.С., Ильина Т.А., Интересова Е.А., Косменко Л.С., Куранова В.Н., Лада Г.А., Лепская Е.В., **Лотиев К.Ю.**, Любин П.А., Марковский А.В., Медведева М.В., Минеева О.В., Могилевская И.В., Морозов А.А., Новиков С.Г., Пестов М.В., Полевой А.В., Придача В.Б., Родионов А.В., Селиверстова Т.В., Синкевич О.В., Соловьева В.В., Сони́на А.В., Сярки М.Т., Тамахина А.Я., Тишин Д.В., Фадеева М.А., Филоненко И.В., Халиков С.С., Четанов Н.А., Шаров А.Н., Яковлева М.В. и традиционно премируем одну из лучших рецензий (автор выделен).

С Новым годом! Пусть он будет лучше прошедшего (а иначе зачем и поздравлять)...

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



УДК 591.524.12

ХАРАКТЕРИСТИКА ГИДРОБИОЦЕНОЗОВ ВОДНЫХ ОБЪЕКТОВ В БАССЕЙНЕ РЕКИ АМАЗАР

АФОНИНА
Екатерина Юрьевна

к. б. н., *Институт природных ресурсов, экологии и криологии СО РАН, kataf@mail.ru*

ТАШЛЫКОВА
Наталья Александровна

к. б. н., *Институт природных ресурсов, экологии и криологии СО РАН, NatTash2005@yandex.ru*

Ключевые слова:
водоросли
коловратки
ракообразные
видовой состав
численность
биомасса
бассейн р. Амазар

Аннотация: Приведены результаты гидробиологических исследований в бассейне р. Амазар (естественные участки – среднее и нижнее течение р. Амазар, притоки Крестовая и Большая Чичатка и искусственно созданные – водохранилище целлюлозно-промышленного комбината, рыбопропускное сооружение), проведенных в мае, августе, октябре 2018 г., в мае, октябре 2019 г. и июле 2021 г. Всего выявлено 85 таксонов водорослей из 6 отделов (Cyanobacteria – 6 таксонов рангом ниже рода, Bacillariophyta – 45, Chrysophyta – 8, Dinophyta – 1, Charophyta – 8, Chlorophyta – 15 и Euglenophyta – 2) и 68 видов и вариететов беспозвоночных (Rotifera – 38 вида и подвида, Cladocera – 20 видов и Сорерода – 10). Низкое развитие альгофлоры и мейофауны водотоков с полугорным и горным характером течения обусловили и бедность планктонных сообществ в водохранилище в первый год его образования.

© Петрозаводский государственный университет

Рецензент: О. Ю. Деревенская

Рецензент: Н. М. Калинкина

Получена: 25 марта 2022 года

Подписана к печати: 27 декабря 2022 года

Введение

Река представляет собой важнейший узел связей природных процессов, одно из самых главных звеньев в круговороте веществ на Земле, своеобразное зеркало окружающей географической среды, включая изменения, произведенные в ней человеческой деятельностью. Населенные пункты, промышленность и наиболее интенсивное сельское хозяйство размещаются вблизи рек. Это связано с тем, что речная долина обладает самым большим из природных ландшафтов разнообразием природных условий, а также с тем, что в большинстве случаев она образует более благоприятную естественную базу для производства, чем прилегающие водоразделы (Саушкин, 1980). На территории Забайкальского края речная сеть представлена более чем 40000 водотоков, около 98 % которых имеют длину менее 25 км. Большинство рек в той или иной степени используется в хозяйственной

деятельности человека: добыча полезных ископаемых (Бальджа, Кыра, Могоча, Желтуга, Унда и др.), нужды гидроэнергетики (Онон и Ингода), естественный водный (Шилка) и санный (в зимнее время) путь, промышленное и бытовое водоснабжение, строительство гидротехнических сооружений (Онон, Аргунь), рыбное хозяйство (Чита) и пр.

Использование территории р. Амазар – одной из крупных водных артерии Забайкальского края – в хозяйственной деятельности человека началось в середине XIX в. с добычи россыпных месторождений золота. В последнее десятилетие интерес к данному водотоку увеличился, что обусловлено строительством гидроузла водоснабжения целлюлозного завода (ООО Целлюлозно-промышленный комбинат (ЦПК) «Полярная») в Могочинском районе Забайкальского края. В соответствии с бизнес-планом ООО ЦПК «Полярная» строительство лесопромышленно-

го комплекса в пгт Амазар планируется на двух площадках. Первая площадка – строительство целлюлозного завода по производству небеленой сульфатной целлюлозы; вторая – строительство лесопильного завода по производству пиломатериалов, отходы от которого будут применяться для производства целлюлозы. Для бесперебойной работы в зимний период Амазарского целлюлозного завода было создано водохранилище путем перегораживания плотиной р. Амазар, в 8 км от пгт Амазар. Строительство плотины завершено в 2017 г.

Биота р. Амазар практически не изучена. Имеются лишь краткие сведения о фауне рыб (Замана, Михеев, 2005) и беспозвоночных (Матафонов, 2005; Казыкина, 2011; Зыкова, 2011; Афони́на, Зыкова, 2019). Целью гидробиологических исследований, проведенных в 2018, 2019 и 2021 гг., являлось изучение разнообразия и

структуры планктонных организмов – водорослей и беспозвоночных в бассейне р. Амазар (естественные участки – р. Амазар, притоки Крестовая и Большая Чичатка и искусственно созданные гидротехнические сооружения – водохранилище и рыбоход).

Материалы

Изучение биоты в бассейне р. Амазар проводилось в мае, августе, октябре 2018 г., мае, октябре 2019 г. и июле 2021 г. Обследовались р. Амазар (средний и нижний участки), притоки Крестовая и Большая Чичатка, а также искусственно созданные гидротехнические сооружения (водохранилище, рыбоход) (рис. 1). Основные характеристики абиотических параметров водных объектов бассейна р. Амазар, полученные при проведении исследований в 2018, 2019 и 2021 гг., приведены в табл. 1.

Таблица 1. Некоторые физико-химические параметры воды водных объектов бассейна р. Амазар

Водный объект	Показатель	Глубина отбора	Температура*	Прозрачность	Мутность	Минерализация	pH	Окислительно-восстановительный потенциал	Электропроводность
Река Амазар	min-max	0.3–0.5	1.4–21.8	0.3–0.5	15–51.4	33–50.9	6.77–7.5	67–202	52–73
	mean ± std.d.	0.44 ± 0.09	9.10 ± 8.88	0.44 ± 0.09	26.15 ± 24.57	44.7 ± 6.91	7.23 ± 0.33	108.88 ± 60.5	60.33 ± 7.89
Водохранилище ЦПК «Поллярная»	min-max	2.1–9.8	0.9–21.3	1–2.9	15–52.87	26.3–44.7	6.55–7.44	46–195.7	41.44–45.3
	mean ± std.d.	7.14 ± 3.51	8.54 ± 8.33	1.8 ± 0.74	28.77 ± 25.49	32.06 ± 7.73	7.14 ± 0.39	102.4 ± 70.69	42.26 ± 1.78
Рыбопропускное сооружение	min-max	0.2–0.5	1.8–21.4	0.2–0.5	35.2–50.5	29–44	6.28–7.71	66–221.1	46–55
	mean ± std.d.	0.32 ± 0.11	8.98 ± 8.36	0.32 ± 0.11	46.33 ± 6.43	37 ± 5.61	7.02 ± 0.56	135.14 ± 67.84	49.33 ± 3.49
Река Крестовая	min-max	0.30–3.50	1.3–20.8	0.30–3.50	17–69.6	13–50.5	5.75–7.65	47.1–182.1	20–39
	mean ± std.d.	1 ± 1.4	6.96 ± 7.91	1 ± 1.4	37.23 ± 21.97	30.38 ± 13.63	7.02 ± 0.77	101.28 ± 67.55	28 ± 6.96
Река Большая Чичатка	min-max	0.3–0.5	2.0–16.3	0.30–0.50	0.5–45.1	26–35	6–8.26	48–218.4	41–50
	mean ± std.d.	0.46 ± 0.09	7.06 ± 6.52	0.46 ± 0.09	30.3 ± 17.56	30 ± 3.67	7.08 ± 0.85	133.28 ± 80.44	45.5 ± 3.18

Примечание. * – температура поверхностных вод; глубина и прозрачность измерялась в м; температура – в °С; мутность – в NTU; минерализация – в мг/л; окислительно-восстановительный потенциал – в мВ; электропроводность – в мкСм/см; min-max – минимальное – максимальное значение; mean ± std.d. – среднее значение ± стандартное отклонение.

Река Амазар – левый приток р. Амур – образуется слиянием Большого и Малого Амазара, берущих начало на юго-восточных отрогах Олёкминского Становика на высоте 634 м над уровнем моря. Общая протяженность составляет 290 км, площадь водосбора – 11100 км². На верхнем и среднем участках реки находятся дражные полигоны для

добычи россыпных полезных ископаемых, вследствие чего русло и пойма утратили свой естественный вид. По характеру течения р. Амазар относится к полугорному типу, на отдельных участках с большими уклонами носит характер горного русла. Скорость течения изменяется от 0.8 до 1.2 м/с, в паводки – от 1.3 до 2.7 м/с. Мутность воды 50–150 г/м³,

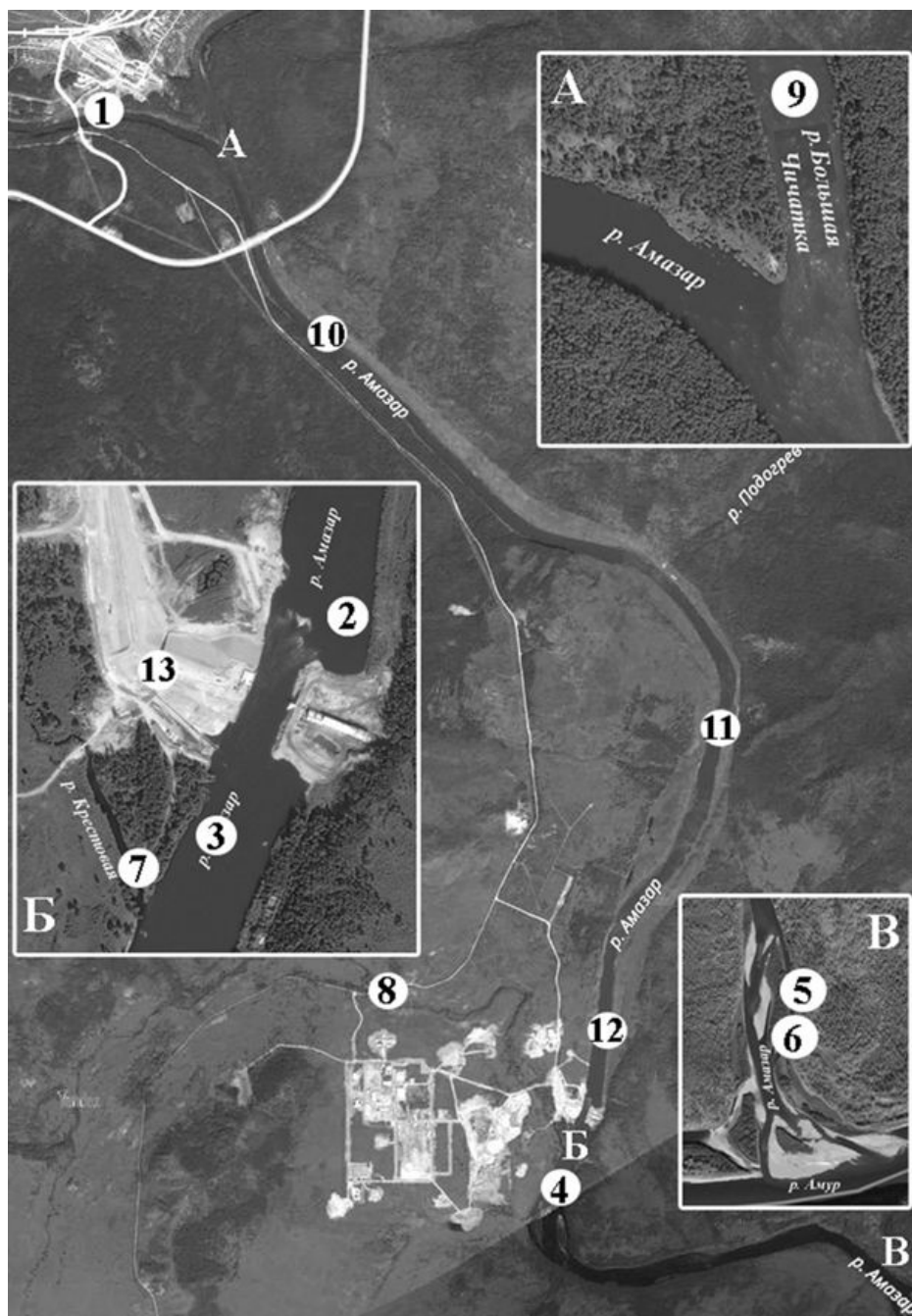


Рис. 1. Карта-схема мест отбора гидробиологических проб в бассейне р. Амазар в 2018, 2019 гг. Номера станций: 1 – р. Амазар, пгт Амазар (N 53.848630° E 120.864033°); 2 – р. Амазар, выше плотины (N 53.467120° E 120.554360°); 3 – р. Амазар, ниже плотины (N 53.774483° E 120.922900°); 4 – р. Амазар, ниже впадения р. Крестовая (N 53.772673° E 120.921453°); 5 – р. Амазар, старица; 6 – р. Амазар, устье (N 53.463382° E 122.031382°); 7 – р. Крестовая, устье (N 53.774950° E 120.921683°); 8 – р. Крестовая, стройка (N 53.785884° E 120.898976°); 9 – р. Большая Чичатка (выше плотины водохранилища) (N 53.785884° E 120.898976°); 10 – водохранилище, верхний участок (N 53.865680° E 120.885639°); 11 – водохранилище, средний участок (N 53.802519° E 120.939566°); 12 – водохранилище, нижний участок (N 53.778883° E 120.92583°); 13 – рыбоход (N 53.777622° E 120.922089°)

Fig. 1. Schematic map of hydrobiological sampling sites in the Amazar River basin in 2018, 2019. Site numbers: 1 – Amazar River, Amazar Settlement (N 53.848630° E 120.864033°); 2 – Amazar River, above the dam (N 53.467120° E 120.554360°); 3 – Amazar river, below the dam (N 53.774483° E 120.922900°); 4 – Amazar River, below the confluence of the Krestovaya River (N 53.772673° E 120.921453°); 5 – Amazar River, eldress; 6 – Amazar River, mouth (N 53.463382° E 122.031382°); 7 – Krestovaya River, mouth (N 53.774950° E 120.921683°); 8 – Krestovaya River – construction (N 53.785884° E 120.898976°); 9 – Bolshaya Chichatka River (above the reservoir dam) (N 53.785884° E 120.898976°); 10 – reservoir, upper section (N 53.865680° E 120.885639°); 11 – reservoir, middle section (N 53.802519° E 120.939566°); 12 – reservoir, lower section (N 53.778883° E 120.92583°); 13 – fish passage (N 53.777622° E 120.922089°)

вблизи горных выработок и русловых карьеров она резко возрастает. Минерализация воды небольшая (40–50 мг/л). По химическому составу вода относится к гидрокарбонатному классу и кальциевой группе (Ресурсы..., 1966; Матафонов, 2005; География..., 2009).

Река Большая Чичатка (длина 46 км, площадь водосбора 2840 км² (Ресурсы..., 1966)) обследовалась в районе нижнего бьефа ранее построенного водохранилища, предназначенного для водоснабжения ст. Амазар. В настоящее время этого водохранилища не существует, мощный паводок весной 2018 г. разрушил и снес плотину.

В р. Крестовая, общей протяженностью 20 км, исследовался нижний участок. Здесь устье заболочено, течение замедленное, преобладали протяженные мелководные плесы, глубина не превышала 0.6 м. На водосборной площади реки ведется строительство основных объектов инфраструктуры ЦПК «Полярная». Ниже устья реки подготовлена площадка сброса сточных вод комбината.

Амазарское водохранилище расположено на правом берегу одноименной реки, в 8 км от пгт Амазар. Его протяженность составляет 7.5 км. Характерный уровень при НПУ – 429.60 м, площадь зеркала – 1.32 км², полный статический объем – 4.73 м³. Наполнение водохранилища происходит в период весеннего половодья (апрель – май). В летне-осенний период обеспечение водопотребления производится за счет транзитного стока. Прозрачность воды изменялась от 1.0 (в мае 2019 г.) до 2.8–2.9 м (в августе 2018 г.). В соответствии с классификацией (Авакян и др., 1987) созданное водохранилище по площади и объему относится к малым, по глубине – мелководным, по морфологии ложа – речным руслового типа, по форме – простым линейно-протяженным, по характеру регулирования стока – сезонного регулирования.

На правом берегу р. Амазар находится рыбопропускное сооружение в виде железобетонного лестничного рыбохода, предназначенное для пропуска на нерест ценных пород рыб из нижнего участка гидроузла в верхний. Общая протяженность тракта составляет 215 м и включает 35 камер.

Методы

В водотоках отбор фитопланктонных проб проводился путем зачерпывания воды из поверхностного слоя, в водохранилище – по-

слоино (поверхностный слой, глубина прозрачности и придонный горизонт) с помощью батометра Паталаса. Пробы зоопланктона в водохранилище отбирались сетью Джеди (средняя модель, диаметр ячеи 0.064 мм) тотально, в реках – процеживанием 70–120 л воды через гидробиологический сачок (диаметр ячеи 0.094). Обработку фиксированных 4 % раствором формалина планктонных проб выполняли в лабораторных условиях согласно стандартным гидробиологическим методам (Киселев, 1969; Садчиков, 2003). Биомасса фитопланктона определялась по объему отдельных клеток или колоний водорослей, при этом удельный вес принимался равным единице. Объемы водорослей приравнивали к объемам соответствующих геометрических фигур (Садчиков, 2003). Биомасса зоопланктона вычислялась по уравнениям связи длины тела и сырой массы (Ruttner-Kolisko, 1977; Балушкина, Винберг, 1979). Общий список водорослей приведен в соответствии с системой, установленной на крупнейшем мировом альгологическом сайте AlgaeBase (Guiry, Guiry, 2018), название видов и таксонов зоопланктона дано в соответствии с современной номенклатурой (WorMS, 2021). Идентификацию видов фитопланктона проводили по определителям и сводкам, указанным в работе (Ташлыкова, 2009), зоопланктона – по определителям (Кутикова, 1970; Смирнов, 1971; Определитель..., 1995). Индекс сходства рассчитывали на основе индекса Чекановского – Сьеренсена (Вайнштейн, 1976; Садчиков, 2003).

Синхронно с отбором планктонных проб с помощью многопараметрического портативного анализатора качества вод GPS-AQVAMETER (Aquaead, Великобритания) проводили измерения абиотических параметров среды (минерализация (TDS), активный водородный показатель (pH), температура воды (T), мутность (Tur), окислительно-восстановительный потенциал (ORP), электропроводность (EC)). В водных объектах реки Амазар глубину (H) измеряли с помощью лота, прозрачность воды (Tr) определяли стандартным диском Секки.

Полученные данные были подвергнуты статистической и математической обработке с использованием пакета программ Microsoft Excel 2010 и надстройки для программы Microsoft Excel XLSTAT (Addinsoft, США). Для изучения взаимосвязей структурных характеристик планктона и абиотических факторов среды применяли метод главных компонент (Principal Component Analysis,

РСА). В качестве переменных моделей взяты по 32 параметра: 8 абиотических (глубина, прозрачность, температура воды, pH, минерализация, мутность, окислительно-восстановительный потенциал, электропроводность) и 24 биотических (число видов фито- (n_{ph}) и зоопланктона (n_z), общая численность и общая биомасса фито- (N_{ph} , B_{ph}) и зоопланктона (N_z , B_z), численность и биомасса основных таксономических групп водорослей (Cyanobacteria (N_{cya} , B_{cya}), Chrysophyta (N_{chr} , B_{chr}), Bacillariophyta (N_{bac} , B_{bac}), Chlorophyta (N_{chl} , B_{chl}), Charophyta (N_{cha} , B_{cha}), Euglenophyta (N_{eug} , B_{eug})) и беспозвоночных (Rotifera (N_{rot} , B_{rot}), Cladocera (N_{clad} , B_{clad}), Copepoda (N_{cop} , B_{cop})). Нормализацию исходных данных проводили путем приведения к стандартной

шкале с нулевыми средними значениями и единичными среднеквадратичными отклонениями (Шипунов и др., 2014). Абсолютное значение нагрузки выше 0.80 принимали за существенную связь.

Результаты

Таксономический состав. В фитопланктоне обследованных водотоков и водоемов обнаружено 85 таксонов водорослей рангом ниже рода, относящихся к 6 отделам (Cyanobacteria – 6 таксонов, Bacillariophyta – 45, Chrysophyta – 8, Dinophyta – 1, Charophyta – 8, Chlorophyta – 15 и Euglenophyta – 2). Число обнаруженных таксонов водорослей изменялось от 29 (р. Большая Чичатка) и до 64 (р. Амазар) (табл. 2).

Таблица 2. Таксономический состав водорослей и беспозвоночных бассейна р. Амазар

Таксон	Река Амазар	Водохранилище	Река Крестовая	Рыбоход	Река Большая Чичатка
Водоросли					
Cyanobacteria					
<i>Oscillatoria planctonica</i> Woloszynska 1912	+	+	–	–	+
<i>O. geminata</i> Schwabe ex Gomont 1892	+	+	+	–	–
<i>O. ornata</i> Kützing ex Gomont 1892	–	+	–	–	–
<i>O. sp.</i>	+	+	+	+	+
<i>Arthrospira fusiformis</i> (Voronikhin) Komárek & J. W. G. Lund 1990	–	+	–	–	+
<i>A. verrucosa</i> J. B. Petersen 1923	–	–	–	+	–
Bacillariophyta					
<i>Cyclotella sp.</i>	+	+	+	+	–
<i>Aulacoseira islandica</i> (Otto Müller) Simonsen 1979	–	–	+	–	–
<i>A. sp.</i>	+	–	–	–	–
<i>Melosira varians</i> C. Agardh 1827	+	+	–	–	–
<i>Fragilaria crotonensis</i> Kitton 1869	+	–	+	+	–
<i>F. radians</i> (Kützing) D. M. Williams & Round 1987	+	+	+	+	+
<i>F. virescens</i> (Ralfs) D. M. Williams & Round 1988	+	+	+	+	+
<i>Diatoma vulgare</i> Bory 1824	+	+	–	–	+
<i>D. vulgare</i> var. <i>producta</i> Grunow 1862	+	+	+	+	–
<i>D. vulgare</i> f. <i>capitata</i> Cleve-Euler, 1953	+	+	–	–	–

Таблица 2. Продолжение

Таксон	Река Амазар	Водохранилище	Река Крестовая	Рыбоход	Река Большая Чичатка
<i>D. vulgaris</i> var. <i>constrictum</i> Grunov	–	+	–	–	+
<i>D. vulgaris</i> var. <i>ehrenbergii</i> (Kützing) Grunow	+	+	–	+	–
<i>Synedra</i> sp.	+	+	+	–	–
<i>Ulnaria ulna</i> (Nitzsch) Compère in Jahn et al. 2001	+	+	+	+	+
<i>Hannaea arcus</i> (Ehrenberg) R. M. Patrick in R. M. Patrick & C. W. Reimer 1966	+	+	+	+	+
<i>Cocconeis placentula</i> Ehrenberg 1838	+	+	+	+	–
<i>Achnanthes lanceolata</i> (Brébisson ex Kützing) Grunow in Van Heurck 1880	+	+	+	+	+
<i>Nitzschia graciliformis</i> Lange-Bertalot & Simonsen 1978	+	+	+	+	–
<i>N. sigma</i> (Kützing) W. Smith 1853	+	–	–	–	–
<i>N. sigmaidea</i> (Nitzsch) W. Smith 1853	+	+	–	+	–
<i>N.</i> sp.	+	+	+	+	+
<i>Tabularia fasciculata</i> (C. Agardh) D. M. Williams & Round 1986	+	+	+	+	+
<i>Meridion circulare</i> (Greville) C. Agardh 1831	+	+	+	+	+
<i>Tabellaria flocculosa</i> (Roth) Kützing 1844	+	+	+	+	–
<i>T. fenestrata</i> (Lyngbye) Kützing 1844	+	+	+	+	+
<i>Cymbella</i> . sp.	+	+	+	+	+
<i>C.</i> sp. ²	+	+	–	+	+
<i>Didymosphenia geminata</i> (Lyngbye) Mart. Schmidt in A.Schmidt 1899	+	+	–	–	–
<i>Gomphonema olivaceum</i> (Hornemann) Brébisson 1838	+	+	+	+	+
<i>G. coronatum</i> Ehrenberg 1841	+	+	+	+	+
<i>Encyonema leibleinii</i> (C. Agardh) W. J. Silva, R. Jahn, T. A. Veiga Ludwig & M. Menezes 2013	+	–	–	+	–

Таблица 2. Продолжение

Таксон	Река Амазар	Водохранилище	Река Крестовая	Рыбоход	Река Большая Чичатка
<i>Rhoicosphenia abbreviata</i> (C. Agardh) Lange-Bertalot 1980	+	+	–	–	–
<i>Hippodonta capitata</i> (Ehrenberg) Lange-Bertalot, Metzeltin & Witkowski 1996	+	+	–	–	+
<i>Navicula</i> sp	+	+	+	+	+
<i>N. sp.</i> ¹	–	+	+	+	–
<i>Stauroneis anceps</i> Ehrenberg 1843	–	–	+	–	–
<i>S. sp.</i>	–	+	–	–	+
<i>Gyrosigma acuminatum</i> var. <i>gallicum</i> (Grunow) Cleve 1894	–	–	+	–	+
<i>Pinnularia</i> sp.	–	–	+	–	–
<i>Amphora ovalis</i> (Kützing) Kützing 1844	+	+	+	+	–
<i>Rhopalodia gibba</i> (Ehrenberg) Otto Müller 1895	+	–	–	–	–
<i>Epithemia</i> sp.	–	+	–	–	–
<i>Eunotia gracilis</i> W. Smith 1853	+	+	+	+	+
<i>E. bilunaris</i> (Ehrenberg) Schaarschmidt in Kanitz 1880	–	–	+	–	–
<i>Cymatopleura solea</i> (Brébisson) W. Smith 1851	–	+	–	–	–
Dinophyta					
<i>Peridinium</i> sp.	+	–	–	–	–
Chrysophyta					
<i>Chrysococcus rufescens</i> Klebs 1892	+	+	+	–	+
<i>C. biporus</i> Skuja 1939	+	+	–	–	–
<i>Dinobryon bavaricum</i> Imhof 1890	+	–	–	–	–
<i>D. divergens</i> O.E. Imhof 1887	+	–	–	+	–
<i>D. sertularia</i> Ehrenberg 1834	+	+	–	–	–
<i>Kephyrion spirale</i> (Lackey) Conrad 1939	+	–	–	–	–
<i>Syncrypta volvox</i> Ehrenberg, 1834	–	+	–	–	–
<i>Uroglena</i> sp.	+	–	–	–	–
Charophyta					
<i>Elakatothrix genevensis</i> (Reverdin) Hindák 1962	–	+	–	+	–

Таблица 2. Продолжение

Таксон	Река Амазар	Водохранилище	Река Крестовая	Рыбоход	Река Большая Чичатка
<i>Closterium leibleinii</i> Kützing ex Ralfs, 1848	+	+	+	+	+
<i>C. tumidulum</i> F. Gay, 1884	+	+	+	+	+
<i>C. gracile</i> Brébisson ex Ralfs 1848	–	–	–	+	–
<i>C. sp.</i>	–	+	+	–	–
<i>Cosmarium sp.</i>	+	+	+	+	+
<i>C. sp.</i> ¹	+	+	–	+	–
<i>C. sp.</i> ²	+	–	–	–	–
<i>Staurastrum sp.</i>	+	–	–	–	–
Chlorophyta					
<i>Desmodesmus communis</i> (E.Hegewald) E. Hegewald 2000	+	–	–	–	–
<i>Scenedesmus acuminatus</i> (Lagerheim) Chodat 1902	+	–	–	–	–
<i>Monoraphidium arcuatum</i> (Korshikov) Hindák 1970	–	+	–	–	+
<i>M. contortum</i> (Thuret) Komárková-Legnerová in Fott 1969	+	+	+	–	–
<i>M. griffithii</i> (Berkeley) Komárková-Legnerová 1969	+	+	–	+	–
<i>M. minutum</i> (Nägeli) Komárková-Legnerová 1969	+	–	+	–	–
<i>M. komarkovae</i> Nygaard 1979	+	+	–	–	–
<i>Ankistrodesmus fusiformis</i> Corda 1838	–	+	–	–	–
<i>Ankyra ancora</i> (G.M. Smith) Fott 1957	+	+	+	–	–
<i>Chlorotetraedron incus</i> (Teiling) Komárek & Kovácik–1985	–	+	–	–	–
<i>Chlamydomonas sp.</i> ¹	+	+	+	+	–
<i>C. sp.</i> ²	+	+	–	–	–
<i>Chlorogonium sp.</i>	–	+	–	–	–
<i>Actinastrum hantzschii</i> Lagerheim 1882	+	+	+	–	–
<i>A. hantzschii</i> var. <i>subtile</i> J. Woloszynska 1911	+	+	–	–	–
Euglenophyta					
<i>Euglena sp.</i>	+	–	+	–	+
<i>Phacus sp.</i>	–	–	+	–	–
Всего таксонов	64	61	42	37	29
Беспозвоночные					
Rotifera					

Таблица 2. Продолжение

Таксон	Река Амазар	Водохранилище	Река Крестовая	Рыбоход	Река Большая Чичатка
<i>Bdelloidea</i> sp. n.	+	+	+	+	+
<i>Cephalodella gibba</i> (Ehrenberg, 1830)	+	–	–	–	–
<i>C.</i> sp.	+	–	–	–	–
<i>Notommata collaris</i> (Ehrenberg, 1832)	–	–	–	+	–
<i>N.</i> sp.	+	–	+	+	+
<i>Trichocerca longiseta</i> (Schrank, 1802)	+	+	–	+	–
<i>T. elongata</i> (Gosse, 1886)	+	–	–	–	–
<i>Proales theodora</i> (Gosse, 1887)	+	+	–	+	–
<i>P. dolaris</i> (Rousselet, 1895)	–	–	–	–	+
<i>P. decipiens</i> (Ehrenberg, 1832)	+	–	–	–	–
<i>P.</i> sp.	+	+	+	+	–
<i>Lecane luna</i> (Müller, 1776)	+	–	–	+	–
<i>L. lunaris</i> (Ehrenberg, 1832)	–	+	–	–	–
<i>Ploesoma truncatum</i> (Levander, 1894)	–	+	–	–	–
<i>Polyarthra vulgaris</i> Carlin, 1943	+	–	–	–	–
<i>Synchaeta pectinata</i> Ehrenberg, 1832	–	+	–	–	–
<i>S.</i> sp.	+	–	–	–	–
<i>Lepadella patella</i> (Müller, 1773)	–	–	+	–	–
<i>Encentrum</i> sp.	–	+	–	–	–
<i>Euchlanis dilatata</i> Ehrenberg, 1832	+	+	–	–	+
<i>E. meneta</i> Myers, 1930	+	–	–	+	–
<i>E. deflexa</i> (Gosse, 1851)	+	+	+	–	–
<i>E. alata</i> Voronkov, 1912	–	–	+	–	–
<i>E. incisa</i> Carlin, 1939	–	+	–	–	–
<i>E. triquetra</i> Ehrenberg, 1838	+	–	–	–	–
<i>E. lyra</i> (Hudson, 1886)	+	+	–	–	–
<i>Brachionus quadridentatus quadridentatus</i> Hermann, 1783	+	–	–	–	–
<i>Keratella cochlearis</i> (Gosse, 1851)	–	+	–	–	–
<i>K. quadrata</i> (Müller, 1786)	–	+	–	–	–
<i>K. serrulata curvicornis</i> (Rylov, 1926)	–	–	–	+	–
<i>Notholca acuminata</i> (Ehrenberg, 1832)	–	+	–	–	–
<i>Platyias quadricornis</i> (Ehrenberg, 1832)	–	+	–	–	–

Таблица 2. Продолжение

Таксон	Река Амазар	Водохранилище	Река Крестовая	Рыбоход	Река Большая Чичатка
<i>Trichotria similis</i> (Stenroos, 1898)	+	+	+	-	-
<i>T. tetractis</i> (Ehrenberg, 1830)	+	+	-	-	-
<i>T. truncata</i> Whitelegge, 1889	-	+	-	-	-
<i>Filinia longiseta</i> (Ehrenberg, 1834)	+	-	-	-	-
<i>Testudinella patina</i> (Hermann, 1783)	-	+	-	-	-
<i>Conochilus unicornis</i> Rousselet, 1892	+	+	-	-	-
<i>C. hippicrepis</i> (Schrank, 1803)	-	+	-	-	-
Cladocera					
<i>Diaphanosoma</i> sp.	+	+	-	-	-
<i>Simocephalus vetulus</i> (O. F. Müller, 1776)	-	+	-	-	-
<i>Daphnia</i> sp.	+	+	-	-	-
<i>Scapholeberis mucronata</i> (O. F. Müller, 1776)	+	+	-	-	-
<i>Bosmina (Bosmina) longirostris</i> (O. F. Müller, 1785)	+	+	-	-	-
<i>Eurycerus lamellatus</i> (O. F. Müller, 1776)	-	+	-	-	-
<i>Chydorus sphaericus</i> (O. F. Müller, 1785)	+	+	+	+	+
<i>Alona quadrangularis</i> (O. F. Müller, 1776)	-	+	-	-	-
<i>A. costata</i> Sars G. O., 1862	-	+	+	-	-
<i>A. guttata</i> Sars G. O., 1862	-	+	-	-	-
<i>Coronatella rectangula</i> (Sars G. O., 1862)	+	+	+	-	-
<i>Alonella excisa</i> (Fischer, 1854)	+	-	-	-	-
<i>Disparalona rostrata</i> (Koch, 1841)	-	-	-	+	-
<i>Graptoleberis testudinaria</i> (Fischer, 1848)	+	+	+	+	-
<i>Biapertura intermedia</i> (Sars, 1862)	-	-	-	+	-
<i>Acroperus harpae</i> (Baird, 1834)	+	-	-	+	+
<i>Camptocercus fennicus</i> Stenroos, 1898	-	-	-	-	-
<i>Macrothrix laticornis</i> (Jurine, 1820)	-	+	-	+	-
<i>M.</i> sp.	+	-	-	-	-

Таблица 2. Продолжение

Таксон	Река Амазар	Водохранилище	Река Крестовая	Рыбоход	Река Большая Чичатка
<i>Polyphemus pediculus</i> (Linnaeus, 1761)	-	+	-	-	-
Соперода					
<i>Arctodiaptomus</i> sp.	-	+	-	-	-
Nauplii, сопеподита Diaptomidae	+	+	-	-	-
<i>Heteroscope</i> sp.	+	-	-	-	-
<i>Eucyclops serrulatus</i> (Fischer, 1851)	-	+	+	+	-
<i>E. denticulatus</i> (Graeter, 1903)	-	+	-	-	-
<i>Paracyclops fimbriatus</i> (Fischer, 1853)	-	+	+	-	-
<i>Acantocyclops vernalis</i> (Fischer, 1853)	-	+	-	-	-
<i>Diacyclops bicuspidatus</i> (Claus, 1857)	-	+	-	-	-
<i>Microcyclops rubellus</i> (Lilljeborg, 1901)	-	-	-	+	-
<i>Cryptocyclops bicolor</i> Sars, 1863	+	+	-	-	-
<i>Mesocyclops leuckarti</i> (Claus, 1857)	+	-	-	-	-
Nauplii, сопеподита Cyclopoida	+	+	+	+	+
Nauplii, сопеподита Harpacticoida	+	+	+	-	+
Всего таксонов	34	41	15	17	5

Примечание. «+» – вид присутствует; «-» – вид отсутствует.

Таксономический состав водорослей планктона во все даты исследований носил диатомовый характер: в мае на долю диатомей приходилось около 50 % от общего числа таксонов, в августе и октябре – 65 и 63 % соответственно. Весенний планктон формировался при участии зеленых (28 %) и золотистых (11 %) водорослей, летний – при увеличении цианобактерий (6.7 %) и снижении Chrysophyta (8.9 %) и Chlorophyta (8.9 %), осенний – при активизации цианобактерий (9 %) и зеленых водорослей (16 %).

К наиболее часто встречаемым видам (интервал 50–100 %) относились: из диатомовых – *Cyclotella* sp., *F. radians*, *D. vulgaris*, *U. ulna*, *H. arcus*, *C. placentula*, *A. lanceolata*, *N. graciliformis*, *T. fasciculata*, *M. circulare*, *T. fenestrata*, *Cymbella* sp., из золотистых – *C. rufescens*, из зеленых – *M. contortum*, *M. griffithii*, из цианопрокариот – *Oscillatoria* sp.,

из харовых – *C. leibleinii*. Общими видами для обследованных водных объектов являлись: *F. radians*, *U. ulna*, *H. arcus*, *A. lanceolata*, *T. fasciculata*, *M. circulare*, *T. fenestrata*, *G. olivaceum*, *G. coronatum*, *E. gracilis*, *C. leibleinii*.

В составе зоопланктона идентифицировано 68 видов и подвидов, из которых 38 – Rotifera, 20 – Cladocera и 10 – Соперода. Встречались также коловратки отряда Bdelloida, ювенильные стадии ракообразных из Harpacticoida, Cyclopoida и Calanoida, определение которых до вида не представлялось возможным. Общее количество обнаруженных таксонов варьировало от 5 (р. Большая Чичатка) до 41 (водохранилище) (см. табл. 2).

Зоопланктеры в пробах встречались редко и часто однажды, поэтому частота встречаемости большинства отмеченных видов составляла менее 10 %. Вид-убиквист *Chydorus*

sphaericus, бделлоидные коловратки и ювенильные стадии циклопов встречались во всех обследованных водных объектах. Чаще других отмечались такие широко распространенные виды, как *Proales theodora*, *Trichocerca longiseta*, *Euchlanis dilatata*, *E. deflexa*, *C. rectangula*, *Graptoleberis testudinaria*, *A. harpae*, *Eucyclops serrulatus*. В сезонном аспекте наблюдалось увеличение качественного состава от весны к осени.

Индекс сходства продемонстрировал близость альгосообществ и разность мейофауны. Коэффициент сходства для водорослей варьировал от 38 до 77 %, для беспозвоночных – от 10 до 40 %. Наибольшее сходство водорослей отмечено для пары р. Амазар – водохранилище (55–77 %).

Количественные показатели альгофлоры и беспозвоночных в разных водных объектах были низкими (рис. 2, 3).

Уровень вегетации водорослей в р. Амазар изменялся от 9.6 до 250.9 тыс. кл./л. (численность) и от 8.32 до 272.44 мг/м³ (биомасса). Минимальные значения численности отмечались в августе 2018 г., максимальные – в мае 2019 г. По количественному развитию в планктоне реки доминировали диатомеи. Их доля в общей численности фитопланктона составляла 36–99 %, в биомассе – 44–99 %. В обследованной пойменной старице реки Амазар численно (86.11 % от общей численности и 78.70 % от общей биомассы) преобладали золотистые водоросли, в частности *C. rufescens*.

В водохранилище показатели численности и биомассы определялись в пределах 12.24–55.49 тыс. кл./л и 6.4–212.2 мг/м³. Максимальные значения отмечены в мае 2018 и 2019 гг., минимальные – в октябре 2019 г. Уровень вегетации водорослей планктона на верхнем от водохранилища участке был выше, чем на среднем и нижнем. Структурообразующий комплекс видов фитопланктона образован представителями Bacillariophyta и Chlorophyta.

В рыбоходе уровень вегетации фитопланктона также был невысокий. Численность варьировала в пределах 8.74–63.21 тыс. кл./л, биомасса – 9.42–67.96 мг/м³. Значительная роль в составе фитопланктона также принадлежала представителям диатомовых водорослей.

Количественные показатели развития водорослей планктона р. Крестовая в период исследований колебались в пределах 1.96–46.58 тыс. кл./л и 1.42–177.21 мг/м³. Максимальные значения зарегистрированы в

августе 2018 г., минимальные значения – в сентябре 2018 г. Основу численности и биомассы составляли диатомовые водоросли (до 96 % общей численности и до 99 % общей биомассы фитопланктона).

В р. Большая Чичатка численность водорослей варьировала в пределах 14.11–72.52 тыс. кл./л, биомасса – 26.05–64.52 мг/м³. По развитию численности и биомассы основу фитопланктона составляли Bacillariophyta (38–98 % общей численности и до 53–99 % общей биомассы фитопланктона).

В р. Амазар общая численность зоопланктона за период исследований и на разных станциях изменялась в пределах 0.02–0.22 тыс. экз./м³. Наибольшая плотность организмов в оба года регистрировалась в мае за счет развития коловраток (*Proales*, *Euchlanis*). Общая биомасса зоопланктона составляла 0.02–0.93 тыс. экз./м³ с максимумом в октябре за счет веслоногих ракообразных (копеподиты Cyclopoidea и Harpacticoida) (см. рис. 2).

В водохранилище общая численность зоопланктона составляла 0.01–0.94 тыс. экз./м³, общая биомасса 0.02–22.38 мг/м³. Наибольшая плотность организмов отмечалась в октябре 2018 г. Численно преобладали копеподы (*Arctodiaptomus* sp., *Acantocyclops vernalis*, *Diacyclops bicuspidatus*, Harpacticoida).

В рыбоходе количественные показатели варьировали в пределах 0.01–0.22 тыс. экз./м³ и 0.02–1.02 мг/м³ с наибольшей плотностью организмов в октябре 2018 г. В мейофауне преобладали науплии и копеподиты Cyclopoidea.

Количественные показатели мейофауны в р. Крестовая варьировали от 0.01 до 0.18 тыс. экз./м³ и от 0.02 до 0.99 мг/м³, в р. Большая Чичатка – 0.02–0.14 тыс. экз./м³ и 0.02–1.15 мг/м³. Наибольшие значения показателей отмечались в октябре 2018 г. за счет развития Copepoda (*Paracyclops fimbriatus*, *E. serrulatus*, Harpacticoida) и Rotifera (*Trichocerca*, *Proales*, *Notommata*, *Keratella*).

Факторы, определяющие развитие планктона водных объектов бассейна р. Амазар. Для выявления влияния ведущих факторов, определяющих изменение структурных показателей фито- и зоопланктона, был проведен факторный анализ методом главных компонент.

При обработке данных, полученных в результате анализа, выявлено, что первые два фактора определяют 62.95–75.12 % дисперсионной нагрузки для обследованных

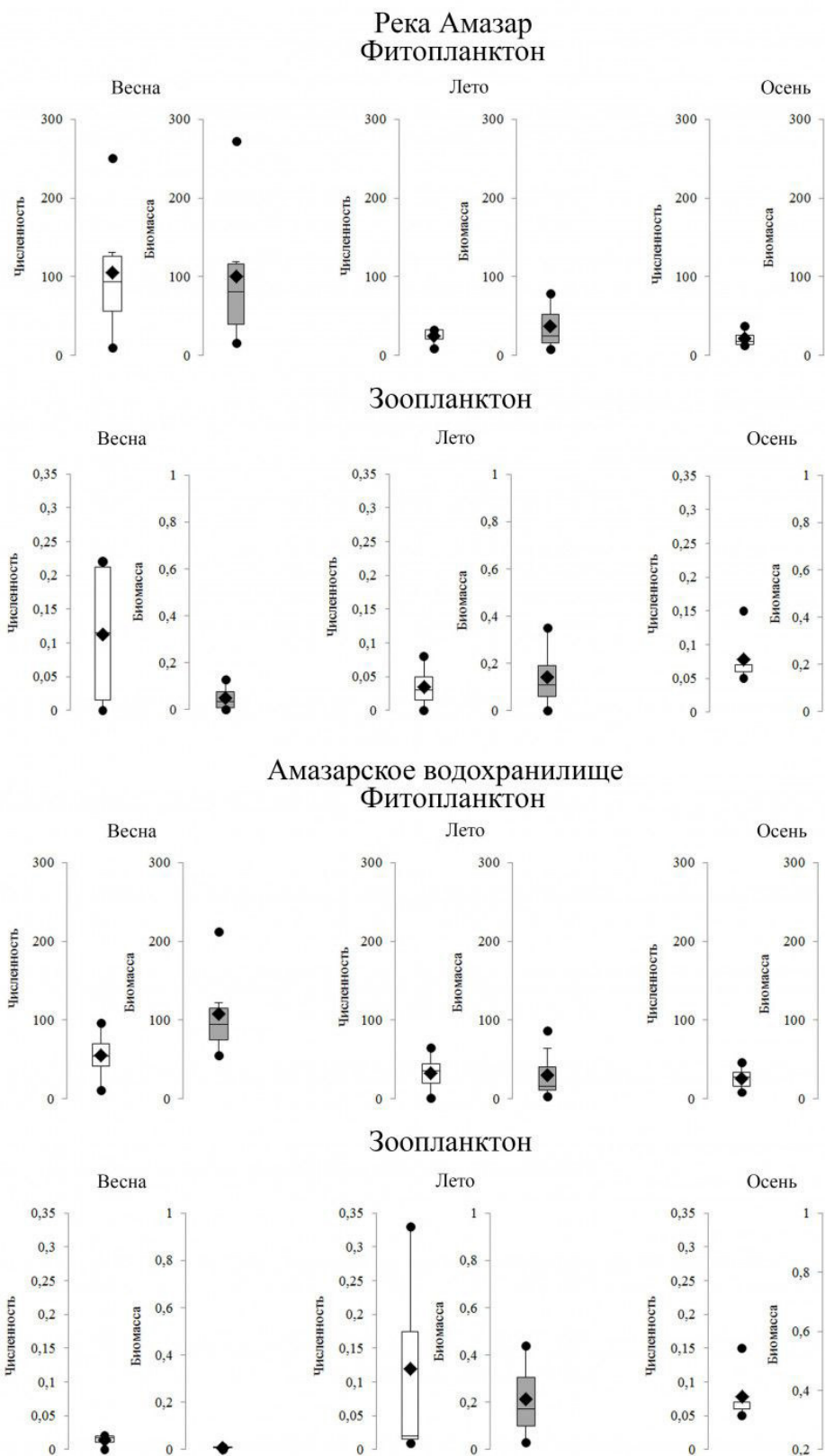


Рис. 2. Динамика численность и биомассы водорослей и беспозвоночных реки Амазар и Амазарского водохранилища в 2018, 2019 и 2021 гг. Здесь и на рисунке 3: численность фитопланктона приведена в тыс. кл./л, биомасса – в мг/м³; численность зоопланктона – в тыс. экз./м³; биомасса – в мг/м³; круг – значение min/max; ромб – среднее значение; верхняя и нижняя стороны блока – 1-й и 3-й квартили

Fig. 2. Dynamics of the abundance and biomass of algae and invertebrates in the Amazar River and Amazar reservoir in 2018, 2019 and 2021. Here and in Figure 3: phytoplankton abundance is given in $\cdot 10^3$ cell/l, biomass – in mg/m³; abundance of zooplankton – in $\cdot 10^3$ ind./m³; biomass – in mg/m³; circle – min/max value; rhombus – average value; the top and bottom sides of the block – 1st and 3rd quartiles

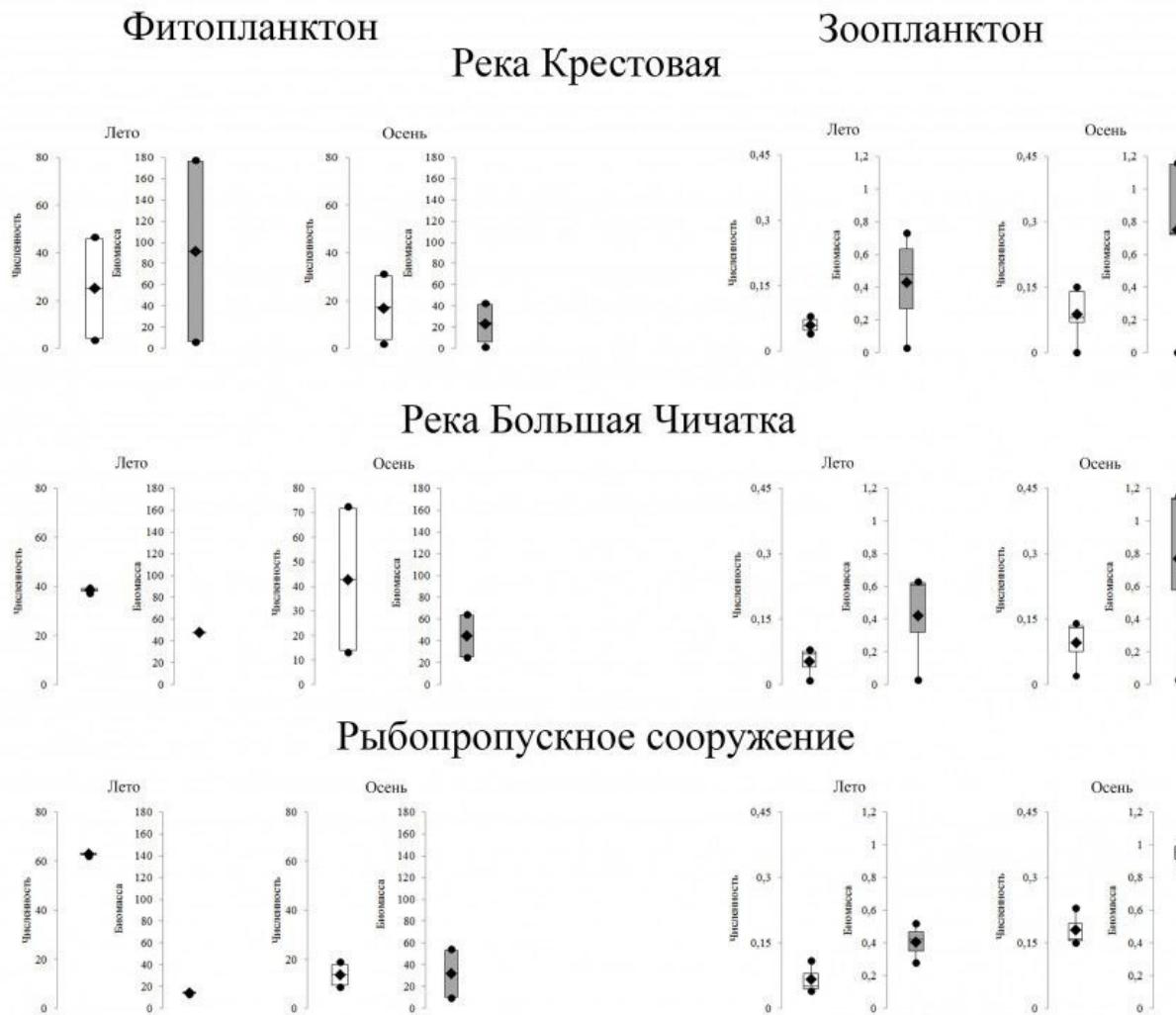


Рис. 3. Динамика численности и биомассы водорослей и беспозвоночных, отмеченных в планктоне рек Крестовая, Большая Чичатка и рыбопропускном сооружении реки Амазар в 2018, 2019 и 2021 гг.

Fig. 3. Dynamics of the abundance and biomass of algae and invertebrates observed in the plankton of the Krestovaya and Bolshaya Chichatka rivers and the fish-passing facility of the Amazar river in 2018, 2019 and 2021

объектов. Эти факторы были выбраны для дальнейшего анализа, т. к. остальные вносят незначительный вклад в общую дисперсию. Для реки Амазар первые две компоненты объясняли в сумме 73.8 % дисперсии; для водохранилища – 69.91 %; для рыбохода – 62.95 %. В реках Крестовая и Большая Чичатка первые две компоненты определяли 75.12 и 72.46 % дисперсии фактических данных соответственно (рис. 4).

Первый фактор, отражающий общий тренд изменений (общую коррелированность) всех переменных, имеет самое высокое значение общей дисперсии в факторной матрице – 45.97–50.00 %.

Основную долю первого фактора в реке Амазар (F1: 49.51 %) и в искусственно созданных водных объектах (водохранилище

(F1: 47.01 %) и рыбоход (F1: 50.03 %) составлял гидрологический параметр, определяющий глубину исследованных водных объектов. Факторные нагрузки демонстрировали положительную реакцию структурных характеристик (общее число видов, численность и биомасса общая и таксономических групп) практически всех групп планктона на изменение данного параметра. Факторные нагрузки в первой компоненте рек Крестовая и Большая Чичатка определялись в 45.97 и 50.00 % соответственно и демонстрировали реакцию всех групп планктона по числу видов, численности и биомассе на физико-химические параметры, такие как минерализация, электропроводность, pH, окислительно-восстановительный потенциал (рис. 5).

Второй фактор в реке Амазар

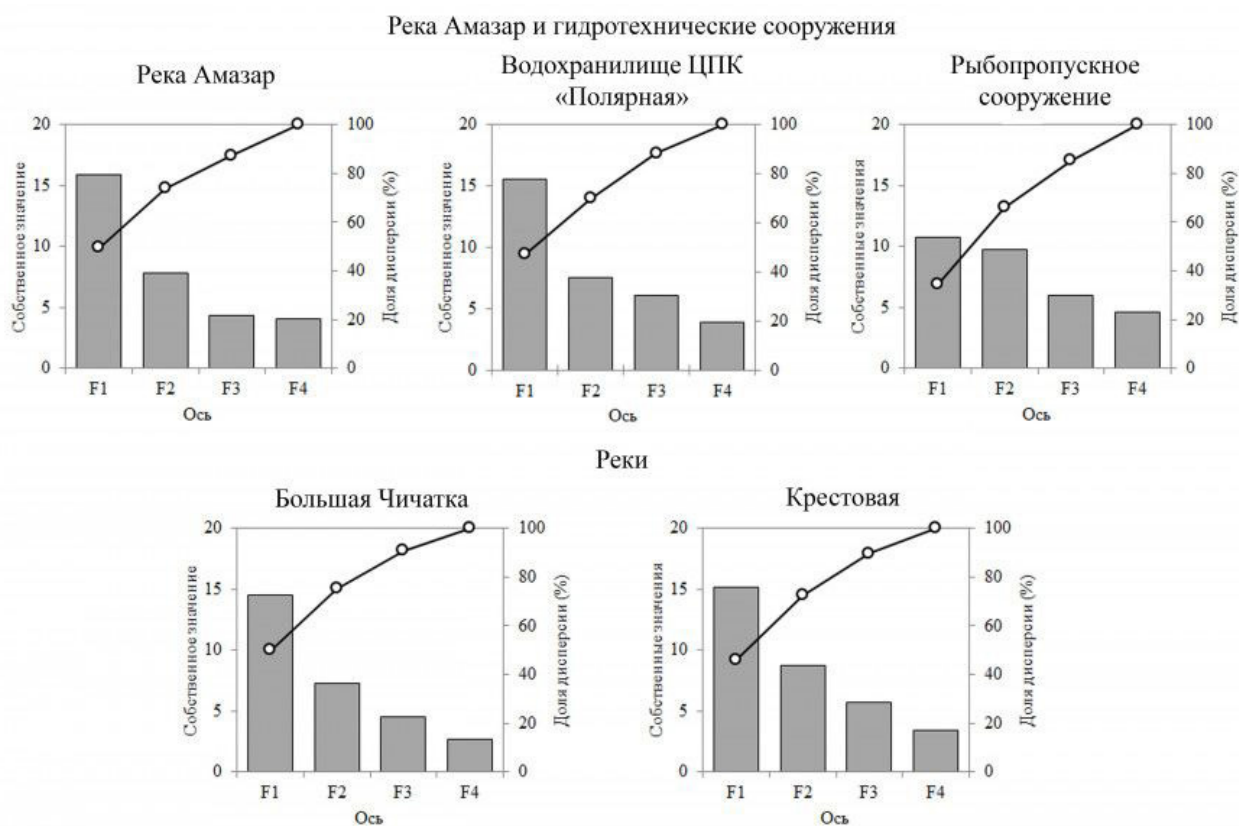


Рис. 4. Величина собственных значений (столбцы) и график накопления доли объясненной дисперсии по результатам анализа главных компонент для обследованных водных объектов

Fig. 4. The magnitude of the eigenvalues (columns) and the graph of the accumulation of the proportion of the explained variance based on the results of the analysis of the principal components for the studied water bodies

(F2: 24.28 %) и водных объектах (водохранилище (F2: 22.89 %) и рыбоход (F2: 25.11 %)) интегрирует информацию о физико-химических параметрах (температура, прозрачность, мутность, электропроводность, pH, минерализация) и количественных характеристиках харовых, диатомовых и динофитовых водорослей, а также ветвистоусых ракообразных. Для рек Крестовая и Большая Чичатка второй фактор, объясняя 26.49 и 25.12 % варибельности исходных показателей соответственно, тесно связан с температурой воды (см. рис. 5), которая влияет на численность и биомассу зеленых водорослей, веслоногих рачков и коловраток.

Обсуждение

Фитопланктон Амазарского водохранилища характеризовался на момент обследования низким видовым разнообразием. Аналогичная картина отмечена для Павловского (Полева и др., 2008), Юмагузинского (Мутхудинов и др., 2012), Бурейского (Медведева и др., 2015) и других русловых водохранилищ. Для водорослей планктона Амазарского водохранилища не отмечено обильного

развития цианобактерий в первые годы становления (Пирожников, 1963; Agawin et al., 2000; Bell, Kalff, 2001; Callieri, Stockner, 2002). Напротив, в обследованном водохранилище в течение всего вегетационного периода доминируют диатомовые водоросли, что характерно и для других водохранилищ подобного типа (Полева и др., 2008; Мутхудинов и др., 2012; Медведева и др., 2015 и др.).

Основу альгофлоры водохранилища создавали водоросли р. Амазар. Состав доминирующего комплекса водохранилища и реки схож, он характеризуется высокими значениями коэффициента Серенсена. Отмечены низкие значения численности и биомассы как в водотоках, так и в водохранилище.

Фауна коловраток и ракообразных Амазарского водохранилища, по данным 2018–2021 гг., характеризовалась бедным видовым разнообразием, что также отмечалось для русловых водохранилищ Енисея (Ермолаева, 2008; Попов, 2009), Иртыша (Киселева, 1967), Завхана (Крылов и др., 2019). Низкая плотность планктонной фауны Амазарского водохранилища в первые годы его

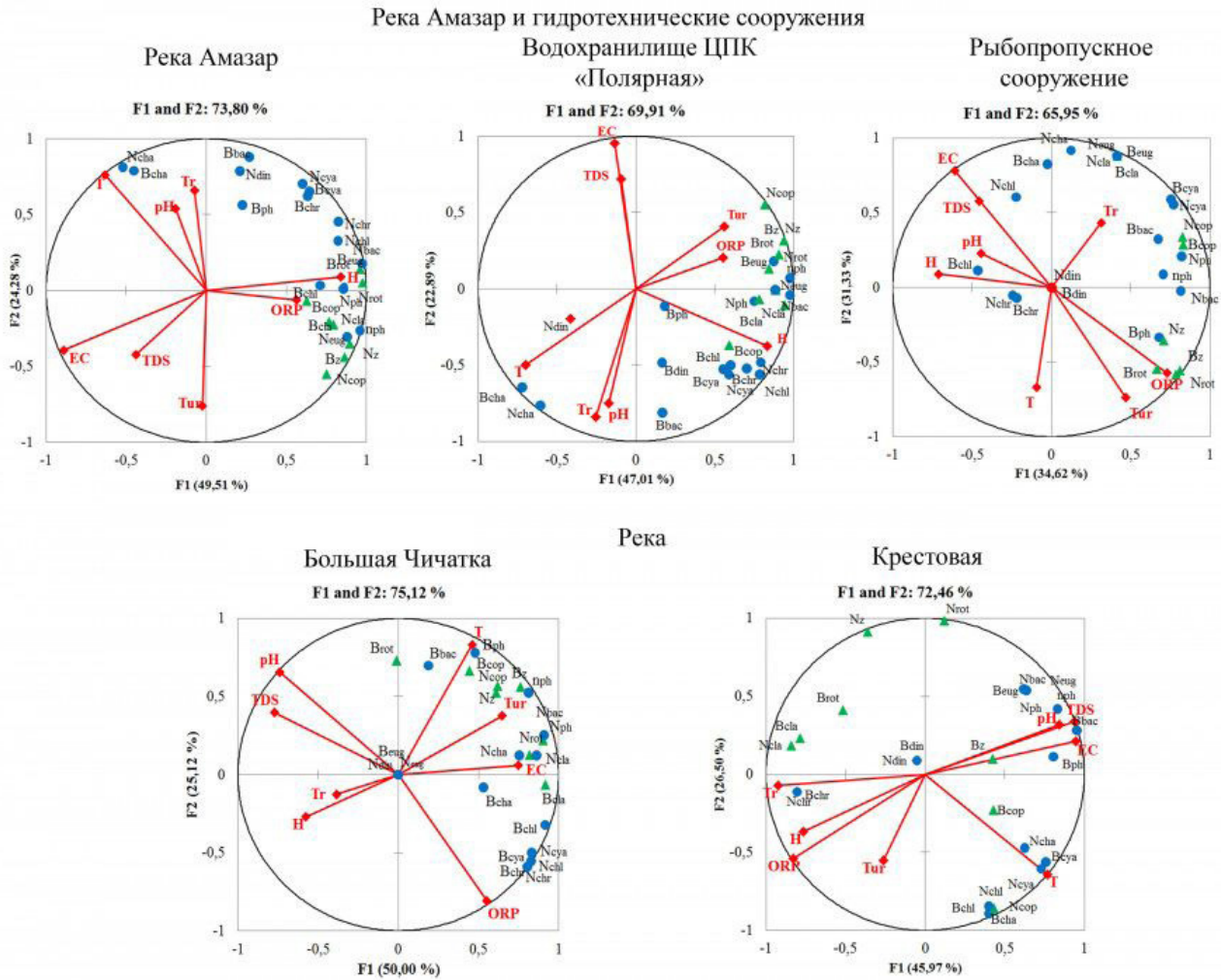


Рис. 5. Расположение гидрохимических, гидрофизических показателей и основных характеристик планктона в пространстве двух компонент для обследованных водных объектов
 Fig. 5. The location of hydrochemical, hydrophysical indicators and the main characteristics of plankton in the space of two factors for the studied water bodies

существования связана с большой бедностью речного планктона, отсутствием близко расположенных пойменных водоемов, литоральной зоны, большим количеством минеральных взвесей, привносимых с амазарской водой, пагубно влияющих на жизнедеятельность зоопланктона.

Основным биофондом, за счет которого формируется зоопланктон Амазарского водохранилища, является мейофауна р. Амазар. Как для реки, так и для водохранилища отмечаются низкие количественные показатели гидробионтов. Максимальные значения численности и биомассы выявлены в лимнической зоне водохранилища, преимущественно за счет веслоногих ракообразных.

Применение метода главных компонент позволило выявить основные абиотические факторы среды, определяющие уровень развития планктона в реках и гидросоору-

жениях бассейна реки Амазар. Установлена зависимость структурных характеристик планктона от гидрологических, физических и физико-химических параметров.

Известно, что при зарегулировании рек и образовании водохранилищ изменяется целый ряд факторов среды, водоем приобретает иной облик, происходит становление нового растительного и животного населения водоема (Ермолаева, 2008). Как отмечает ряд исследователей (Huisman et al., 1999; O'Brien et al., 2003; Huisman et al., 2002, 2006; Jäger et al., 2008 и др.), физические условия, в частности глубина водной толщи и интенсивность перемешивания, влияют на численность и динамику планктона. Эти факторы обуславливают рассеивание водорослей планктона в водной толще и противодействуют его седиментации (Visser et al., 1996; Condie and Bormans, 1997; Diehl, 2002; Huisman et al., 2002).

Такие физико-химические факторы, как температура, прозрачность, мутность, окислительно-восстановительный потенциал, рН, минерализация, определяли функционирование планктона и других речных гидробиоценозов (Descy, 1987; Potapova et al., 1999; Piirsoo et al., 2008).

Заключение

Наши исследования показали, что в р. Амазар и ее притоках Крестовая и Большая Чичатка, характеризующихся горным и полугорным характером течения, и в созданном глубоководном водохранилище, расположенном в горно-таежной зоне, сообщества альгофлоры и мейофауны мало развиты. Всего обнаружено 85 таксонов водорослей планктона рангом ниже рода и 68 видов и подвидов беспозвоночных. Наибольшее видовое разнообразие гидробионтов отмечалось в р. Амазар и водохранилище (61–64 таксона водорослей и 34–41 таксон

беспозвоночных), наименьшее – в р. Большая Чичатка (29 и 5). Биопонд Амазарского водохранилища создавали водоросли и беспозвоночные р. Амазар. Показатели численности и биомассы были очень низкими и не превышали 131.24 тыс. кл./л и 272.44 мг/м³ для фитопланктона, 0.94 тыс. экз./м³ и 22.38 мг/м³ для зоопланктона. Наибольшая концентрация гидробионтов отмечалась в р. Амазар и водохранилище, наименьшая – в реках Большая Чичатка и Крестовая. Основу фитоценозов формировали преимущественно диатомовые водоросли, зооценозов – коловратки и младшевозрастные стадии copepod. Анализ влияния экологических факторов на уровень развития планктона показал, что наибольшее влияние на них оказывают гидрологические факторы, определяющие глубину водных объектов, а также физические факторы, такие как температура, прозрачность, мутность, электропроводность, рН, минерализация.

Библиография

- Авакян А. Б., Салтанкин В. П., Шарапов В. А. Водохранилища. М.: Мысль, 1987. 325 с.
- Афони́на Е. Ю., Зыкова Е. Х. Видовой состав и количественные показатели коловраток и ракообразных среднего и нижнего течений реки Амазар (Забайкальский край) // Амурский зоологический журнал. 2019. Т. XI, № 2. С. 95–102. DOI: 10.33910/2686-9519-2019-11-2-95-102.
- Балушкина Е. Б., Винберг Г. Г. Зависимость между массой и длиной тела у планктонных животных // Общие основы изучения водных экосистем / Под ред. Г. Г. Винберга. Л.: Наука, 1979. С. 169–172.
- Вайнштейн Б. А. Об оценке сходства между биоценозами // Биология, морфология и систематика водных организмов. Л.: Наука, 1976. С. 156–164.
- География Забайкальского края: Учебное пособие / Под ред. В. С. Кулакова. Чита: Экспресс-издательство, 2009. 308 с.
- Ермолаева Н. И. Водные экосистемы. Особенности формирования зоопланктона водохранилищ: Аналитический обзор // ГПНТБ СО РАН. 2008. № 88. С. 69.
- Замана Л. В., Михеев И. Е. Оценка воздействия проектируемого Амазарского водохранилища на ихтиофауну Верхнеамурского бассейна // Научные основы экологического мониторинга водохранилищ: Материалы Всерос. науч.-практ. конф. Хабаровск: ИВЭП ДВО РАН, 2005. С. 135–138.
- Зыкова Е. Х. Зоопланктон реки Амазар в районе проектируемого целлюлозного завода // Кулагинские чтения: Тезисы XI Междунар. науч.-практ. конф. Чита: ЗабГУ, 2011. С. 135–137.
- Казыкина С. М. Зообентосное сообщество р. Амазар в районе впадения р. Большая Чичатка // Кулагинские чтения: Тезисы XI Междунар. науч.-практ. конф. Чита: ЗабГУ, 2011. С. 137–139.
- Киселев И. А. Планктон морей и континентальных водоемов. Т. 1. Л.: Наука, 1969. 658 с.
- Киселева В. А. Формирование гидробиологического режима Усть-Каменогорского водохранилища: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Алма-Ата, 1967. 23 с.
- Крылов А. В., Мэндсайхан Б., Аюушсурен Ч., Цветков А. И. Зоопланктон русловых участков разнотипных водохранилищ аридной зоны: влияние уровня режима и метеорологических условий // Трансформация экосистем. 2019. Т. 2, № 1. С. 59–74.
- Кутикова Л. А. Коловратки фауны СССР (Rotatoria). Л.: Наука, 1970. 744 с.
- Матафонов Д. В. Прогноз изменения структуры донных сообществ реки Амазар в связи со строительством Амазарского целлюлозного завода // Научные основы экологического мониторинга: Материалы Всерос. науч.-практ. конф. Хабаровск: ИВЭП ДВО РАН, 2005. С. 23.
- Медведева Л. А., Никулина Т. В., Сиротский С. Е. Оценка состояния водной экосистемы Бурейского водохранилища по данным анализа фитопланктонных сообществ // Водные ресурсы. 2015. Т. 42, № 2. С. 199–211.
- Мухутдинов В. Ф., Бутакова Е. А. Продукционные характеристики фитопланктона в первые годы

- существования Юмагузинского водохранилища // Биология внутренних вод. 2012. № 4. С. 25–30.
- Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий / Под ред. С. Я. Цалолыхина. Т. 2: Ракообразные. СПб.: Наука, 1995. 632 с.
- Полева А. О., Шкундина Ф. Б. Фитопланктон Павловского водохранилища на р. Уфа // Вестник ОГУ. 2008. № 12. С. 15–19.
- Попов П. А. К прогнозу формирования ихтиоценоза Эвенкийского водохранилища // Мир науки, культуры, образования. 2009. Т. 3, № 15. С. 18–25.
- Пирожников П. Л. Состояние и перспективы развития рыбного хозяйства на озерах, реках и водохранилищах СССР // Рыбное хозяйство внутренних водоемов СССР. М., 1963. 203 с.
- Ресурсы поверхностных вод СССР. Гидрологическая изученность / Под ред. С. Д. Шабалина. Т. 18. Дальний Восток. Вып. 1. Амур. Л.: Гидрометеорологическое изд-во, 1966. 488 с.
- Садчиков А. П. Методы изучения пресноводного фитопланктона. М.: Университет и школа, 2003. 157 с.
- Саушкин Ю. Г. Географическая наука в прошлом, настоящем и будущем. М.: Просвещение, 1980. 269 с.
- Смирнов Н. Н. Chydoridae фауны мира. (Новая серия / АН СССР. Зоол. ин-т. Фауна СССР. Ракообразные; № 101; Т. 1. Вып. 2). Л.: Наука, 1971. 531 с.
- Ташлыкова Н. А. Экологические особенности развития фитопланктона дельтовых проток реки Селенги и сора Черкалово (оз. Байкал): Дис. ... канд. биол. наук. Улан-Удэ, 2009. 207 с.
- Шипунов А. Б., Балдин Е. М., Волкова П. А., Коробейников А. И., Назарова С. А., Петров С. В., Суфиянов В. Г. Наглядная статистика, используем R! . М.: ДМК Пресс, 2014. 298 с.
- Agawin N. S. R., Duarte C. M., Agustí S. Nutrient and temperature control of the contribution of picoplankton to phytoplankton biomass and production // *Limnology and Oceanography*. 2000. № 45. P. 591–600.
- Bell T., Kalff J. The contribution of picoplankton in marine and freshwater system of different tropic status and depth // *Limnology and Oceanography*. 2001. № 46. P. 1243–1248.
- Callieri C., Stockner J. G. Freshwater autotrophic picophytoplankton: A review // *Journal of Limnology*. 2002. № 6. P. 1–14.
- Condie S. A., Bormans M. The influence of density stratification on particle settling, dispersion and population growth // *Journal of Theoretical Biology*. 1997. Vol. 187, № 1. P. 65–75.
- Descy J.-P. Phytoplankton composition and dynamics in the river Meuse (Belgium) // *Archiv für Hydrobiologie*. 1987. Vol. 78. P. 225–245.
- Diehl S. Phytoplankton, light, and nutrients in a gradient of mixing depths: Theory // *Ecology*. 2002. Vol. 83, № 2. P. 386–398.
- Guiry M. D., Guiry G. M. AlgaeBase. URL: <http://www.algaebase.org> (дата обращения: 02.10.2018).
- Jäger C. G., Diehl S., Schmidt G. M. Influence of water-column depth and mixing on phytoplankton biomass, community composition, and nutrients // *Limnology and oceanography*. 2008. Vol. 53, № 6. P. 2361–2373.
- Huisman J. Population dynamics of light-limited phytoplankton: Microcosm experiments // *Ecology*. 1999. Vol. 80. P. 202–210.
- Huisman J., Arrayas M., Ebert U., Sommeijer B. How do sinking phytoplankton species manage to persist? // *American Naturalist*. 2002. Vol. 159. P. 245–254.
- Huisman J., Thi N. N. P., Karl D. M., Sommeijer B. Reduced mixing generates oscillations and chaos in the oceanic deep chlorophyll maximum // *Nature*. 2006. Vol. 439. P. 322–325.
- O'Brien K. R., Ivey G. N., Hamilton D. P., Waite A. M., Visser P. M. Simple mixing criteria for the growth of negatively buoyant phytoplankton // *Limnology and oceanography*. 2003. Vol. 48. P. 1326–1337.
- Piirsoo K., Pall P., Tuvikene A., Viik M. Temporal and spatial patterns of phytoplankton in a temperate lowland river (Emajõgi, Estonia) // *Journal of Plankton Research*. 2008. Vol. 30, № 11. P. 1285–1295.
- Potapova M., Prygiel J., Whitton B. A., Bukowska J. Use of algae for monitoring rivers in Russia // *Use of Algae for Monitoring Rivers, III*. Douai Agence de l'Eau Artois-Picardie, France, 1999. P. 96–101.
- Ruttner-Kolisko A. Suggestions for biomass calculation of plankton rotifers. *Archiv für Hydrobiologie Beihefte Ergebnisse der* // *Limnologie*. 1977. Bd. 8. P. 71–76.
- Visser P. M., Massut L., Huisman, J., Mur L. R. Sedimentation losses of *Scenedesmus* in relation to mixing depth // *Arch. Hydrobiol.* 1996. Vol. 136. P. 289–308.
- WoRMS: World Register of Marine Species. 2022. URL: <http://www.marinespecies.org> (дата обращения: 18.11.2021).

Благодарности

Работа выполнена в рамках ФНИ (№ госрегистрации 121032200070-2) «Геоэкология водных экосистем Забайкалья в условиях современного климата и техногенеза, основные подходы к рациональному использованию вод и их биологических ресурсов». Авторы благодарят сотрудников ИПРЭК СО РАН к. г. н. И. Е. Михеева, к. б. н. Б. Б. Базарову, к. б. н. А. П. Куклина за помощь в отборе планктонных проб.

CHARACTERISTICS OF HYDROBIOCENOSSES OF WATER BODIES IN THE AMAZAR RIVER BASIN

AFONINA
Ekaterina Yuryevna

PhD, Institute of Natural Resources, Ecology and Cryology of the Siberian Branch of Russian Academy of Sciences, kataf@mail.ru

TASHLYKOVA
Natalya Aleksandrovna

PhD, Institute of Natural Resources, Ecology and Cryology of the Siberian Branch of Russian Academy of Sciences, NatTash2005@yandex.ru

Keywords:

algae
rotifers
crustaceans
species composition
abundance
biomass
Amazar river basin

Summary: Hydrobiological studies were carried out in the basin of the Amazar River in the natural areas: the middle and lower reaches of the Amazar River, tributaries of the Krestovaya and Bolshaya Chichatka as well as in the artificially created areas: a pulp and industrial combine reservoir and a fish-passing facility in May, August, October 2018, May, October 2019 and July 2021. A total of 85 algae taxa from 6 divisions were identified. They included 6 taxa of Cyanobacteria ranked below the genus, including Bacillariophyta – 45, Chrysoophyta – 8, Dinophyta – 1, Charophyta – 8, Chlorophyta – 15 and Euglenophyta – 2 and 68 invertebrate species and varieties: Rotifera – 38 species and subspecies, Cladocera – 20 species and Copepoda – 10 ones. The low development of algal flora and meiofauna of watercourses with semi-mountainous and mountainous flow patterns also caused the poverty of plankton communities in the reservoir in the first year of its formation

Reviewer: O. Y. Derevenskay

Reviewer: N. M. Kalinkina

Received on: 25 March 2022

Published on: 27 December 2022

References

- Afonina E. Yu. Zykova E. H. Species composition and quantitative indicators of rotifers and crustaceans of the middle and lower reaches of the Amazar River (Trans-Baikal Territory), Amurskiy zoologicheskii zhurnal. 2019. T. XI, No. 2. P. 95–102. DOI: 10.33910/2686-9519-2019-11-2-95-102.
- Agawin N. S. R., Duarte C. M., Agusti S. Nutrient and temperature control of the contribution of picoplankton to phytoplankton biomass and production, Limnology and Oceanography. 2000. No. 45. P. 591–600.
- Avakyan A. B. Saltankin V. P. Sharapov V. A. Reservoirs. M.: Mysl', 1987. 325 p.
- Balushkina E. B. Vinberg G. G. The relationship between body weight and body length in planktonic animals, *Obschie osnovy izucheniya vodnyh ekosistem*, Pod red. G. G. Vinberga. L.: Nauka, 1979. P. 169–172.
- Bell T., Kalff J. The contribution of picoplankton in marine and freshwater system of different tropic status and depth, Limnology and Oceanography. 2001. No. 46. P. 1243–1248.
- Callieri C., Stockner J. G. Freshwater autotrophic picophytoplankton: A review, Journal of Limnology. 2002. No. 6. P. 1–14.
- Condie S. A., Bormans M. The influence of density stratification on particle settling, dispersion and population growth, Journal of Theoretical Biology. 1997. Vol. 187, No. 1. P. 65–75.
- Descy J. P. Phytoplankton composition and dynamics in the river Meuse (Belgium), Archiv fur Hydrobiologie. 1987. Vol. 78. P. 225–245.
- Diehl S. Phytoplankton, light, and nutrients in a gradient of mixing depths: Theory, Ecology. 2002. Vol. 83, No. 2. P. 386–398.
- Ermolaeva N. I. Aquatic ecosystems. Features of the formation of zooplankton in reservoirs: Analytical review, GPNTB SO RAN. 2008. No. 88. P. 69.
- Geography of the Trans-Baikal Territory: Textbook, Pod red. V. P. Kulakova. Chita: Ekspress-izdatel'stvo, 2009. 308 p.
- Guiry M. D., Guiry G. M. AlgaeBase. URL: <http://www.algaebase.org> (data obrascheniya: 02.10.2018).
- Huisman J. Population dynamics of light-limited phytoplankton: Microcosm experiments, Ecology. 1999. Vol. 80. P. 202–210.

- Huisman J., Arrayas M., Ebert U., Sommeijer B. How do sinking phytoplankton species manage to persist?, *American Naturalist*. 2002. Vol. 159. P. 245–254.
- Huisman J., Thi N. N. P., Karl D. M. Sommeijer B. Reduced mixing generates oscillations and chaos in the oceanic deep chlorophyll maximum, *Nature*. 2006. Vol. 439. P. 322–325.
- Jäger C. G., Diehl S., Schmidt G. M. Influence of water-column depth and mixing on phytoplankton biomass, community composition, and nutrients, *Limnology and oceanography*. 2008. Vol. 53, No. 6. P. 2361–2373.
- Kazykina S. M. Zoobenthos community of the Amazar River in the area of the confluence of the Bolshaya Chichatka River, *Kulaginskije chteniya: Tezisy XI Mezhdunar. nauch, prakt. konf. Chita: ZabGU*, 2011. P. 137–139.
- Keys to freshwater invertebrates in Russia and adjacent territories, Pod red. P. Ya. Calolihina. T. 2: *Rakobraznye*. SPb.: Nauka, 1995. 632 c.
- Kiselev I. A. Plankton in the seas and continental reservoirs. T. 1. L.: Nauka, 1969. 658 p.
- Kiseleva V. A. Formation of the hydrobiological regime of the Ust-Kamenogorsk reservoir: Avtoref. dip. ... kand. biol. nauk. Alma-Ata, 1967. 23 p.
- Krylov A. V. Mendsayhan B. Ayuushsuren Ch. Cvetkov A. I. Zooplankton of basal discharges of different-type reservoirs in the arid zone: the influence of the level regime and meteorological conditions, *Transformaciya ekosistem*. 2019. T. 2, No. 1. P. 59–74.
- Kutikova L. A. Rotifers of the fauna of the USSR (Rotatoria). L.: Nauka, 1970. 744 p.
- Matafonov D. V. Forecast of changes in the structure of benthic communities of the Amazar River in connection with the construction of the Amazar cellulose plant, *Nauchnye osnovy ekologicheskogo monitoringa: Materialy Vserop. nauch, prakt. konf. Habarovsk: IVEP DVO RAN*, 2005. P. 23.
- Medvedeva L. A. Nikulina T. V. Sirotskiy S. E. Assessment of the state of the aquatic ecosystem of the Bureya reservoir according to the analysis of phytoplankton communities, *Vodnye resursy*. 2015. T. 42, No. 2. P. 199–211.
- Muhutdinov V. F. Butakova E. A. Production characteristics of phytoplankton in the first years of the existence of the Yumaguzin reservoir, *Biologiya vnutrennih vod*. 2012. No. 4. P. 25–30.
- O'Brien K. R., Ivey G. N., Hamilton D. P., Waite A. M., Visser P. M. Simple mixing criteria for the growth of negatively buoyant phytoplankton, *Limnology and oceanography*. 2003. Vol. 48. P. 1326–1337.
- Piirsoo K., Pall P., Tuvikene A., Viik M. Temporal and spatial patterns of phytoplankton in a temperate lowland river (Emajõgi, Estonia), *Journal of Plankton Research*. 2008. Vol. 30, No. 11. P. 1285–1295.
- Pirozhnikov P. L. State and prospects for the development of fisheries on lakes, rivers and reservoirs of the USSR, *Rybnoe hozaystvo vnutrennih vodoemov SSSR*. M., 1963. 203 p.
- Poleva A. O. Shkundina F. B. Phytoplankton of the Pavlovsk reservoir on the Ufa river, *Vestnik OGU*. 2008. No. 12. P. 15–19.
- Popov P. A. To the forecast of the formation of the ichthyocenosis of the Evenk reservoir, *Mir nauki, kul'tury, obrazovaniya*. 2009. T. 3, No. 15. P. 18–25.
- Potapova M., Prygiel J., Whitton B. A., Bukowska J. Use of algae for monitoring rivers in Russia, *Use of Algae for Monitoring Rivers, III*. Douai Agence de l'Eau Artois-Picardie, France, 1999. P. 96–101.
- Ruttner-Kolisko A. Suggestions for biomass calculation of plankton rotifers. *Archiv für Hydrobiologie Beihefte Ergebnisse der Limnologie*. 1977. Bd. 8. P. 71–76.
- SR. Surface water resources of the USSR. Hydrological study, Pod red. P. D. Shabalina. T. 18. *Dal'niy Vostok. Vyp. 1*. Amur. L.: Gidrometeorologicheskoe izd-vo, 1966. 488 p.
- Sadchikov A. P. Methods of studying freshwater phytoplankton. M.: Universitet i shkola, 2003. 157 p.
- Saushkin Yu. G. Geographical science in the past, present and future. M.: Prosveschenie, 1980. 269 p.
- Shipunov A. B. Baldin E. M. Volkova P. A. Korobeynikov A. I. Nazarova S. A. Petrov S. V. Sufiyarov V. G. Clear statistics, use R!. M.: DMK Press, 2014. 298 p.
- Smirnov N. N. Chydoridae of the fauna of the world. (Novaya seriya, AN SSSR. Zool. in-t. Fauna SSSR. Rakobraznye; No. 101; T. 1. Vyp. 2). L.: Nauka, 1971. 531 p.
- Tashlykova N. A. Ecological features of phytoplankton development in the deltaic channels of the Selenga River and Cherkalovo Sor (Lake Baikal): Dip. ... kand. biol. nauk. Ulan-Ude, 2009. 207 p.
- Vaynshteyn B. A. On the assessment of similarities between biocenoses, *Biologiya, morfologiya i sistematika vodnyh organizmov*. L.: Nauka, 1976. P. 156–164.
- Visser P. M., Massut L., Huisman, J., Mur L. R. Sedimentation losses of *Scenedesmus* in relation to mixing depth, *Arch. Hydrobiol.* 1996. Vol. 136. P. 289–308.
- WoRMS: World Register of Marine Species. 2022. URL: <http://www.marinespecies.org> (data obrascheniya: 18.11.2021).
- Zamana L. V. Miheev I. E. Assessment of the impact of the projected Amazar reservoir on the ichthyofauna of the Upper Amur basin, *Nauchnye osnovy ekologicheskogo monitoringa vodohranilisch: Materialy Vserop. nauch, prakt. konf. Habarovsk: IVEP DVO RAN*, 2005. P. 135–138.
- Zykova E. H. Zooplankton of the Amazar River in the area of the projected pulp mill, *Kulaginskije chteniya: Tezisy XI Mezhdunar. nauch, prakt. konf. Chita: ZabGU*, 2011. P. 135–137.



УДК 502.173:630.64(571.13)

К ВОПРОСУ ОБ ИСПОЛЬЗОВАНИИ МЕТОДИКИ ООН ДЛЯ ОЦЕНКИ ЛЕСНЫХ РЕСУРСОВ КАК АКТИВНОЙ ЧАСТИ ПРИРОДНОГО КАПИТАЛА ОМСКОЙ ОБЛАСТИ В КОНТЕКСТЕ УСТОЙЧИВОГО РАЗВИТИЯ

БАЖЕНОВА
Ольга Прокопьевна

доктор биологических наук, ФГБОУ ВО Омский государственный аграрный университет им. П. А. Столыпина, op.bazhenova@omgau.org

КОСТЕРОВА
Валентина Васильевна

ФГБОУ ВО Омский государственный аграрный университет им. П. А. Столыпина, vv.kosterova06.06.01@omgau.org

ЛАПТЕВ
Николай Иннокентьевич

ФГБОУ ВО Национальный исследовательский Томский государственный университет, experteco@mail.ru

Ключевые слова:
устойчивое развитие
природный капитал
экосистемные услуги
древесные ресурсы
Омская область

Аннотация: Леса Омской области, занимающие почти половину ее общей площади, являются ценными не только с точки зрения развития экономики региона, но и в свете концепции устойчивого развития. Лесные ресурсы включаются в активную часть природного капитала региона и предоставляют ряд важных экосистемных услуг. Среди них выделяются ресурсообеспечивающие экосистемные услуги, представляющие леса Омской области в качестве источника древесины. На основании данных по физическому учету древесных ресурсов Омской области за 2015–2020 гг. проведен анализ изменения их объема, выявлены основные причины изменения показателей за указанный период. Для определения физического объема древесных ресурсов использована методика ООН в рамках Системы природно-экономического учета. Выявлено отсутствие данных по объему нелегальной древесины и лесовосстановительных работ отдельно по лиственным и хвойным лесам. Представлена структура лесов Омской области по группам возраста и породам. Проведен анализ динамики изменения объема древесины, проданной на корню. Выделены основные пользователи древесных ресурсов Омской области. Даны рекомендации по увеличению эффективности системы управления лесными ресурсами как активной частью природного капитала Омской области. Современное состояние лесов Омской области с точки зрения обеспеченности древесными ресурсами является устойчивым.

© Петрозаводский государственный университет

Рецензент: А. В. Марковский

Получена: 21 июля 2022 года

Подписана к печати: 27 декабря 2022 года

Введение

В рамках концепции устойчивого развития, принятой мировым сообществом в 1992 г. (Бобылев, 2019), существует понятие природного капитала, которое характеризует имеющиеся у страны природные ресурсы с

точки зрения рационального использования и эффективного управления. Структура природного капитала состоит из активной и пассивной частей. Активная часть характеризуется способностью к самовоспроизведению, а пассивная включает в себя условно не воз-

обновляемые элементы природной среды (Усенко, 2009).

Леса являются важнейшим экоресурсом планеты, они обладают способностью к восстановлению и возобновлению и относятся к активной части природного капитала (Усенко, 2009). Принцип рационального природопользования особенно важен в вопросе эксплуатации лесных фондов планеты. Распределение лесного покрова планеты является неравномерным, причем использование данного ресурса зависит в первую очередь от хозяйствующих на территории субъектов. Именно поэтому важно иметь эффективную систему управления лесными ресурсами, основанную на мониторинге физического и стоимостного объема лесов как на федеральном, так и региональном уровне.

Цель данного исследования – рассчитать физический объем древесных ресурсов Омской области по состоянию на период 2015–2020 гг. по методике ООН в рамках Системы природно-экономического учета.

Материалы

В России площадь покрытых лесной растительностью земель составляет 795 млн гектар (46.4 % площади России). При этом на долю земель лесного фонда приходится 96 % покрытых лесом площадей (766.6 млн гектар) и 2 % – на земли особо охраняемых природных территорий (Глобальная оценка лесных ресурсов, ФАО, 2020).

Российские леса имеют глобальное значение с точки зрения их площади, объемов стока углерода, влияния на глобальный климат и потенциала в качестве возобновляемого ресурса. Леса России играют ключевую роль и с точки зрения сохранения биоразнообразия и обеспечения экосистемных услуг (Лескинен, 2020). В 2010 г. под эгидой ООН было проведено исследование «Оценка экосистем на пороге тысячелетия». В представленном докладе ООН экосистемные услуги лесов подразделяются на четыре категории (Ценность лесов: плата за экосистемные услуги в условиях «зеленой» экономики, 2014):

1. Ресурсообеспечивающие услуги. Лесные экосистемы являются источником полезных материальных продуктов, таких как продовольствие, древесина, волокно и топливо.

2. Регулирующие услуги. Так называемые предохранительные функции лесов, их роль в борьбе с эрозией, предотвращении наводнений, регулировании климата, секвестрации углерода и очищении воды.

3. Культурные услуги. Леса являются источником эстетических ценностей, позволяют восстанавливать духовные силы, служат местом для рекреационной и познавательной деятельности, т. е. поставщиком услуг для индустрии туризма.

4. Поддерживающие услуги. Функции, которые выполняют лесные экосистемы, будучи «инкубатором» других экологических благ, например круговорота питательных веществ и почвообразования. К этой категории также относятся услуги, связанные с сохранением биоразнообразия, например, с сохранением различных видов и среды их обитания.

В целом леса являются значительным поглотителем углерода, но могут служить и его источником, если они расположены на многолетней мерзлоте или подверглись природным нарушениям (Лескинен, 2020).

Величина лесных ресурсов может снижаться как по естественным причинам, так и под воздействием антропогенных факторов. Так, например, на леса влияет глобальное изменение климата: число случаев экстремальных явлений и гидрологических угроз в период с 2000 по 2018 г. возросло почти в 3 раза. В связи с этим повышается интенсивность повреждения лесов с последующими эмиссиями и нарушением устойчивого потока углерода в лесах (Лескинен, 2020).

Основной причиной гибели лесов на планете, по данным Института мировых ресурсов (World Resources Institute, WRI), являются пожары, при этом мировым лидером по сокращению площади лесных территорий по этой причине является Россия (Всемирный фонд дикой природы (WWF), 2021).

2021 г. является рекордным в России с начала XXI в. по общей площади лесных пожаров. По данным информационной системы дистанционного мониторинга (ИСДМ) Рослесхоза, по состоянию на 02.09.2021 г. пожарами была охвачена территория, покрытая лесом, общей площадью 12.5 млн га, в т. ч. по Омской области – 0.5 млн га (Итоги работы Главного управления лесного хозяйства Омской области, 2022).

Следует отметить, что в данную статистику не входит учет выгорания молодых, преимущественно еще не сомкнувшихся, лесов, которые гибнут при весенних палах сухой травы на заброшенных землях сельскохозяйственного назначения. Такие участки образуются в силу низкой продуктивности, труднодоступности или отсутствия людей, которые могли бы их интенсивно обрабатывать, но

в большинстве случаев они подходят и для развития лесоводства. Площадь сгоревших молодых лесов может достигать до нескольких миллионов гектаров, в основном в регионах юга Сибири и Дальнего Востока. Так как поросль молодого леса по закону не считается полноценным древесным ресурсом (Лесной кодекс РФ, 2006), такие потери не учитываются в государственной статистике, но являются огромной проблемой для социально-экономического развития территорий (ТАСС. Лесные пожары в России, 2022).

Кроме того, к снижению объемов лесных ресурсов приводит различная хозяйственная деятельность, в т. ч.:

- промышленная заготовка древесины;
- расчистка лесов под использование земель в сельском хозяйстве;
- строительство;
- добыча полезных ископаемых;
- промышленные выбросы;
- сведение лесов при строительстве ГЭС (Всемирный фонд дикой природы (WWF), 2021).

Для Омской области активная часть природного капитала в виде лесов имеет несомненно большую значимость (Костерова, Баженова, 2021), поскольку они занимают 42 % от общей площади области и играют важную роль в развитии экономики региона.

По данным на 2020 г., площадь земель лесного фонда в Омской области составляет 5.9 млн га, в т. ч. лесные земли занимают 4.7 млн га (79 %), нелесные – 1.2 млн га (21 %). По целевому назначению леса Омской области подразделяются на защитные (1.1 млн га) и эксплуатационные (4.8 млн га). Резервные леса отсутствуют. Площадь покрытых лесной растительностью земель составляет 4.5 млн га с запасом лесных насаждений 642.0 млн м³, в т. ч. хвойных насаждений – 1.1 млн га с запасом 144 млн м³. К основным хвойным породам относятся сосна, ель, пихта, лиственница, кедр. Мягколиственные насаждения составляют 3.5 млн га с запасом 498 млн м³, к основным лиственным породам относятся береза, осина, липа (Итоги работы Главного управления лесного хозяйства Омской области, 2022).

Наибольшая часть лесных насаждений сосредоточена на севере области, куда входят Тарский (лесистость составляет 67.6 %), Седельниковский (62.9 %) и Тевризский (61.5 %) районы. В южных районах области лесистость низкая и колеблется от 0.3 % в Русско-Полянском районе до 1.4 % в Одес-

ском (Итоги работы Главного управления лесного хозяйства Омской области, 2022).

Методы

Понятие и метод учета лесов и лесистой земли устанавливаются в соответствии с определением этих видов земель Продовольственной и сельскохозяйственной организацией Объединенных Наций (ФАО) (2020). Леса определяются как участки земли площадью более 0.5 га с деревьями высотой более 5 м и лесным покровом более 10 % или с деревьями, способными достичь этих пороговых значений *in situ*. Для определения физического объема древесных ресурсов как активной части природного капитала была использована методика ООН в рамках Системы природно-экономического учета (Центральная основа Системы природно-экономического учета, 2012).

Для физического учета древесных ресурсов были использованы следующие показатели: запасы на момент открытия (объем расчетной лесосеки); белый поток (объем легально заготовленной древесины); серый поток (объем нелегально заготовленной древесины); истощение (объем использования древесины сверх расчетной лесосеки); другое накопление (объемы лесовосстановительных работ); другие изменения запаса (объем сгоревшей древесины при лесных пожарах); запас на момент закрытия (объем расчетной лесосеки). Данные для расчетов взяты из официальных источников (Итоги работы Главного управления лесного хозяйства Омской области, 2022), а также из базы данных Главного управления лесного хозяйства Омской области.

В настоящей работе мы рассматриваем только ресурсообеспечивающие экосистемные услуги лесов Омской области, т. к. другие их виды еще не имеют четко разработанной единой методологии учета и эколого-экономической оценки.

Результаты

За последние шесть лет показатели физического объема лесных ресурсов в Омской области менялись незначительно (таблица). Площадь лесовосстановительных работ («другое накопление») в 2020 г. составила 10593.8 га, т. е. увеличилась в 2.3 раза по сравнению с 2015 г. (4460 га). Другие изменения запаса выразились только в площади лесов, пострадавших от пожаров. В 2020 г. эта цифра составила 408 га (уменьшилась по сравнению с 511 га в 2015 г.) (Итоги работы

Запасы и использование древесных ресурсов Омской области за 2015–2020 гг., млн м³

Год	Породы	Запас на момент открытия	Белый поток	Серый поток	Запас на момент закрытия
2015	Хвойные	1.3	0.29	–	1.3
	Лиственные	13.3	1.24	–	13.3
	Всего	14.6	1.53	0.018	14.6
2016	Хвойные	1.3	0.23	–	1.3
	Лиственные	13.3	1.32	–	13.3
	Всего	14.6	1.55	0.013	14.6
2017	Хвойные	1.3	0.28	–	1.3
	Лиственные	13.3	1.37	–	13.3
	Всего	14.6	1.65	0.018	14.6
2018	Хвойные	1.3	0.24	–	1.3
	Лиственные	13.4	1.43	–	13.4
	Всего	14.7	1.67	0.013	14.7
2019	Хвойные	1.3	0.23	–	1.3
	Лиственные	13.4	1.31	–	13.4
	Всего	14.7	1.54	0.009	14.7
2020	Хвойные	1.5	0.24	–	1.5
	Лиственные	13.2	1.20	–	13.2
	Всего	14.7	1.44	0.005	14.7

Главного управления лесного хозяйства Омской области, 2022). Данные по изменению объема лесов из-за наводнений, болезней или других причин в Управлении лесного хозяйства Омской области отсутствуют.

Ежегодный объем расчетной лесосеки в 2020 г. увеличился всего на 100 тыс. м³ (меньше 1 % от общего объема) по сравнению с 2015 г.

Следует отметить, что доля заготовок лиственных лесов значительно превышает долю хвойных, она составляет более 90 % от общего объема заготовок. Объем нелегально заготовленной древесины в 2020 г. снизился на 27 % по сравнению с 2015 г. Объем лесовосстановительных работ в 2020 г. увеличился на 42 % по сравнению с 2015 г.

Отсутствие данных по объему нелегальной древесины и лесовосстановительных работ отдельно по лиственным и хвойным лесам не дает возможности анализа этих показателей.

Обсуждение

По сравнению с предыдущим десятилетием (Баженова, Лапа, 2015) площадь земель лесного фонда в Омской области практически не изменилась, самые крупные изменения произошли в структуре лесов: площадь защитных лесов возросла на 13 % и достигла 11000 км², а эксплуатационных снизилась на 3

% и составила 48000 км². Общий запас лесных насаждений увеличился на 3 % и составил 642.0 млн м³, в основном за счет увеличения лесистости северных районов. В южных районах лесистость увеличилась незначительно – в Одесском районе на 0.2 %, в Нововаршавском – на 0.1 % (Итоги работы Главного управления лесного хозяйства Омской области, 2022).

В структуре лесов Омской области преобладают лиственные породы (76 %), к ним относятся береза, осина, липа, тополь. Доля хвойных пород, представленных сосной, елью, пихтой, лиственницей, кедром, составляет 24 % (Баженова и др., 2022; Костерова, Баженова, 2022). Но показателем устойчивости лесопользования является именно высокая доля хвойных лесов, обладающих высокой способностью к депонированию углерода и выполняющих одну из важнейших экосистемных функций леса – регулирующую (Замолодчиков, 2011). С другой стороны, наибольшее значение для углерододепонирующей способности лесных насаждений имеет их возрастная структура, причем в регионе преобладают спелые и перестойные насаждения, имеющие низкий потенциал в депонировании углерода (Шульпина, Баженова, 2022). Молодняки и средневозрастные группы, обладающие наиболее интенсивной

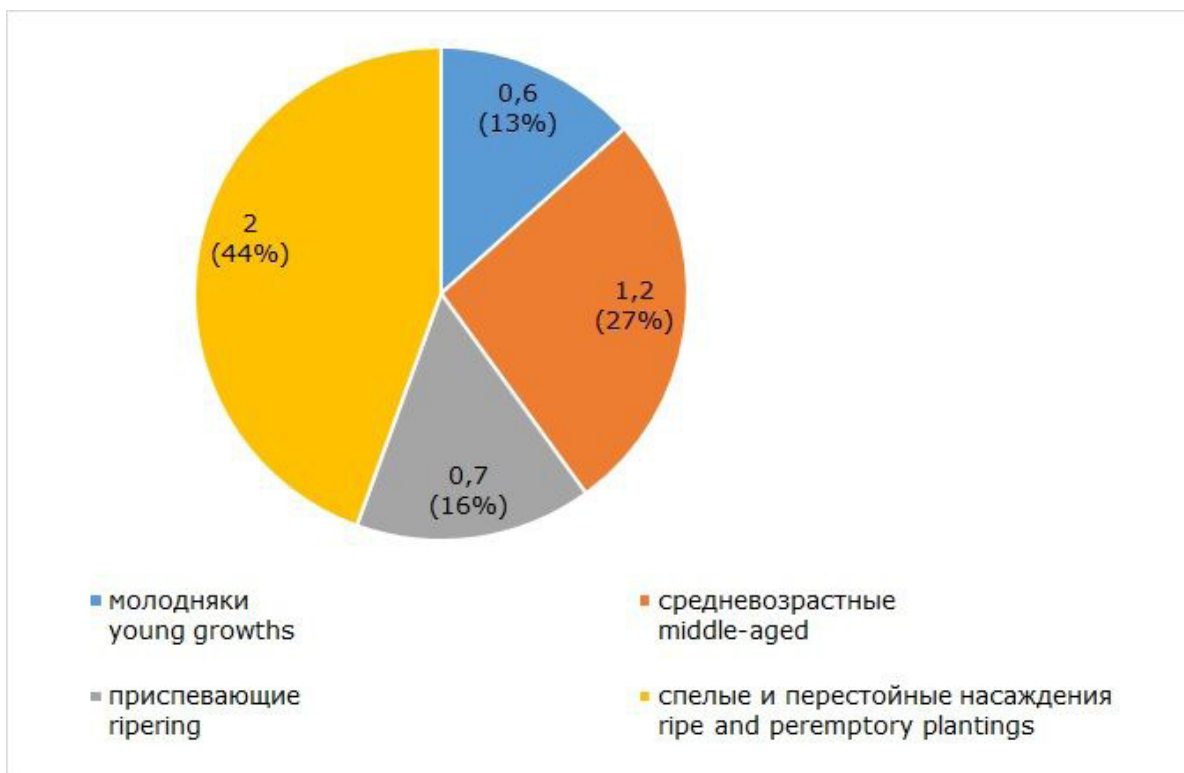


Рис. 1. Распределение лесов Омской области по группам возраста, млн га
Fig. 1. Distribution of forests of the Omsk region by age groups, million hectares

углероддепонирующей способностью, составляют менее половины (40 %) общего объема лесов (рис. 1).

По проведенным нами расчетам, в регионе не наблюдается изменения объемов использования древесных ресурсов, что указывает на стабильность в интенсивности эксплуатации лесов.

Среди пользователей древесных ресурсов можно выделить такие субъекты, как коммерческие предприятия и организации, муниципальные службы и население (Итоги работы Главного управления лесного хозяйства Омской области, 2022). Главным пользователем древесных ресурсов по объему проданной древесины на корню в Омской области является население региона, на втором месте находятся коммерческие предприятия и организации (рис. 2).

В динамике общего объема проданной древесины за рассматриваемый период прослеживается выраженная тенденция увеличения объема древесины, проданной предприятиям и организациям, и, наоборот, снижение объема древесины, проданной муниципальным службам.

Следует отметить, что использование объема расчетной лесосеки («запас на момент открытия») в регионе ежегодно не превышает 10 %. Вероятно, это связано с невозможностью использования остального ресурса

современными методами в современной логистической и потребительской ситуации.

Заключение

В целом в Омской области мы не видим уменьшения лесопокрытой площади, однако выражена проблема изменения возрастной структуры и породного состава.

Проведенные нами исследования показали, что методика ООН позволяет оценить фактическое состояние древесных ресурсов, она универсальна и проста для применения, дает возможность сравнивать базовые материалы разных регионов и государств.

С другой стороны, данные государственной российской статистики в области лесопользования не могут быть использованы в полной мере для расчетов по методике ООН из-за существенных отличий в сборе и идентификации показателей. Дальнейшие разработки в данной области позволят более корректно оценить лесные ресурсы Омской области в контексте устойчивого развития.

Во избежание системных ошибок и неточностей в учете и терминологии в области управления лесными ресурсами необходимо внедрять предложенную методику ООН как на региональном, так и федеральном уровнях и рекомендовать органам государственного управления адаптировать предложенную методику к российским реалиям,



Рис. 2. Динамика объема древесины, проданной на корню, тыс. м³/год
 Fig. 2. Dynamics of the volume of sale of standing timber, thousand m³/year

а также внести изменения в процесс сбора статистических данных.

Исследование проведено в рамках выполнения госбюджетной темы НИОКТР «Оценка

современного состояния и перспектив развития природного капитала Омской области» (рег. № АААА–А21–121012190053–3).

Библиография

- Адам А. М., Лаптев Н. И. Стратегия использования природного капитала региона на примере Томской области // Известия Самарского научного центра РАН. 2014. Т. 16, № 1 (3). С. 599–602.
- Баженова О. П., Лапа О. С. Критерии лесопользования как экологические индикаторы устойчивого развития Омской области // Омский научный вестник. 2015. № 2 (144). С. 248–252.
- Баженова О. П., Костерова В. В., Шульпина П. Н. Экосистемные услуги лесов Омской области // Экологические чтения–2022. Омск, 2022. С. 48–53.
- Бобылев С. Н. Зеленая экономика и цели устойчивого развития для России : Коллективная монография / Под науч. ред. С. Н. Бобылева, П. А. Кирюшина, О. В. Кудрявцевой. М.: Экономический факультет МГУ имени М. В. Ломоносова, 2019. 284 с.
- Всемирный фонд дикой природы (WWF). URL: <https://wwf.ru/resources/news/lesa/uchenye-nazvali-osnovnyu-prichinu-gibeli-lesov-na-planete> (дата обращения: 08.10.2021).
- Замолотчиков Д. Г. Системы оценки и прогноза запасов углерода в лесных экосистемах // Устойчивое лесопользование. 2011. № 4 (29). С. 15–22.
- Итоги работы Главного управления лесного хозяйства Омской области . URL: <http://omskportal.ru/oiv/gulh/otrasl/otchet> (дата обращения 10.01.2022).
- Костерова В. В., Баженова О. П. К вопросу о рациональном использовании лесных ресурсов в Омской области в контексте устойчивого развития // Экология и управление природопользованием: Сборник научных трудов V Всероссийской научно-практической конференции с международным участием, г. Томск, 26 ноября 2021 г. / Под ред. А. М. Адама. Вып. 5. Томск: Литературное бюро, 2022. 76 с.
- Костерова В. В., Баженова О. П. Природный капитал как инструмент рационального природопользования в Омской области // Экология и управление природопользованием. Экологическая безопасность территорий (проблемы и пути решения): Сборник научных трудов IV Всероссийской научно-практической конференции с международным участием, г. Томск, 27 ноября 2020 г. / Под ред. А. М. Адама. Вып. 4. Томск: Литературное бюро, 2021. 114 с.
- Лескинен П. Российские леса и изменение климата. Что нам может рассказать наука? / Под ред. П. Лескинен, М. Линднер, П. Дж. Веркерк, Г. Дж. Набуурс, Дж. Ван Брюсселен, Э. Куликова, М. Хассегава, Б. Леринк. Европейский институт леса, 2020. 136 с.

- Лесной кодекс Российской Федерации от 04.12.2006 № 200-ФЗ (ред. от 02.07.2021) (с изм. и доп., вступ. в силу с 01.09.2021) . URL: http://www.consultant.ru/document/cons_doc_LAW_64299 (дата обращения: 03.05.2022).
- Продовольственная и сельскохозяйственная организация Объединенных Наций (ФАО). Глобальная оценка лесных ресурсов 2020 года (ОЛР-2020) . URL: <https://www.fao.org/forest-resources-assessment/2020/ru> (дата обращения: 08.06.2022).
- Стратегия развития лесного комплекса Российской Федерации до 2030 года . Утверждена распоряжением Правительства Российской Федерации от 11 февраля 2021 г. № 312-р. URL: <https://www.garant.ru/products/ipo/prime/doc/400235155/?ysclid=lbuob5luei621561559>.
- ТАСС. Лесные пожары в России . URL: <https://tass.ru/proisshestiya/12442833> (дата обращения: 08.06.2022).
- Тишков А. А. Биосферные функции природных экосистем России . М.: Наука, 2005. 309 с.
- Усенко И. Б. Структура природного капитала как паритетного фактора производства // Вестник УГТУ–УПИ. 2009. № 4. С. 99–105.
- Федеральное агентство лесного хозяйства. Информационная система дистанционного мониторинга . URL: https://public.aviales.ru/main_pages/openform1.shtml?2021-09-02 (дата обращения: 10.06.2022).
- Ценность лесов: плата за экосистемные услуги в условиях «зеленой» экономики. Женевское исследование по сектору лесного хозяйства и лесной промышленности № 34 / ООН. Женева, 2014. 85 с.
- Центральная основа Системы природно-экономического учета . 2012. URL: https://unstats.un.org/unsd/envaccounting/seeaRev/CF_trans/SEEA_CF_Final_ru.pdf (дата обращения 03.06.2022).
- Шульпина П. Н., Баженова О. П. К вопросу об углероддепонирующей способности лесных насаждений на примере Омской области // Синтез науки и образования в решении экологических проблем современности: Материалы Международной научно-практической конференции. Воронеж, 3 июня 2022 г. / Отв. ред. Е. В. Моисеева. Воронеж, 2022. С. 51–58. URL: <https://vgltu.ru/nauka/konferencii/2022/ekologicheskieproblemi-sovremennosti> (дата обращения: 09.10.2022).

Благодарности

Авторы благодарят Национальный исследовательский Томский государственный университет (ТГУ) и лично А. М. Адама за методическую помощь в расчетах природного капитала. Также авторы выражают благодарность Главному управлению лесного хозяйства Омской области и лично Е. М. Старокожеву за помощь в сборе данных по лесопользованию в регионе.

ON THE ISSUE OF USING THE UN METHODOLOGY TO ASSESS FOREST RESOURCES AS AN ACTIVE PART OF THE NATURAL CAPITAL OF THE OMSK REGION IN THE CONTEXT OF SUSTAINABLE DEVELOPMENT

BAZHENOVA
Olga Prokopyevna

*D.Sc., Federal State Budgetary Educational Institution of Higher Education P.Stolypin Omsk State Agrarian University,
op.bazhenova@omgau.org*

KOSTEROVA
Valentina Vasilyevna

*Federal State Budgetary Educational Institution of Higher Education P.Stolypin Omsk State Agrarian University,
vv.kosterova06.06.01@omgau.org*

LAPTEV
Nikolay Innokentyevich

Federal State Budgetary Educational Institution of Higher Education National Research Tomsk State University, experteco@mail.ru

Keywords:

sustainable development
natural capital
ecosystem services
wood resources
Omsk region

Summary: Forests of the Omsk region, which occupy almost half of its total area, are valuable not only from the point of view of the development of the region's economy, but also in the light of the concept of sustainable development. Forest resources are included in the active part of the region's natural capital and provide a number of important ecosystem services. Among them, resource-providing ecosystem services are distinguished, representing the forests of the Omsk region as a source of wood. Based on data on physical accounting of wood resources of the Omsk Region for 2015–2020, the analysis of changes in their volume was carried out, and the main reasons for changes in indicators for the specified period were identified. To determine the physical volume of wood resources, the UN methodology was used within the framework of the Natural and Economic Accounting System. The absence of data on the volume of illegal wood and reforestation work separately for deciduous and coniferous forests was revealed. The structure of forests of the Omsk region by age groups and species is presented. The dynamics of the change in the volume of sale of standing timber was analyzed. The main users of wood resources of the Omsk region were identified. Recommendations are given to increase the efficiency of the forest resources management system as an active part of the natural capital of the Omsk region. The current state of the forests of the Omsk region in terms of the availability of wood resources is sustainable.

Reviewer: A. V. Markovskiy

Received on: 21 July 2022

Published on: 27 December 2022

References

- Adam A. M. Laptev N. I. Strategy of using the natural capital of the region on the example of the Tomsk region, *Izvestiya Samarskogo nauchnogo centra RAN*. 2014. T. 16, No. 1 (3). P. 599–602.
- Bazhenova O. P. Kosterova V. V. Shul'pina P. N. Ecosystem services of the forests of the Omsk region, *Ekologicheskie chteniya–2022*. Omsk, 2022. P. 48–53.
- Bazhenova O. P. Lapa O. S. Criteria of forest management as environmental indicators of sustainable development of the Omsk region, *Omskiy nauchnyy vestnik*. 2015. No. 2 (144). P. 248–252.
- Bobylev S. N. Green economy and sustainable development goals for Russia: *Kollektivnaya monografiya, Pod nauch. red. P. N. Bobyleva, P. A. Kiryushina, O. V. Kudryavcevoy. M.: Ekonomicheskiy fakul'tet MGU imeni M. V. Lomonosova*, 2019. 284 p.
- Central Framework of the System of Environmental and Economic Accounting. 2012. URL: <https://>

- unstats.un.org/unsd/envaccounting/seeaRev/CF_trans/SEEA_CF_Final_ru.pdf (data obrascheniya 03.06.2022).
- Federal Forestry Agency. Information system of remote monitoring. URL: https://public.aviales.ru/main_pages/openform1.shtml?2021-09-02 (data obrascheniya: 10.06.2022).
- Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO). Global Forest Resources Assessment 2020 (FRA 2020). URL: <https://www.fao.org/forest-resources-assessment/2020/ru> (data obrascheniya: 08.06.2022).
- Forest Code of the Russian Federation of December 4, 2006 № 200-FZ (as amended on July 2, 2021) (as amended and supplemented, effective from September 1, 2021). URL: http://www.consultant.ru/document/cons_doc_LAW_64299 (data obrascheniya: 03.05.2022).
- Kosterova V. V. Bazhenova O. P. Natural capital as an instrument of rational nature management in the Omsk region, Ekologiya i upravlenie prirodopol'zovaniem. Ekologicheskaya bezopasnost' territoriy (problemy i puti resheniya): Sbornik nauchnyh trudov IV Vserossiyskoy nauchno-prakticheskoy konferencii s mezhdunarodnym uchastiem, g. Tomsk, 27 noyabrya 2020 g., Pod red. A. M. Adama. Vyp. 4. Tomsk: Literaturnoe byuro, 2021. 114 p.
- Kosterova V. V. Bazhenova O. P. On the issue of rational use of forest resources in the Omsk region in the context of sustainable development, Ekologiya i upravlenie prirodopol'zovaniem: Sbornik nauchnyh trudov V Vserossiyskoy nauchno-prakticheskoy konferencii s mezhdunarodnym uchastiem, g. Tomsk, 26 noyabrya 2021 g., Pod red. A. M. Adama. Vyp. 5. Tomsk: Literaturnoe byuro, 2022. 76 p.
- Leskinen P. Russian forests and climate change. What science can tell us?, Pod red. P. Leskinen, M. Lindner, P. Dzh. Verkerk, G. Dzh. Nabuurs, Dzh. Van Bryusselen, E. Kulikova, M. Hassegava, B. Lerink. Evropeyskiy institut lesa, 2020. 136 p.
- SS. TASS. Forest fires in Russia. URL: <https://tass.ru/proisshestviya/12442833> (data obrascheniya: 08.06.2022).
- Shul'pina P. N. Bazhenova O. P. On the issue of the carbon-depositing ability of forest plantations on the example of the Omsk region, Sintez nauki i obrazovaniya v reshenii ekologicheskikh problem sovremennosti: Materialy Mezhdunarodnoy nauchno-prakticheskoy konferencii. Voronezh, 3 iyunya 2022 g., Otv. red. E. V. Moiseeva. Voronezh, 2022. P. 51–58. URL: <https://vgltu.ru/nauka/konferencii/2022/ekologicheskieproblemi-sovremennosti> (data obrascheniya: 09.10.2022).
- Strategy for the development of the forest complex of the Russian Federation until 2030. Utverzhdena rasporyazheniem Pravitel'stva Rossiyskoy Federacii ot 11 fevralya 2021 g. No. 312-r. URL: <https://www.garant.ru/products/ipo/prime/doc/400235155/?ysclid=lbuob5luei621561559>.
- The results of the work of the Main Department of Forestry of the Omsk Region. URL: <http://omskportal.ru/oiv/gulh/otrasl/otchet> (data obrascheniya 10.01.2022).
- The value of forests: payment for ecosystem services in a green economy. / Geneva Study on the Forestry and Forestry Sector № 34, OON. Zheneva, 2014. 85 p.
- Tishkov A. A. Biospheric functions of natural ecosystems in Russia. M.: Nauka, 2005. 309 p.
- Usenko I. B. The structure of natural capital as a parity factor of production, Vestnik UGTU–UPI. 2009. No. 4. P. 99–105.
- World Wildlife Fund(WWF). URL: <https://wwf.ru/resources/news/lesa/uchenye-nazvali-osnovnuyu-prichinu-gibeli-lesov-na-planete> (data obrascheniya: 08.10.2021).
- Zamolodchikov D. G. Systems for estimating and forecasting carbon stocks in forest ecosystems, Ustoychivoe lesopol'zovanie. 2011. No. 4 (29). P. 15–22.



УДК 57.02

СРАВНЕНИЕ ПАРАМЕТРОВ ТЕРМОРЕГУЛЯЦИИ ОБЫКНОВЕННОГО УЖА И ОБЫКНОВЕННОЙ ГАДЮКИ

ГАНЮШИНА

Наталья Дмитриевна

Петрозаводский государственный университет, ekoni@mail.ru

КОРОСОВ

Андрей Викторович

доктор наук, Петрозаводский государственный университет, korosov@mail.ru

ЛИТВИНОВ

Николай Антонович

кандидат наук, Пермский государственный гуманитарно-педагогический университет, litvinov@pspu.ru

ЧЕТАНОВ

Николай Анатольевич

кандидат наук, Пермский государственный гуманитарно-педагогический университет, chetanov@yandex.ru

Ключевые слова:

параметры терморегуляции
уж
гадюка
рептилии

Аннотация: Рассмотрены параметры терморегуляции двух симпатрических видов широко распространенных змей: гадюки обыкновенной (*Vipera berus* L.) и ужа обыкновенного (*Natrix natrix* L.). Произведен анализ уникальных данных, полученных путем непрерывной регистрации температуры тела рептилий логгерами. Расчет параметров произведен по оригинальной авторской методике и включает 6 показателей: максимальная высшая температура, максимальная типичная температура, медианная температура активности, температура во время баскинга, сумма температур, минимальная температура. Четыре из шести показателей у гадюки значимо выше, чем у ужа. Гадюка обнаруживает большую терпимость к низким температурам, но в то же время является более теплолюбивым видом, чем уж. Малоподвижная гадюка эффективно аккумулирует тепло, тогда как постоянная спонтанная активность ужа не позволяет ему достигать высоких значений температуры тела.

© Петрозаводский государственный университет

Подписана к печати: 27 декабря 2022 года

Введение

Широко распространенные виды змей способны поддерживать высокую дневную температуру тела и на Севере (Vitt, 1974) – в основном за счет смены форм терморегуляторного поведения (Черлин, 2012). Согласно теории физиологической регуляции гомеостаз осуществляется посредством отрицательной обратной связи (Эккерт и др., 1991). Побуждением для смены форм поведения (в т. ч. терморегуляторного) становится от-

клонение значения изучаемой физиологической характеристики от предзаданного уровня, от «штатного» параметра регуляции (Коросов, 2008). В последние годы мы предложили ряд температурных характеристик, которые имеют смысл параметров терморегуляции (Коросов, Ганюшина, 2020). Эти метрики позволяют выполнять достаточно точные статистически обоснованные сравнения параметров терморегуляции как между внутрипопуляционными группами, так и разными видами рептилий. Появление таких от-

личий, равно как и отсутствие, может иметь экологическую интерпретацию или, по крайней мере, послужить поводом для постановки вопроса об их биологическом смысле.

Целью данного сообщения является сравнение параметров терморегуляции двух видов змей.

Материалы

Параметры терморегуляции определяли для рептилий двух видов: обыкновенная гадюка *Vipera berus* (Linnaeus, 1758) и обыкновенный уж *Natrix natrix* (Linnaeus, 1758). Змеи были отловлены на территории Республики Карелия и в Пермском крае. В Карелииужи отлавливались на берегу р. Укса вблизи

поселка Райконкоски (61° с. ш. 31° в. д.); всего 3 особи. Обыкновенные гадюки были отловлены на острове Кижы (62° с. ш. 35° в. д.). Мы располагаем данными наблюдений для 31 особи гадюки, однако для выравнивания объемов выборок с ужами случайным образом были выбраны всего 3 особи. Наблюдения за животными проводились летом 2018 и 2019 гг. на базе биологического стационара КарНЦ РАН в д. Гомсельга (62° с. ш. 33° в. д.). В Пермском крае отлов змей выполнялся в весенне-летний период 2010, 2011 и 2014 гг. в окрестностях деревни Киселево (57° с. ш. 57° в. д.). Здесь наблюдения проводились на протяжении всего теплого периода.

Таблица 1. Характеристики наблюдавшихся змей

№	Вид	Цвет	Пол	Масса	Длина	Регион
12	Vb	черный	f	115	57	Карелия
19	Vb	зеленый	f	125	55	Карелия
20	Vb	темно-зеленый	f	165	59	Карелия
24	Vb	светлый	m	143	63	Пермь
25	Vb	черная	m	121	60	Пермь
27	Nn	оливковый	f	98	61	Карелия
28	Nn	оливковый	f	340	84	Карелия
29	Nn	оливковый	f	330	90	Карелия
103	Nn	оливковый	f	-	95	Пермь
105	Nn	оливковый	f	-	92	Пермь

Методы

Температура тела и окружающей среды измерялась с помощью температурных датчиков (логгеров) двух типов ДТНЗ-28 (ООО «Эмби ресерч» / LLC EMBI Research Новосибирск) и DS1921, которые позволяют накапливать большие объемы данных – до 28000 отсчетов. Температура тела фиксировалась в разных случаях с интервалом раз в 2 минуты (Карелия), 5, 30 и 70 минут (Пермь), температура среды измерялась синхронно. Логгеры имплантировали змеям под кожу спины примерно посередине туловища. В целях анестезии перед операцией имплантации логгеров змей предварительно охлаждали в холодильнике: гадюк до 5 °С, ужей до 10 °С. В Карелии животные жили в течение 2–4 недель в вольере с типичным для этих мест укрытием (каменная гряда), питались травяными лягушками и мелкими серыми жабами. Гадюки Пермского края были выпущены в естественную среду и повторно отловлены в конце теплого сезона.

Сформированная по итогам наблюдений база данных представляет собой таблицу со

следующими полями: номер отсчета, дата, время суток, температура среды, номер особи, температура тела особи. Общий объем наблюдений в базе данных по Карелии составил 51609 записей для ужей и 62275 для гадюк, по Пермскому краю – 3647 записей для ужей и 1304 для гадюк.

По итогам наблюдений численно оценивались следующие температурные характеристики (Коросов, Ганюшина, 2020):

1. Максимальная высшая температура (T_{mh}) – самая высокая температура, зафиксированная у данной особи за все время наблюдений;

2. Максимальная типичная температура (T_{mt}) – теоретический предел распределения максимальных температур, устойчивая характеристика правой ветви частотного распределения температур;

3. Медианная температура активности (T_{act}) – модальный класс как оценка максимальной добровольной температуры (температура тела, превышение которой запускает поведенческие реакции для охлаждения);

4. Средняя температура во время ба-

скинга (T_b) – средняя температура тела особи при температуре воздуха в траве выше 23 °С;

5. Сумма температур, накопленных за минуту в дневное время с 8 до 18 часов (Sum), – количество градусов, приобретенное телом особи за 1 минуту, усредненное для всех дней наблюдений;

6. Минимальная температура (T_m) – самая низкая температура, зафиксированная у данной особи за все время наблюдений.

Обработка информации и статистический анализ проводились в среде программы R (R Core Team, 2012; Шипунов и др., 2014). Оценка значимости отличий параметров проводилась с помощью критерия Уилкоксона – Манна – Уитни (W). Принятый уровень значимости $p = 0.05$.

Результаты

Объединение змей из разных регионов в общие выборки мы посчитали возможным потому, что гадюки из-под Петрозаводска и Перми по своим терморегуляторным параметрам практически не отличаются (Коросов и др., 2021). Предварительная обработка данных по ужам показала аналогичные результаты, поэтому выборки были объединены.

В результате наблюдений установлено, что поведение разных видов змей в течение суток имеет как сходные черты, так и существенные отличия. Начало дневной активности ужа и гадюки обуславливается двумя экологическими факторами – уровнем освещенности и доступностью тепла.

В ночное время животные находятся в укрытии, температура которого определяет температуру тела змей – они постепенно остывают. Самая низкая температура тела примерно одинакова для обоих видов и наблюдается перед выходом из убежища – около 10 °С (рис. 1). Утренний свет является важным стимулом к выходу змей из укрытий (Коросов, Хилков, 2008). Расположившись недалеко от выхода из убежища, змеи ждут, когда температура субстрата перед норой существенно повысится, после чего выходят на поверхность каменной гряды или почвы. В дневное время гадюки и ужи, как правило, пребывают вне укрытий. Температурная кривая в ясный день имеет сложный (пилообразный) характер, но варьирует около определенных значений, что свидетельствует о явном терморегуляторном поведении. Гадюки стремятся поддерживать температуру тела на уровне 30–34 °С, ужи – 27–31 °С. Видеонаблюдения показывают, что удержание температуры в таком диапазоне происходит за счет соответствующих поведенческих реакций – из-за перемещения в более теплое или прохладное место, при изменении позы и положения тела относительно солнца. Оба вида проявляют теплолюбивость, стремление к теплу. Однако «предпочитаемые» температуры тела гадюки на 3–5 °С выше, чем у ужа. Такая ситуация характерна как для ясной погоды, так и для переменной облачности (рис. 2).

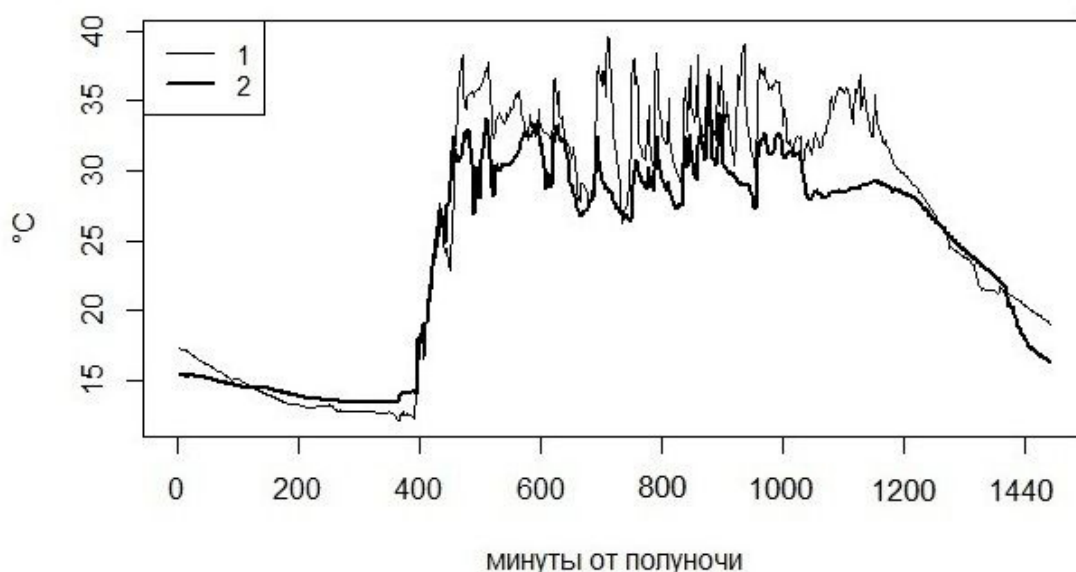


Рис. 1. Суточный ход температуры тела гадюки (1) и ужа (2) в ясный день (04.07.2019)
Fig. 1. The daily variation of body temperature of the common viper (1) and the grass snake (2) on a clear day (04.07.2019)

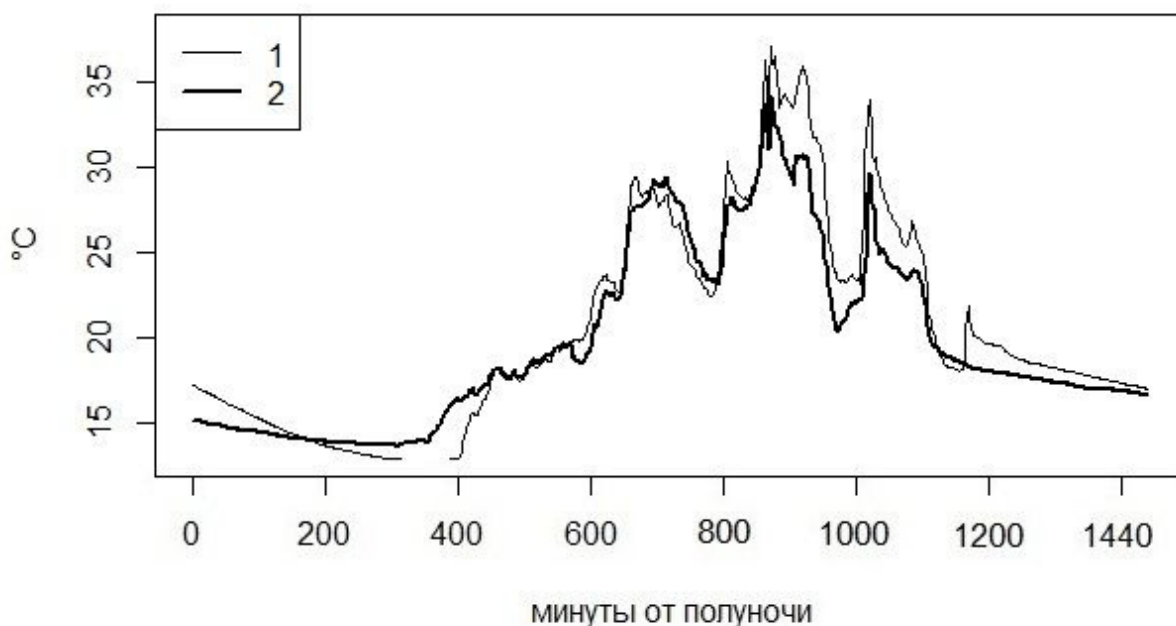


Рис. 2. Суточный ход температуры тела гадюки (1) и ужа (2) во время переменной облачности
 Fig. 2. The daily variation of body temperature of the common viper (1) and the grass snake (2) during variable cloud cover

Во время пасмурной погоды наблюдается противоположное: уж становится на 5–7 °С теплее гадюки. Этот феномен может быть объяснен особенностями поведения ужа. В светлое время суток ужи активно перемещаются по поверхности при любой погоде. Выходя из норы, даже в мелкий дождь ужи могут нагреваться от рассеянной солнечной радиации и окружающих предметов, в отличие от гадюк, остающихся в холодном укры-

тии. Вечером, при снижении инсоляции и температуры среды, змеи скрываются в убежище, где значения температуры их тел выравниваются. В темное время суток оба вида находятся в укрытиях.

Отличия показателей терморегуляции

Отличия терморегуляторных способностей видов проявляются практически на всех шести изучаемых параметрах (табл. 2, рис. 3).

Таблица 2. Значения температурных показателей двух видов змей

Вид	T _{mh}	T _{mt}	T _{act}	T _b	Sum	T _m
Vipera berus Карелия	41.4	38.5	33.7	31.9	26.4	6.5
	39.6	37.8	33.6	33.3	24.1	7.5
	39.6	38.3	33.7	33.6	24.8	8.1
Vipera berus Пермь	37.4	37.2	33.4	33.0	27.3	1.9
	38.2	36.8	33.6	33.6	28.3	8.4
	M	39.24	37.72	33.6	33.08	26.18
sd	1.53	0.72	0.12	0.70	1.73	2.66
m	0.63	0.29	0.05	0.29	0.71	1.09
Natrix natrix Карелия	33.3	32.9	31.5	24.2	22.7	13.8
	39.1	35.3	31.6	30.2	22.9	10.4
	37.6	35.3	31.2	27.7	21.4	8.8
Natrix natrix Пермь	36.9	34.8	31.2	26.3	18.6	5.5
	38.1	36.3	31.6	26.6	17.9	11.4
	M	37	34.92	31.42	27	20.7
sd	2.22	1.25	0.20	2.19	2.32	3.09
m	0.91	0.51	0.08	0.89	0.95	1.26
p	0.0936	0.0119	0.0111	0.0119	0.00793	0.0952
W	21	25	25	25	25	4

Максимальная высшая температура (T_{mh}) у гадюк ($39.24\text{ }^{\circ}\text{C}$) существенно выше, чем у ужей ($37\text{ }^{\circ}\text{C}$), но значимых различий между представленными выборками не было. Причина состоит в высокой изменчивости показателей в небольших выборках для ужей и гадюк. Среди ужей одна особь была молодой с низкой терпимостью к перегреву.

Предположив, что увеличение объемов выборок приведет к выявлению значимых отличий этого параметра, мы сравнили выборку ужей и выборку для всех гадюк (31 особь); отличия стали значимыми. В целом гадюки демонстрируют большую терпимость к высоким температурам.

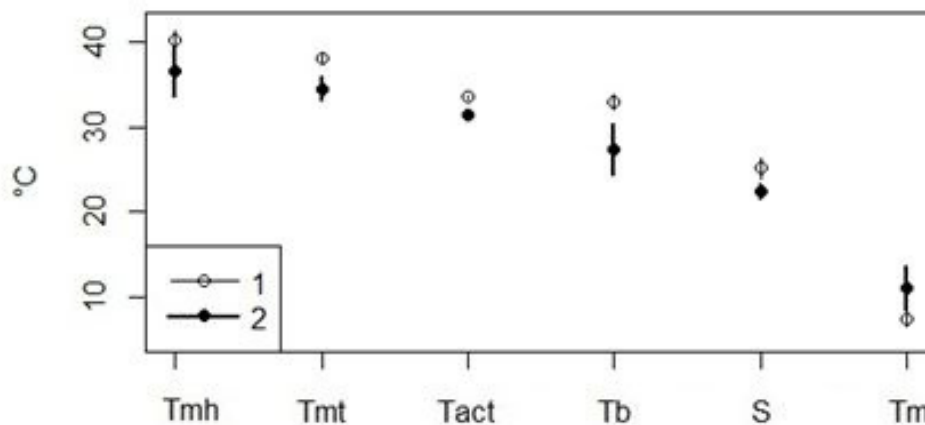


Рис. 3. Средние значения температурных показателей (точка) и их стандартное отклонение для ужа (1) и гадюки (2)

Fig. 3. Average values of temperature indicators (point) and their standard deviation for grass snake (1) and adder (2)

Обнаружены значимые отличия оценок максимальной типичной температуры (T_{mt}) – $37.7\text{ }^{\circ}\text{C}$ у гадюки против $34.9\text{ }^{\circ}\text{C}$ у ужа, что указывает на большую «теплоустойчивость» гадюк.

Стремление гадюк нагреться до более высоких температур проявляется и в наличии значимых отличий для показателя средняя температура во время баскинга (T_b): у гадюк он на $5\text{ }^{\circ}\text{C}$ выше, чем у ужей. Малоподвижная гадюка посредством баскинга целенаправленно обеспечивает наибольшую температуру тела, избегая перегрева.

Сумма накопленных температур (Sum) у гадюк ($26.18\text{ }^{\circ}\text{C}$) значимо выше, чем у ужей ($20.7\text{ }^{\circ}\text{C}$), что говорит об их способности более эффективно аккумулировать тепло, пребывая в одинаковой тепловой обстановке.

Минимальная температура тела (T_m) обусловлена окружающей тепловой обстановкой одних и тех же укрытий для обоих видов, поэтому значимые отличия отсутствуют.

Отличия распределений температур

Отдельные параметры терморегуляции характеризуют определенные позиции на графике обобщенного распределения температуры тела животных в течение суток (рис. 4). Для гадюк можно отметить три явных моды, для ужа – всего две.

Значения температуры, формирующие первый пик ($13\text{--}17\text{ }^{\circ}\text{C}$), определяются тепловой обстановкой в укрытиях, где змеи пребывают ночью и при пасмурной погоде. Эти пики у гадюк и ужей совпадают.

Второй пик ($23\text{ }^{\circ}\text{C}$) соответствует периодам, когда потоки тепла от солнца уже достаточны для запуска поведенческой терморегуляции («стремление в тепло»), но еще не позволяют достичь высоких температур тела, это наблюдается при переменной облачности и пребывании змей в легких укрытиях, в воде, на прохладном субстрате. Этот уровень был принят нами как минимальный порог для формирования выборки, по которой рассчитывалась средняя температура тела во время баскинга (T_b). Здесь уже видны межвидовые отличия: гадюки явно предпочитают более высокие температуры.

Последний пик на уровне $33\text{--}35\text{ }^{\circ}\text{C}$ формируется только на данных для гадюки. При достижении таких температур запускается реакция ухода от перегрева: гадюки уползают на прохладный субстрат, изменяют положение тела относительно солнца и пр. Модальное значение ($34.0\text{ }^{\circ}\text{C}$) было определено нами как «максимальная добровольная температура» и оценивается путем сопоставления форм поведения змей с температурой

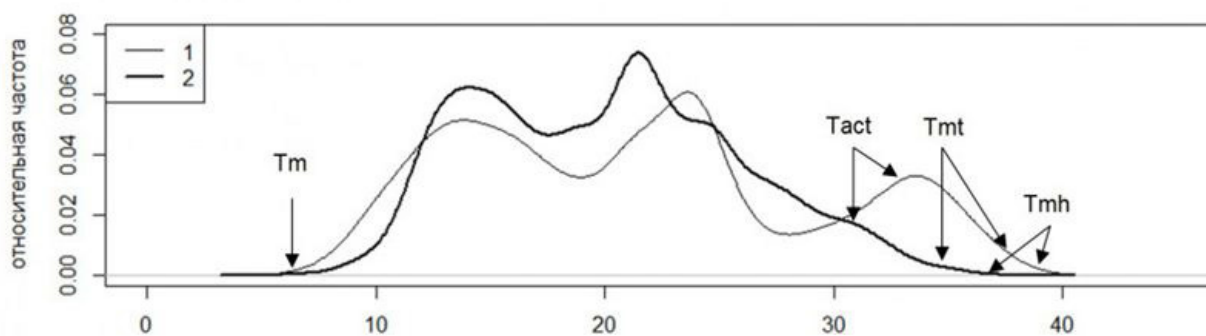


Рис. 4. Параметры терморегуляции на частотном распределении температуры тела гадюк (1) (3579 отсчетов) и ужей (2) (55256 отсчетов)

Fig. 4. Thermoregulation parameters on the frequency distribution of body temperature in common vipers (1) (3579 counts) and grass snakes (2) (55256 counts)

их тела (Коросов, Ганюшина, 2019, 2021). На диаграмме распределения температуры тела ужа нет выраженного третьего пика.

Обсуждение

Рассматривая суточную динамику температуры тела двух видов змей, мы видим сходство реакции на внешние условия и отличия в терморегуляторных механизмах.

Период суточной активности (моменты выхода из ночного убежища и ухода в него) для обоих видов змей в целом совпадает и обусловлен доступной инсоляцией. Перепады дневной температуры тела у гадюк и ужей происходят по большей части синхронно – как следствие стохастического изменения уровня инсоляции в условиях переменной облачности.

Вместе с тем положение графика дневной температуры тела у гадюк на несколько градусов выше, чем у ужей, что свидетельствует о выборе гадюкой более прогреваемых локаций. Наблюдения показывают, что в то время, когда гадюка неподвижно греется под лучами солнца, уж находится в состоянии постоянной двигательной активности, попутно обретая тепло, поступающее от солнца и окружающих предметов и теряя его при теплообмене со средой. Тактика гадюки – обязательное нагревание до терпимого уровня. Тактика ужа – спонтанная двигательная активность в приемлемых термальных условиях. Эти особенности терморегуляторного поведения приводят к тому, что днем в 20 % случаев гадюка имеет более высокую температуру тела, чем уж. Иными словами, гадюки специализируются на аккумуляции тепловой энергии, тогда как ужи пассивно пользуются имеющейся теплотой

среды. При этом оба вида активно избегают перегрева. Однако для гадюки неприемлемая температура начинается с 38 °С, для ужа – с 35 °С. Таким образом, обыкновенная гадюка более эффективно использует тепловые ресурсы среды в умеренной зоне, чем обыкновенный уж, дольше остается нагретой до более высокой температуры, следовательно, имеет возможность осуществлять более интенсивный метаболизм.

Терморегуляторные параметры, рассчитанные нами для ужей, подтверждают данные других авторов. Так, началом терморегуляции ужей называется температура тела 27.7 °С (Isaac, Gregory, 2004), что соответствует полученной нами температуре тела во время баскинга (27 °С). Ранее проведенные сравнительные исследования гадюки и ужа согласовываются с нашим общим выводом: находясь в одинаковых условиях, гадюки в течение дня имеют более высокую температуру тела, чем ужи, т. е. являются более теплолюбивым видом (Gaywood, 1990; Rutskina et al., 2009).

Единственной причиной, которая объясняет эти отличия, является разница в характере размножения – откладка яиц ужом, но вынашивание и яйцеживорождение у гадюки. При дефиците тепла в условиях Севера единственный способ успешного развития детенышей в течение сезона – это их активное нагревание для обеспечения необходимого уровня метаболизма и скорости реакций. В литературе показано, что недостаток тепла при плохой погоде летом является причиной гибели самок с недоразвитыми зародышами (Madsen, 1989). Это и приводит гадюк к тактике поддержания как можно более высокой температуры, не превышающей

порога температурной выносливости. Таким образом, на распределении значений температуры тела формируется третий пик, который должен быть характерен и для других эффективно терморегулирующих видов.

Итак, почти все параметры терморегуляции у гадюк выше, чем у ужей, гадюки более эффективно используют тепловые ресурсы, они более теплолюбивы. Северная граница ареала у гадюки заходит за Полярный круг, на 1000 км севернее, чем у обыкновенного ужа, который занимает области гораздо южнее границы ареала обыкновенной гадюки (Ананьева и др., 1998). Кажется очевидным, что южные обитатели должны быть более теплолюбивы, чем обитатели Севера. Однако для обыкновенного ужа и обыкновенной гадюки, обитающих в одной климатической зоне, это не так. Вопрос о соотношении показателей терморегуляции для наших видов на южной границе ареала остается открытым.

Библиография

- Ананьева Н. Б., Боркин Л. Я., Даревский И. С., Орлов Н. Л. Земноводные и пресмыкающиеся. М.: АБФ, 1998. 576 с.
- Коросов А. В. Двухконтурная отрицательная обратная связь и модель терморегуляции гадюки // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. 2019. № 2 (26). С. 96–104. DOI: 10.21685/2307-9150-2019-2-10.
- Коросов А. В., Ганюшина Н. Д. Максимальная температура тела как параметр терморегуляции рептилий: опыт статистической оценки на примере обыкновенной гадюки (*Vipera berus*) // Зоологический журнал. 2021. Т. 100, № 3. С. 307–316.
- Коросов А. В., Ганюшина Н. Д. Методы оценки параметров терморегуляции рептилий (на примере обыкновенной гадюки, *Vipera berus* L.) // Принципы экологии. 2020. № 4. С. 88–103. DOI: 10.15393/j1.art.2020.11322. URL: <https://ecopri.ru/journal/article.php?id=11322>.
- Коросов А. В., Литвинов Н. А., Ганюшина Н. Д., Четанов Н. А. Параметры терморегуляции обыкновенной гадюки (*Vipera berus* L.) в разных частях ареала // Принципы экологии. 2021. № 3. С. 54–63. DOI: 10.15393/j1.art.2021.12122. URL: <https://ecopri.ru/journal/article.php?id=12122>
- Коросов А. В., Хилков Т. Н. Количественная характеристика суточной активности обыкновенной гадюки // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. Сер. Естественные и технические науки. 2008. № 4. С. 52–55.
- Черлин В. А. Термобиология рептилий. Общая концепция. СПб.: Изд-во «Русско-Балтийский информационный центр "БЛИЦ"», 2012. 362 с.
- Шипунов А. Б., Балдин Е. М., Волкова П. А., Коробейников А. И., Назарова С. А., Петров С. В., Суфиянов В. Г. Наглядная статистика. Используем R! . М.: ДМК Пресс, 2014. 296 с.
- Эккерт Р., Рэндалл Д., Огастин Д. Физиология животных. Механизмы и адаптация. М.: Мир, 1991. Т. 1. 424 с.
- Gaywood M. J. Comparative thermal ecology of the British snakes. University of Southampton, Faculty of Science Department of Biology, 1990. 182 p.
- Isaac L. A., Gregory P. T. Thermoregulatory behaviour of gravid and non-gravid female grass snakes (*Natrix natrix*) in a thermally limiting high-latitude environment // Journal of Zoology. 2004. Vol. 264 (4). P. 403–409.
- Madsen Th. Ecology of *Vipera berus*: careful mother stay put // 1st World Congr. Herpetol. Canterbury, 11–19 sept. 1989. Canterbury, 1989. p. 0.
- R Core Team. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. 2012. URL: <http://www.R-project.org/>.
- Rutskina I. M., Litvinov N. A., Roshchevskaya I. M., and Roshchevskii M. P. Temperature Adaptation of the Heart in the Grass Snake (*Natrix natrix* L.), Common European Viper (*Vipera berus* L.), and Steppe Viper (*Vipera renardi Christoph*) (Reptilia: Squamata: Serpentes) // Russian Journal of Ecology. 2009. Vol. 40, No 5. P. 314–319.
- Vitt L. J. Body temperature of high latitude reptiles // Copeia. 1974. Vol. 1. P. 255–256.

Заключение

1. Суточный ход температур обыкновенного ужа и обыкновенной гадюки, обитающих в одной климатической зоне на северной границе ареала, характеризуется синхронностью реакций на внешние условия.
2. Все температурные характеристики, кроме минимальной температуры, у гадюк выше, чем у ужей.
3. Гадюка – более теплолюбивый вид, чем уж.
4. Гадюка обнаруживает большую терпимость к низким температурам.
5. Малоподвижная гадюка специализируется на нагревании и аккумуляции тепла. Постоянная спонтанная активность ужа не позволяет ему достигать высоких значений температуры тела.
6. Непрерывная регистрация температуры тела рептилий позволяет получить точную оценку эколого-физиологических параметров терморегуляции.

Благодарности

Авторы признательны Е. П. Иешко и С. В. Бугмырину, заведующим лабораторией паразитологии ИБ КарНЦ РАН, за предоставленную возможность проводить исследования на биологическом стационаре.

COMPARISON OF THERMOREGULATION PARAMETERS OF GRASS SNAKE AND COMMON VIPER

GANYUSHINA
Natalia Dmitrievna

Petrozavodsk state university, ekoni@mail.ru

KOROSOV
Anrey Victorovich

Ph.D, Petrozavodsk state university, korosov@mail.ru

LITVINOV
Nikolay Antonovich

PhD, Perm State Humanitarian Pedagogical University, litvinov@pspu.ru

CHETANOV
Nikolay Anatolyevich

PhD, Perm State Humanitarian Pedagogical University, chetanov@yandex.ru

Keywords:

thermoregulation parameters
grass snake
common viper
reptiles

Summary:

The parameters of thermoregulation of two sympatric species of widespread snakes are considered: the common viper (*Vipera berus* L.) and the grass snake (*Natrix natrix* L.). The analysis of unique data obtained by continuous recording of reptile body temperature by loggers was carried out. The calculation of the parameters was made by the original author's methodology and included 6 indicators: maximum highest temperature, maximum typical temperature, median activity temperature, temperature during basking, sum of temperatures, minimum temperature. Four out of the six indicators in the viper were significantly higher than in the grass snake. The viper shows greater tolerance to low temperatures, but, at the same time, is a more thermophilic species than the grass snake. The inactive common viper effectively accumulates heat, while the constant spontaneous activity of the grass snake does not allow it to reach high body temperatures.

Published on: 27 December 2022

References

- Anan'eva N. B. Borkin L. Ya. Darevskiy I. S. Orlov N. L. Amphibians and reptiles. M.: ABF, 1998. 576 p.
- Cherlin V. A. Thermal biology of reptiles. The general concept. SPb.: Izd-vo «Russko-Baltiyskiy informatsionnyy centr "BLIC"», 2012. 362 p.
- Ekkert R. Rendall D. Ogastin D. Animal physiology. Mechanisms and adaptation. M.: Mir, 1991. T. 1. 424 c.
- Gaywood M. J. Comparative thermal ecology of the British snakes. University of Southampton, Faculty of Science Department of Biology, 1990. 182 p.
- Isaac L. A., Gregory P. T. Thermoregulatory behaviour of gravid and non-gravid female grass snakes (*Natrix natrix*) in a thermally limiting high-latitude environment, *Journal of Zoology*. 2004. Vol. 264 (4). P. 403–409.
- Korosov A. V. Ganyushina N. D. Maximum body temperature as a parameter of thermoregulation in reptiles: the experience of statistical evaluation on the example of a common adder (*Vipera berus*), *Zoologicheskii zhurnal*. 2021. T. 100, No. 3. C. 307–316.
- Korosov A. V. Ganyushina N. D. Methods for estimating the parameters of thermoregulation in reptiles (by the example of the common viper, *Vipera berus* L.), *Principy ekologii*. 2020. No. 4. P. 88–103. DOI: 10.15393/j1.art.2020.11322. URL: <https://ecopri.ru/journal/article.php?id=11322>.
- Korosov A. V. Ganyushina N. D. To estimate the maximum voluntary temperature of a common adder, *Izvestiya vysshih uchebnyh zavedeniy. Povolzhskiy region*. 2019. No. 2 (26). P. 96–104. DOI: 10.21685/2307-9150-2019-2-10.
- Korosov A. V. Hilkov T. N. Quantitative characteristics of the daily activity of the common viper, *Uchenye zapiski Petrozavodskogo gosudarstvennogo universiteta. Ser. Estestvennye i tehnicheckie nauki*. 2008. No. 4. P. 52–55.
- Korosov A. V. Litvinov N. A. Ganyushina N. D. Chetanov N. A. Parameters of thermoregulation of the common viper (*Vipera berus* L.) in different parts of the range, *Principy ekologii*. 2021. No. 3. P. 54–63.

DOI: 10.15393/j1.art.2021.12122. URL: <https://ecopri.ru/journal/article.php?id=12122>

- Korosov A. V. Dvuhkonturnaya otricatel'naya obratnaya svyaz' i model' termoregulyacii gadyuki [Double-loop negative feedback and the viper thermoregulation model], *Uchenye zapiski Petrozavodskogo gosudarstvennogo universiteta. Ser. Estestvennye i tehicheskie nauki*. 2008. No. 1. P. 74–82.
- Madsen Th. Ecology of *Vipera berus*: careful mother stay put, 1st World Congr. Herpetol. Canterbury, 11–19 sept. 1989. Canterbury, 1989. p. 0.
- R Core Team. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. 2012. URL: <http://www.R-project.org/>.
- Rutskina I. M., Litvinov N. A., Roshchevskaya I. M., and Roshchevskii M. P. Temperature Adaptation of the Heart in the Grass Snake (*Natrix natrix* L.), Common European Viper (*Vipera berus* L.), and Steppe Viper (*Vipera renardi* Christoph) (Reptilia: Squamata: Serpentes), *Russian Journal of Ecology*. 2009. Vol. 40, No 5. P. 314–319.
- Shipunov A. B. Baldin E. M. Volkova P. A. Korobeynikov A. I. Nazarova S. A. Petrov S. V. Sufiyarov V. G. Visual statistics. Use R!. M.: DMK Press, 2014. 296 c.
- Vitt L. J. Body temperature of high latitude reptiles, *Copeia*. 1974. Vol. 1. P. 255–256.



УДК 591.5:599

К ПОПУЛЯЦИОННОЙ ЭКОЛОГИИ СРЕДНЕЙ БУРОЗУБКИ (*SOREX CAECUTIENS* LAXM.) В ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ АРЕАЛА. СООБЩЕНИЕ III. РАЗМНОЖЕНИЕ, ДЕМОГРАФИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИИ, ЛИНЬКА, ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ

ИВАНТЕР
Эрнест Викторович

д. б. н., Карельский Научный Центр РАН, ivanter@petsu.ru

Ключевые слова:

интенсивность репродукции
плодовитость
возрастная и половая структура популяции
закономерности и факторы динамики численности

Аннотация: На основе многолетних стационарных и экспедиционных исследований на таежном Северо-Западе России (1958–2018 гг.) анализируются популяционно-экологические особенности размножения, демографической структуры и динамики численности популяции средней бурозубки, в т. ч. связанные с ее обитанием в приграничной европейской части ареала. Установлено, что в этих условиях для вида характерен более продолжительный, длящийся со второй половины апреля до середины сентября, репродуктивный период, отличающийся участием в размножении в основном лишь взрослых, перезимовавших зверьков. Общее число выводков за сезон – два, чему соответствуют и два достаточно четких пика расселения сеголетков, приходящиеся на конец июня – начало июля и начало августа. Эмбрионов у одной самки бывает от 5 до 11, в среднем ($n = 21$) 7.7. Это несколько больше, чем у других видов наших землероек-бурозубок, и выше, чем у того же вида в других частях его ареала. Экологическая структура популяции характеризуется быстрым возрастанием доли сеголетков, составляющих уже в сентябре более 72 %. По годам возрастной состав популяции также меняется, коррелируя с интенсивностью размножения и общей численностью населения. Соотношение полов зависит от возраста, сезона года и состояния популяции. Численность заметно меняется по годам, но без сколько-нибудь четкой периодичности и в целом не синхронна с таковой фонового вида – обыкновенной бурозубки. Тем не менее за 60 с лишним лет наблюдений вырисовывается всего четыре и к тому же очень нечетких периода подъема, возникающих под влиянием достаточно сложного сочетания ряда экзо- и эндогенных факторов.

© Петрозаводский государственный университет

Подписана к печати: 27 декабря 2022 года

Введение

Несмотря на неослабевающий интерес к изучению биологии средней бурозубки, в т. ч. и в связи с ее относительной малочисленностью и своеобразием существования в европейской части ареала, экология и особенно размножение и динамика численности

вида в этих условиях по-прежнему остаются исследованными совершенно недостаточно. Настоящее сообщение, основанное на многолетних (1958–2018 гг.) стационарных и экспедиционных исследованиях, охвативших территорию Карелии и прилежащих регионов Восточной Фенноскандии, пред-

ставляет собой попытку восполнить этот существенный пробел. Обитая здесь на северо-западной периферии ареала, средняя бурозубка вырабатывает весьма эффективные структурно-популяционные адаптации и благодаря этому успешно преодолевает экстремальные экологические условия, сохраняя достаточно высокие показатели репродукции и стабильное положение в формирующемся населении мелких млекопитающих региона.

Материалы

Материалом для настоящего сообщения послужили многолетние сборы зверьков изучаемого вида, составившие в сумме 1879 добытых и исследованных средних бурозубок.

Методы

Для изучения размножения всех отловленных зверьков разделили на две возрастные группы. При этом в качестве основных возрастных критериев использовали форму (конфигурацию и состояние швов) черепа и степень стертости зубов, а в качестве второстепенных (вспомогательных) – особенности снашивания волосяного покрова на хвосте, лапах и ушных раковинах. Кроме того, в сомнительных случаях привлекали и некоторые другие показатели, в частности размеры тимуса, который, как известно, полностью involюирует к осени первого года жизни и у перезимовавших зверьков практически не выражен.

Особь первой возрастной группы (сеголетки) характеризуются высокой сжатой с боков черепной коробкой (череп «вздутый») и отсутствием гребней. Швы между костями хорошо заметны. Зубы имеют острые вершины и гребни. Эмаль коронок не стерта. Половая система, как правило, недоразвита. Тимус хорошо развит, его абсолютный вес достигает 30–170 мг. Хвост равномерно покрыт волосами («пушистый»). Волосяной покров на лапках и ушных раковинах хорошо развит и почти не имеет следов снашивания. В подавляющем большинстве случаев это неполовозрелые зверьки (subadultus).

Зверьки второй возрастной группы (перезимовавшие) отличаются утолщенным черепом с хорошо развитыми гребнями и слабо заметными швами, последние имеют зигзагообразный рисунок. Вершины промежуточных зубов в результате снашивания округленные, коренные зубы уплощены, с тупыми конусами и гребнями. Пигментация на

зубах почти не заметна. Волосяной покров хвоста, лап и ушных раковин сильно сношен, а местами совсем отсутствует («лысины»). Это половозрелые зверьки (adultus).

Различаются возрастные группы и по строению половой системы. У неполовозрелых самцов семенники очень малы и, как правило, имеют округлую форму (диаметр около 1 мм, вес не более 5–6 мг). Придатки семенника и семенные пузырьки недоразвиты. У половозрелых, перезимовавших бурозубок семенники значительно крупнее, имеют продолговатую форму (длина 5–16 мм, ширина 3–8 мм) и хорошо заметны даже у не вскрытых зверьков (в виде двух вздутых на нижней стороне тела). Придатки семенника, простатическая и куперова железы и семенные пузырьки очень хорошо выражены, последние наполнены спермой и сильно вздуты. У самцов, участвующих в размножении, кроме того, увеличены боковые кожные железы.

У молодых неполовозрелых самок матка полупрозрачная, тонкая и короткая, общая длина ее рогов составляет в среднем 8.6 (3.2–16.1) мм, тела 10.9 (1.5–24.3) мм. У взрослых зверьков тело матки составляет в среднем 59 % от длины рогов, а у молодых – 76 %.

У кормящих или ранее кормивших самок соски обсосаны и волосяной покров вокруг них сильно вытерт (особенно если самка кормит второй выводок), но у первых млечные железы лактируют, а у вторых – нет. У беременных на ранних стадиях в яичниках хорошо заметны розоватые желтые тела, позднее – эмбрионы на рогах матки, а сама матка сильно увеличена в длину и ширину. Плацентарные пятна образуются, но очень быстро (уже на 2–3-й день после родов) исчезают. Иногда удается определить и недавно оплодотворенных самок, признаки беременности у которых еще не выражены. В матке у таких самок бывает заметна мутная беловатая жидкость – сперма.

Сроки и интенсивность размножения зверьков определялись на основании принятого нами специального гистологического исследования полового цикла самцов и самок (Ивантер, 1975). Остальные исследования проводились по общепринятым методикам, неоднократно описанным в наших предыдущих публикациях (Ивантер, 1975, 2018, 2019, 2020а, б; Ивантер, Макаров, 2001), а также в методической сводке Е. В. Карасевой с соавторами (2008).

Кроме того, при анализе разовой пло-

витости и других показателей репродукции средней бурозубки и расчетов их достоверности, а также при оценке влияния экзо- и эндогенных факторов на ход и интенсивность размножения и динамику численности популяции нами применялись статистические приемы, включающие в себя проверку выборок на нормальность распределения, вычисление средних и их статистических ошибок (методы Стьюдента и Фишера) и проведение регрессионного и дисперсионного анализов, а также определение симметричности и асимметричности распределений, в т. ч. для выявления репродуктивных тенденций в микроэволюции (Ивантер, Коросов, 1992, 2011).

Изучение линьки волосяного покрова средней бурозубки, как и других мелких млекопитающих (Ивантер, 2021), проводилось обычными, использовавшимися в аналогичных исследованиях методами (Кузнецов, 1932; Бигман и др., 1948; Депарма, 1951; Когтева, 1963; Соколов и др., 1986). При этом особенно широко применялось «картирование» – зарисовка на коллекционных карточках с трафаретами контура шкурки изменений окраски мездры и расположения линных пятен. Кроме того, в световом микроскопе определяли функциональное состояние наружных покровов, дифференцировали зрелые волосы от растущих, различали пигментированные и непигментированные участки закладки волоса у изученных образцов кожи и волос. Необходимость световой микроскопии была в данном случае вызвана тем, что только с ее помощью можно, например, безошибочно отличить растущий зимний волос от окончательно выросшего летнего той же длины. Для этого достаточно рассмотреть под бинокулярным микроскопом строение волосяной луковицы: у зрелых волос оно закрытого (колбовидного) типа, а у растущих – открытого (сосочкового). Кроме того, закладка волос не везде сопровождается потемнением мездры. Поскольку волосы землероек имеют зонарную окраску и их концевые сегменты на разных участках шкурки неодинаковы по цвету (на спине темно-коричневые, на боках – бурые, а на брюхе – белые), то на боках и спине линные пятна бывают видны сразу, а на брюхе – лишь после того, как пробьются через кожу бывшие верхушки волос. Сегменты же стержня, лежащие ниже вершины, окрашены в черный цвет. Поэтому при микроскопии кожи с брюшка без видимых признаков

линьки легко обнаруживаются характерные изменения (в частности, функционирующие волосяные фолликулы), свидетельствующие о сезонной смене волос при так называемой скрытой пигментации.

Трудности в изучении линьки землероек связаны также с разновозрастным составом популяции. Продолжительность линьки одного зверька, как известно, невелика (Borowski, 1958). Но у всей популяции этот процесс растянут, и в один и тот же период в ее составе встречаются особи, находящиеся на разных стадиях линьки. Отсюда неизбежные сложности в определении последовательности и топографии сезонной смены шерсти.

Определение теплоизоляционных свойств шкурок (по удельной теплопроводности) выполняли с помощью специального прибора ИТ-3, изготовленного по нашему заказу для измерения теплопроводности небольших по размеру неметаллических объектов в Киевском институте технической теплофизики АН УССР. Существенное преимущество этого прибора заключается в большой чувствительности и точности, а также в том, что все необходимые для расчета теплопроводности величины получают при его использовании непосредственным измерением.

Результаты

Размножение

При выделении возрастных групп у средней бурозубки мы руководствовались теми же признаками, что и в отношении других представителей рода *Sorex*: выраженностью черепных гребней и швов между костями, степенью стертости зубов, опушенности хвоста, лап и ушей. Учитывались также развитие тимуса (у зимовавших он не развит) и состояние половой системы (табл. 1). Вместе с тем средняя бурозубка имеет некоторые специфические особенности, отличающие ее от других видов землероек. Прежде всего это касается размеров гонад, по которым средняя бурозубка уступает не только обыкновенной, но и малой бурозубке. Однако в этих рамках возрастные отличия выражены у нее достаточно четко, особенно в отношении длины и веса семенников. Что же касается размеров матки, то по этому признаку средних бурозубок разного возраста отличить трудно (крайние значения перекрываются, а средние довольно близки) – во всяком случае труднее, чем у других видов бурозубок.

Таблица 1. Характеристика половой системы средней бурозубки

Показатель	Зимовавшие	Прибылые
Самцы		
Число исследованных зверьков	28	205
Длина семенника, мм	6.4 (4.3–12.7)	1.1 (0.6–3.1)
Длина семенных пузырьков, мм	5.4 (4.5–6.5)	–
Вес двух семенников, мг	123 (71–144)	2.4 (1.0–5.2)
Самки		
Число исследованных зверьков	17	147
Суммарная длина рогов матки, мм	10.5 (6.5–16.2)	7.0 (2.3–11.9)
Длина влагалища (тела матки), мм	4.4 (2.3–6.7)	3.6 (1.0–6.4)

Можно отметить и видовую специфику в строении матки. У средних бурозубок индекс матки (отношение длины влагалища к суммарной длине рогов) составляет у молодых 50, а у старых 40 %. Это говорит, во-первых, о том, что половое созревание сказывается преимущественно только на удлинении рогов (длина влагалища почти не меняется с возрастом), во-вторых, об ином строении

матки у рассматриваемого вида. В сравнении с маткой обыкновенной землеройки матка средней бурозубки имеет более короткое тело и длинные рога, а в сопоставлении с малой, наоборот, более длинное тело и короткие рога. Напомним, что индекс матки у обыкновенной бурозубки составляет 65–75, у малой – 35–46 %.



Рис. 1. Поперечные срезы извитых канальцев семенника в состоянии покоя (а), активного сперматогенеза (б) и яичника самки в стадии фолликулярной активности (в) у средней бурозубки. Микрофото, $\times 400$

Fig. 1. Transverse sections of the convoluted tubules of the testis at rest (a), active spermatogenesis (б) and the female ovary at the stage of follicular activity (в) in the common shrew. Microphoto, $\times 400$

Мы не располагаем достаточным материалом, позволяющим точно установить фенологические сроки начала размножения средних бурозубок в Карелии. Это объясняется тем, что по большинству лет наблюдений отловленные перезимовавшие зверьки оказывались уже вступившими в размножение. Однако в те годы, когда работа на стационарах начиналась еще весной, отловы зверьков этого вида свидетельствовали об отсутствии у них признаков размножения (гона и течки) и в марте, и в первой половине апреля. Лишь в середине апреля часть зверьков уже готова к размножению.

В эти сроки у самцов размеры семенников увеличиваются до 7.5–8.1 мм, а их вес – до 160–180 мг. К этому времени достигают половой зрелости и самки. Суммарная длина рогов составляет у них 8.2–8.9 мм. Так что гон приходится в наших условиях, как, впрочем, и на большей части видового ареала, на конец апреля – начало мая. Своеобразие хода гаметогенеза у самцов и самок средней бурозубки подтверждают и гистологические исследования (рис. 1).

Первые беременные самки были добыты в Карелии 26.06.1959, 17.06.1986 и 19.06.2004 г. Однако сезон размножения у

средних бурозубок начинается здесь, очевидно, значительно раньше, поскольку в год массовых весенне-летних отловов в заповеднике «Кивач» (1959) молодых зверьков мы отлавливали, например, начиная с 11 июня. Судя по этой дате, спаривание средних бурозубок происходит в наших условиях в конце апреля, т. е. несколько раньше, чем у обыкновенной и малой. Самцы же этого вида с уже увеличенными семенниками, свидетельствующими об активном сперматогенезе, отлавливались нами с 22 апреля.

Таким образом, наиболее вероятные сроки начала репродуктивного цикла средней бурозубки в исследуемом регионе приходятся на последнюю декаду апреля – начало мая.

Отмеченные фенологические сроки начала репродуктивного периода подтверждаются и сопоставлением сроков первого появления в уловах молодых зверьков с известными периодами беременности (20 дней; Dehnel, 1952) и выкармливания молодых в гнезде (20–21 день; Dehnel, 1950; Abe, 1968). Так, в Карелии первые молодые особи этого вида начинают попадаться в ловушки и цилиндры в первой половине июня (8.06 и 11.06.1959, 7.06.1967, 7.06.2003 г.), в массе же это наблюдается в период с 10 по 21 июня, что соответствует началу периода спаривания средних бурозубок в конце апреля – начале мая. В 1959 г. последние беременные самки этого вида были отловлены 18.10 и 12.11.1959 г., правда, в другие годы их поминки приходились на гораздо более ранние сроки: обычно середину – конец сентября. Таким образом, весь период размножения у средней бурозубки продолжается в наших условиях около 5 месяцев, но наиболее интенсивно протекает в июле – августе.

Из добытых нами во все время исследований взрослых самок 6 оказалось только что оплодотворенными, 25 – беременными, 9 – одновременно беременными и подсосными (лактирующими), 13 – лактирующими и 8 – со следами недавнего размножения. Лишь у двух самок признаков размножения не было обнаружено вообще. Это говорит о достаточно большой интенсивности репродукции данного вида.

Взрослые самцы готовы к спариванию уже в апреле. У всех добытых в этот месяц зимовавших самцов семенники были достаточно упругие, превышали в длину 7 мм и содержали в придатках массу зрелых сперматозоидов. С этого момента они сохраняют сексуальную активность не только весь лет-

ний сезон, но и осенью. Во всяком случае, признаки затухания половой функции (потеря упругости семенников и др.) появляются у самцов чуть ли не на месяц позднее, чем у самок. В целом же степень сперматогенной активности семенников, если о ней можно судить по размерам и внешнему виду этого органа, у самцов средней бурозубки в течение всего лета и в начале осени остается на одном уровне.

Вплоть до сентября размножение продолжается весьма интенсивно, но в середине этого месяца, по-видимому, и заканчивается. Что же касается упомянутых выше случаев обнаружения беременных зверьков в октябре, тем более в ноябре (1959 г.), то их, скорее всего, следует отнести к артефактам.

Эмбрионов у одной самки было от 5 до 11, в среднем ($n = 21$) 7.7. Это несколько больше, чем у других видов землероек, и выше, чем у того же вида в других частях ареала (табл. 2). По рогам матки эмбрионы распределялись довольно равномерно: в правом обнаружено в среднем 7.4, в левом – 7.3. Рассасывания зародышей не отмечено.

Число генераций в течение года не менее двух, что доказывается поимкой кормящих самок, имеющих новую беременность. Кроме того, и в отловах молодых землероек намечаются два довольно заметных пика: 20–30 июня и 26 июля – 19 августа. Возможно, что часть самок имеет три выводка в течение лета, но прямых доказательств этому пока нет. Случаев размножения сеголеток мы не отмечали, и сомнительно, чтобы в наших условиях они вообще могли иметь место. В других регионах средней тайги Европейского Севера и Зауралья такое хотя и случается, но достаточно редко: доля сеголеток, участвующих в размножении, не превышает там 1.2–1.8 % (Рамазанова, 1983; Бобрецов, 2004). В то же время в Южной Сибири, Северо-Восточной Азии и Пермской области созревание и участие в размножении прибылых средних землероек – более или менее нормальное явление, охватывающее от 4–8 до 15–17 % и даже больше зверьков этой возрастной группы (Реймерс, 1966; Долгов и др., 1968; Ревин, 1989; Докучаев, 1990; Куприянова, 1994; Бобрецов, 2004). По данным Н. Е. Докучаева, сеголетки у средних бурозубок вступают в размножение, как правило, при низкой численности популяции. Но первым на обратную зависимость между числом зверьков, созревающих в год рождения, и общей численностью популяции обратил внимание Г. Штайн (Stein, 1961). Участие в размноже-

нии самок-сеголеток, таким образом, может являться у этого вида важным популяционным регуляторным механизмом, компенсирующим низкую численность бурозубок в отдельные годы.

Экологическая структура популяции

О темпах воспроизводства популяции средней бурозубки в Карелии говорят и особенности динамики ее возрастного и полового состава (табл. 3). Так, уже в середине июня прибылые составляют в среднем 72.4 % от общего числа отлавливаемых зверьков. К осени доля сеголеток еще более возрастает, а в августе – сентябре варьирует в пре-

делах 89–93 %, после чего к началу октября полностью вымирает. Это свидетельствует о достаточно высокой интенсивности размножения рассматриваемого вида в нашем регионе и общем высоком уровне воспроизводства популяции. По годам возрастной состав популяции также меняется, коррелируя с интенсивностью размножения и общей численностью популяции. Чем выше уровень размножения, тем больше доля молодых в отловах (1961, 1969, 1974, 1989, 2001 гг.). И наоборот, в годы с низким темпом репродукции, вследствие малочисленности молодых зверьков, возрастает удельный вес взрослых (зимовавших) особей (1976–1978,

Таблица 2. Плодовитость средней бурозубки в разных частях ареала

Район исследований	<i>n</i> пределы	Число эмбрионов на самку	Среднее	Источник
Карелия	21	5–11	7.7	наши данные
Башкирия			7.1	Снигиревская, 1947
Волжско-Камский край	3	6–8	7.0	Попов, 1960
Западная Сибирь	25	2–11	7.0	Юдин, 1962
в т. ч.				
Томская область	19	5–9	6.1	Юдин, 1962
Там же	5	4–8	6.7	Готов и др., 1978
Барабинская низменность	4	5–8	6.3	Готов и др., 1978
Приобье (Алтайский край)	5	7–11	7.0	Юдин, 1962
Горный Алтай	3	5–6	5.3	Юдин, Барсова, 1967
Юг Средней Сибири			6.0	Реймерс, 1966
Верхняя Лена	16	1–11	6.0	Реймерс, Воронов, 1963
Якутия	10	2–9	6.6	Тавровский и др., 1971
Северный Сахалин	2		6.0	Воронов, 1993
Север Дальнего Востока	8	4–8	7.1	Юдин и др., 1976
Бассейн Омолона	54	3–9	8.3	Докучаев, 1990
Восточное Прибайкалье	22	5–9	7.6	Матурова, 1982
Бассейн Чемиджа	44	2–11	7.5	Докучаев, 1990
Южная Якутия	22	1–8	5.7	Ревин, 1989
Алтай	20	4–8	5.4	Юдин и др., 1979
Урал	11	4–9	7.5	Большаков и др., 1996
Предверхоянье	11	5–11	8.3	Ревин и др., 1988
Коми	26	4–10	6.6	Куприянова, 1994
Печоро-Илычский заповедник	36	2–10	7.1	Бобрецов, 2004
Алтае-Саянская горная страна	21	4–14	9.5	Юдин и др., 1979
о. Хоккайдо	8	4–8	7.1	Abe, 1968

1981–1982, 1996–1997, 2011 гг.).

Соотношение полов зависит от возраста, сезона года и состояния популяции. Среди перезимовавших зверьков преобладают самцы, особенно в первую половину лета, когда они отличаются повышенной активностью, а самки заняты выкармливанием

молодняка, отсиживаются в гнездах и редко выходят на поверхность. У прибылых зверьков также отмечается несколько большая численность самцов, но причина здесь иная. Возможно, как и у обыкновенной бурозубки, это связано с преобладанием особей мужского пола среди эмбрионов.

Таблица 3. Возрастной и половой состав популяции средней бурозубки в Карелии

Место и сроки исследования	Число прибылых			Число зимовавших			Общее число зверьков	
	абс.	из них самцы, %	χ^2	абс.	из них самцы, %	χ^2	абс.	из них зимовавшие, %
Заповедник «Кивач» (1959–1961)	86	53.5	6.0	34	50.0	0.1	120	28.3
Пудожский район (1960–1962)	84	42.8	0.1	3	–	–	87	3.5
Питкярантский район (1967–2014)	843	55.0	1.8	112	76.7	1.0	959	11.7
Пряжинский район (2004–2016)	281	55.9	1.7	45	64.4	0.2	332	13.6
Всего	1294	54.5	1.6	194	68.0	0.1	1498	13.0
По месяцам: июнь	155	58.1	5.8	82	82.9	4.5	258	28.7
июль	421	52.5	5.0	54	63.0	0.1	447	10.1
август	544	52.8	0.2	52	36.5	0.9	647	6.6
сентябрь	113	49.6	2.8	6	–	–	114	3.5
октябрь	52	69.2	2.1	–	–	–	26	–
ноябрь – январь	9	66.7	5.1	–	–	–	6	–

Тем не менее уже в июле соотношение полов у взрослых особей выравнивается, а к концу репродуктивного сезона наблюдается численное преобладание самок. Снижение же интенсивности размножения к осени приводит к тому, что все большее количество самок, закончивших кормление выводков, становятся активнее и подвижнее, выходят на поверхность и в результате в большем количестве попадают в давилки и цилиндры. Что же касается самцов, то с окончанием репродуктивного периода их активность снижается. Они почти на 1–2 месяца раньше самок стареют и вымирают (Dehnel, 1950).

Линька

Первая линька у прибылых бурозубок происходит осенью. Согласно наблюдениям Н. Е. Докучаева (1983), в дальневосточном регионе она начинается у зверьков всегда на дорсальной стороне тела, обычно на задней части спины в районе крестца (рис. 2А), но может начинаться на голове или на холке (рис. 2Б). В связи с этим несколько различается и дальнейший порядок смены меха, что можно наблюдать на вышеуказанном рисунке. Иногда закладка пигмента происходит

на этих трех участках одновременно. Далее пигмент полосой захватывает всю спинную часть тела и верх головы. На следующем этапе линька заходит на бока и охватывает всю голову. Зимний мех вначале появляется на голове и спине, причем нередко это происходит до того, как появится пигмент на нижней стороне тела. Реже пигментированной бывает вся поверхность шкуры. В любом случае, пигмент вначале исчезает на голове. В последнюю очередь линяет мех у передних ног, на животе и в паху. У средней бурозубки дольше всего пигмент сохраняется в паховой области в отличие от обыкновенной бурозубки, у которой, по данным С. Боровского (Borowski, 1968), осенняя линька заканчивается на горле.

Все исследователи при описании осенней линьки у бурозубок указывали, что линька осенью начинается на крестце и распространяется вперед по спине. Наши материалы 1976 и 1977 гг. по Карелии согласуются с этим положением (табл. 4). Однако в 1975 г. осенняя линька началась на холке и на голове одновременно. Этот год особенно выделялся тем, что у многих бурозубок (особенно у самцов) мездра на голове и в передней

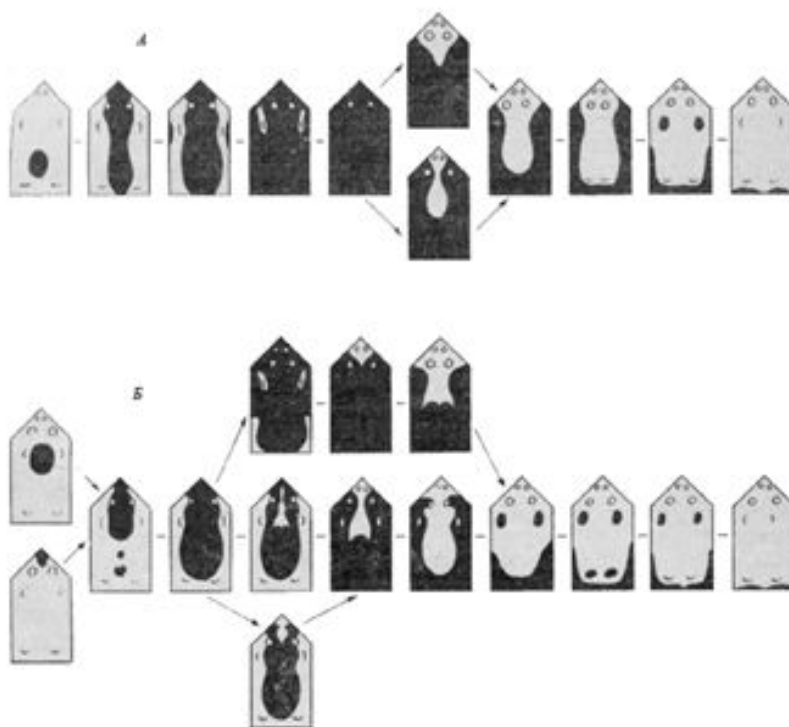


Рис. 2. Изменения в пигментации мездры при осенней линьке у сеголеток средней бурозубки (по: Докучаев, 1983). А – линька начинается на огузке; Б – линька начинается на холке или на голове.

Fig. 2. Changes in the pigmentation of the mezza during autumn molting in this year brood of the common shrew (according to: Dokuchaev, 1983). А - molting begins on the rump; Б - molting begins at the withers or on the head

части спины очистилась от пигмента еще до того, как на брюшной стороне тела начался процесс линьки.

Волновой тип линьки в осенний период, наблюдавшийся у отдельных экземпляров обыкновенной и малой (*Sorex minutus* L.) бурозубок (Borowski, 1964, 1973), нами не отмечен. Все экземпляры средней бурозубки в нашем материале имели полную осеннюю линьку.

Нами не было обнаружено половых различий в ходе осенней линьки у сеголеток, однако имелись четкие различия в сроках и ходе их осенней линьки в разные годы. Данные о соотношении линяющих зверьков в июле – сентябре за три года исследований (см. табл. 4) показывают, что если в 1976 и 1977 гг. в июле зверьки не линяли, то в этом же месяце 1975 г. с линькой было отмечено 8.2 % отловленных бурозубок. Первые зверьки с пигментацией на мездре отловлены 20 июля 1975 г. В 1976 и 1977 гг. первые линяющие средние бурозубки были отмечены 7

августа. В августе 1975 г. из 92 отловленных зверьков 6 (6.5 %) уже полностью сменили летний мех или имели остатки пигмента у передних ног и в паху. В августе 1976 г. бурозубки в зимнем меху не отлавливались. Зимний мех в августе 1977 г. имели только два зверька из 179 (1.1 %).

Анализ метеорологических данных за эти годы показал, что сроки начала осенней линьки не коррелируют с температурой. Так, 1976 г. характеризовался более холодным летом; средняя температура августа в этом году была ниже, чем в 1975 и 1977 гг., соответственно на 2.1 и 0.5°.

Тем не менее в августе 1976 г. линяло наименьшее число зверьков. С. Боровский (Borowski, 1964) при изучении влияния температуры на сроки осенней линьки у обыкновенной бурозубки при содержании в неволе также пришел к заключению, что разница температур в 2–3° между опытными группами не повлияла на сроки начала линьки.

Таблица 4. Интенсивность осенней линьки сеголеток средней бурозубки в разные годы исследований в Карелии (по: Ивантер и др., 1985) (данные по самцам и самкам объединены)

	1975 г.			1976 г.			1977 г.		
	<i>n</i>	из них с линькой	%	<i>n</i>	из них с линькой	%	<i>n</i>	из них с линькой	%
Июль	147	12	8.2	30	–	–	27	–	–
Август	92	25	27.2	121	6	5	179	31	17.3
Сентябрь	30	9	30	25	20	80	21	12	57.1

Причина изменений сроков начала осенней линьки заключается в разном возрастном составе сеголеток в указанные годы. В более ранних исследованиях уже отмечалось (Шварц, 1955), что у *Sorex araneus* первыми начинают линьку зверьки весенних пометов, т. е. более старые по возрасту. Это подтверждается и нашими исследованиями по средней бурозубке. В 1975 г. при высокой весенней численности бурозубок в размножении участвовали только зимовавшие самки. В течение лета они принесли три помета. Линька у сеголеток началась в июле, и количество линяющих зверьков равномерно нарастало до сентября. Растянутый период осенней линьки в 1975 г. связан с тем, что прибылые бурозубки вступали в линьку в зависимости от своего календарного возраста как бы поэтапно. В 1976 и 1977 гг. весенняя численность бурозубок была низкая. В эти годы в размножении принимали участие самки-сеголетки первого помета, которые

и дали основной прирост популяции. Кроме того, в 1976 г. из-за холодной затяжной весны часть первых пометов, очевидно, погибла. Так, сеголетки начали ловиться лишь в июле, более чем на 20 дней позже обычного. В результате этого осенью 1976 и 1977 гг. популяции оказались более однородными по возрастному составу. В основном это были зверьки второго поколения. Линька их проходила в одно время, поэтому процент линяющих зверьков в эти годы резко возрастал от августа к сентябрю. Особенно ярко это было выражено в 1976 г. (см. табл. 4).

К зиме сеголетки средних бурозубок имеют более длинный зимний мех. Высота его увеличивается от 4.0 до 7.3 мм (табл. 5). Значительно изменяется и густота меха. Измерения, проведенные на обыкновенной бурозубке, показали, что густота зимнего меха на 31 % выше летнего (Borowski, 1958), а его теплоизолирующие свойства – примерно на 18 % (Gebczynski, Olszewski, 1963).

Таблица 5. Сезонная изменчивость высоты меха у различных половозрастных групп средней бурозубки Карелии*

	Зимний мех		Весенний мех		Летний мех	
	<i>n</i>	$M \pm m$	<i>n</i>	$M \pm m$	<i>n</i>	$M \pm m$
Зимовавшие самцы	32	7.3 ± 0.09	68	0.1 ± 0.04	36	3.7 ± 0.05
Самки	80	7.3 ± 0.05	–	–	53	4.2 ± 0.03
Сеголетки	14	7.3 ± 0.08	–	–	40	4.0 ± 0.03

Примечание. * – высота зимнего меха измерялась у сеголеток осенью, а у зимовавших – в начале года.

Весенняя линька у самцов. Первые небольшие пигментные пятна у особей мужского пола появляются на шкурке в конце февраля. В течение второй половины марта у самцов происходит линька меха на голове и на боковых железах. Именно в это время происходит половое созревание и идет интенсивный рост генеративных органов. Имеется четкая зависимость между сроками начала линьки и половым развитием животных. У двух самцов, отловленных 13 и 14 марта 1974 г., линькой была занята поч-

ти вся поверхность кожи, а один самец от 14 марта того же года уже перелинял и имел остатки пигмента только на огулке. Вес их семенников равнялся соответственно 62, 80 и 102 мг, в то время как средний вес семенников в марте у других самцов был равен 27.2 мг (=22). С другой стороны, в первой декаде апреля того же года было отловлено четыре самца, у которых сперматогенез еще не начался. Средний вес семенников у них был равен 48 мг, тогда как все остальные самцы в апреле имели активный сперматогенез, и

средний вес семенников в популяции равнялся 117.8 мг. Линька у этих 4 экземпляров шла вокруг боковых желез и на голове, и только у одного зверька начал линять живот, в то время как у большинства зверьков в это время зимний мех уже сменился на весенний.

Линька на боковых железах начинается в центре и, постепенно расширяясь, захватывает всю их поверхность (рис. 3А). Линькой в этот период занята незначительная площадь шкуры. С 25 марта по 15 апреля (только 3 экз., отловленные 13 и 14 марта, линяли раньше)

происходит смена меха на всей шкуре (весенняя линька). От паховой области вдоль живота она идет вперед по телу, заходит на бока и на голову и распространяется вдоль спинной части тела. На боковых железах, а у части зверьков и на голове, пигмента к этому времени уже нет. Очищение мездры происходит в той же последовательности, как начиналась линька, т. е. освобождается от пигмента вначале вся нижняя сторона тела и затем голова. Дольше всего пигмент сохраняется на спинной стороне тела.

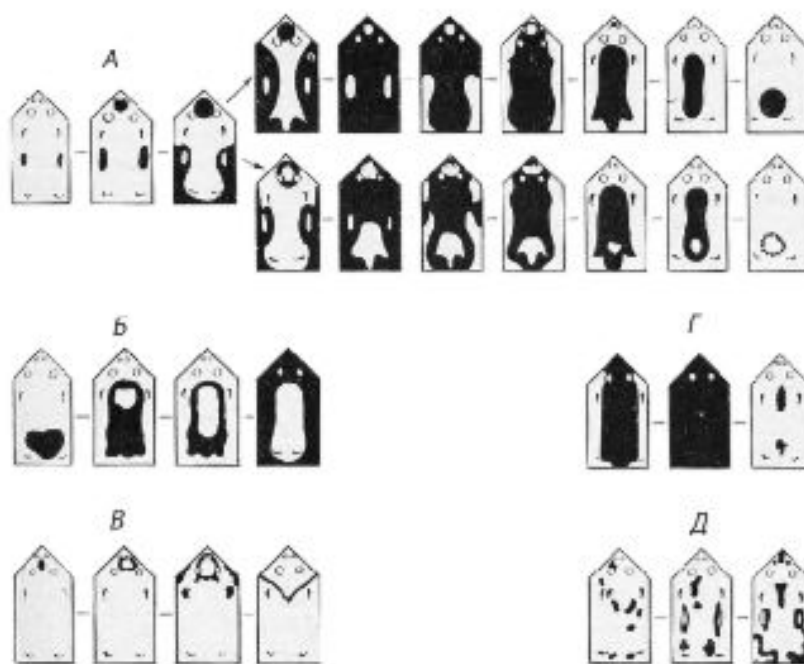


Рис. 3. Изменения в пигментации мездры при весенних и старческой линьках у средней бурозубки (по: Докучаев, 1983). А – весенняя линька I у самцов; Б – весенняя линька II у самцов; В – весенняя линька I у самок; Г – весенняя линька II у самок; Д – старческая линька (самцы и самки вместе)
 Fig. 3. Changes in the pigmentation of the mezza during spring and senile molting in the common shrew (according to: Dokuchaev, 1983). А – spring molt I in males; Б – spring molt II in males; В – spring molt I in females; Г – spring molt II in females; Д – senile molting (males and females together)

У многих зверьков на огулке зимний мех не сменяется в течение первой весенней линьки и остается до второй весенней линьки (рис. 3Б, нижняя ветвь). Зимний мех тогда выделяется хорошо заметным островком более длинного волоса. Отсутствие пигмента в таких случаях указывает на то, что мы имеем дело с прерванной линькой. У 5 экз. отмечен волновой тип линьки.

Весенняя линька II начинается у самцов во второй половине мая и имеет обратное направление, т. е. начинается на спине и заканчивается на голове и вентральной стороне тела (см. рис. 3Б). Она начинается обычно на огулке, где еще сохранялся зимний волос, и захватывает всю спину. Следовательно,

но, зимний мех на части спинной стороны тела сменяется непосредственно на летний. Смена зимнего меха сразу на летний также известна для обыкновенной бурозубки (Skaren, 1973). С. Боровский (Borowski, 1968), однако, замечает, что у *Sorex araneus* зимний мех после перерыва всегда сменяется весенним до начала второй весенней линьки. 1 экз., выделенный им в первой декаде мая, имел весенний мех на боках и животе (при отсутствии пигмента на этих участках тела). На спинной стороне у этого экземпляра кожа была пигментирована, но сохранялся зимний волос. Возможно, он как раз менял зимний мех сразу на летний. Отмечая довольно поздние сроки, С. Боровский отнес, тем не

менее, этот экземпляр к группе с возобновившейся первой весенней линькой.

Во время весенней линьки II мездра очищается в первую очередь на холке. Когда спинная сторона перелиняет, начинают линять голова, бока и нижняя сторона тела. В конце мая – начале июня часто можно видеть самцов, у которых на спине короткий летний мех резко отделяется от более длинного весеннего меха на остальных частях тела.

У средней бурозубки смена меха на боковых железах не нарушает общего хода второй весенней линьки. Для обыкновенной бурозубки С. Боровский (Borowski, 1968) указывает, что при второй весенней линьке пигмент возле боковых желез, так же как и в паховой области, исчезает в последнюю очередь.

Весенняя линька II заканчивается в первой декаде июня. Изредка в июне встречаются также зверьки с прерванной второй весенней линькой. Один зимовавший самец с прерванной линькой, у которого весенний мех сохранялся на крестце и между ушей, был отловлен крайне поздно – 15 июля.

В процессе весенних линек у самцов зимний мех, высота которого в среднем равна 7.3 мм, сначала сменяется более коротким весенним мехом высотой 6.1 мм, а затем летним высотой 3.7 мм (см. табл. 5). Густота летнего меха по сравнению с густотой зимнего также значительно уменьшается.

Весенняя линька у самок. У самок смена шерстного покрова от зимы к лету имеет некоторые особенности. Первая самка с признаками линьки была отловлена 14 марта 1974 г. Процесс начинается на лбу и, постепенно расширяясь, захватывает всю голову (рис. 3В). Линька в основном идет по волновому типу. Довольно часто она отмечается на горле и у передних ног с наружной стороны. В результате весенней линьки I мех меняется у самок только на передней части тела, и весенний мех к моменту второй весенней линьки занимает не более 30 % площади шкуры. На остальной части тела остается зимний мех. Полная смена меха происходит во время весенней линьки II (рис. 3Г). Начинается линька на спине и затем сразу охватывает всю площадь шкуры. Проходит она в очень сжатые сроки. В годы исследований весенняя линька II проходила в период от 6 по 14 мая – в течение одной недели. С 15 мая все зимовавшие самки имели летний мех, чистую мездру, и лишь у отдельных зверьков наблюдались остатки черного пиг-

мента на спинной стороне тела, возможно, из-за более длительного роста волоса в этих местах.

Таким образом, самки имеют неполную весеннюю линьку, и зимний мех у них на большей части тела непосредственно сменяется летним. Высота зимнего меха у самок равна 7.3 мм, а летнего – 4.2 мм.

Весенняя линька у самок начинается позже, чем у самцов. Как известно, половое созревание самок весной отстает от такового самцов почти на месяц. Это также подтверждает наличие связи между линькой и генеративным состоянием этих животных. Сроки весенней линьки II у самок совпадают с начальными стадиями беременности. Летний мех у них образуется значительно раньше, чем у самцов. Указание на подобный ход смены шерстного покрова от зимы к лету у самок известно и для обыкновенной бурозубки (Crowcroft, 1957; Borowski, 1968; Skaren, 1973).

Такие особенности в смене меха весной у самок имеют, очевидно, определенное адаптивное значение, т. к. способствуют более экономному расходу энергии. В летний период, кроме того, зимовавшие самки имеют более длинный мех (см. табл. 5).

Феномен наличия двух весенних линек у землероек остается пока необъясненным. Очевидно, только тщательные исследования по энергетике землероек могут дать ответ на вопрос о том, какой выигрыш получает организм животного вследствие такой смены меха.

Старческая линька. С. Боровский (Borowski, 1963) установил, что перезимовавшие землеройки, сменившие зимний наряд на летний, не имеют нормальной осенней линьки. В летний период у них наблюдается местная линька, ограниченная отдельными участками и без определенного направления (рис. 3Д). Она состоит в росте новых летних коротких волос. В нашем материале имеются зверьки с таким типом линьки в течение всего летнего периода как среди самцов, так и среди самок. К осени число зверьков, имеющих старческую линьку, увеличивается, особенно это заметно со второй половины августа.

Старческая линька проходит, как правило, на дорсальной стороне тела и часто вокруг боковых желез (у самцов и у самок). В двух случаях наблюдалась волновая линька.

У некоторых зверьков мех был вытерт до лысин, однако линька не наблюдалась. У части индивидуумов старческая линька

может появляться тотчас после завершения весенней (Vorowski, 1963). Следовательно, старческая линька лишь отчасти может быть названа компенсирующей, которая способствует сохранению целостности шерстного покрова. Например, у бурозубки, имеющей на боку затянувшуюся рану, на месте раны и вокруг нее на мездре было широкое поле пигмента и наблюдался рост нового волоса.

У одной самки, отловленной 18 сентября 1977 г., закладка пигмента в шкуре наблюдалась по всей спинной поверхности и была сходна с нормальной осенней линькой се-голеток. Более поздние отловы мы не проводили, поэтому неизвестно, появляется ли у зимовавших зверьков после такой линьки зимний мех. При содержании обыкновенных бурозубок в неволе С. Боровский (Vorowski, 1964) имел два случая, когда после осенней линьки у зимовавших зверьков вновь вырос длинный зимний мех. Однако

он считает, что этому могли способствовать хорошие кормовые условия неволи. В естественных условиях зимовавшие бурозубки осенью не получали вновь зимнего меха и даже в феврале имели короткий летний волос (Vorowski, 1963).

Динамика численности

В условиях изучаемого региона численность средней бурозубки заметно изменяется по годам (с амплитудой от 0 до 1.3 на 100 лов.-сут. и от 0 до 8.1 на 10 кан.-сут.), причем без сколько-нибудь четкой периодичности и в целом не синхронно с таковой фонового вида (рис. 4). Если же отвлечься от частности, то за 60 лет наблюдений вырисовывается всего четыре довольно нечетких, размытых периода подъема. Первый – с 1959 по 1962, второй – с 1969 по 1975 гг., третий, чуть более низкий, – с 1985 по 1992, и четвертый – с 1999 по 2007 г.

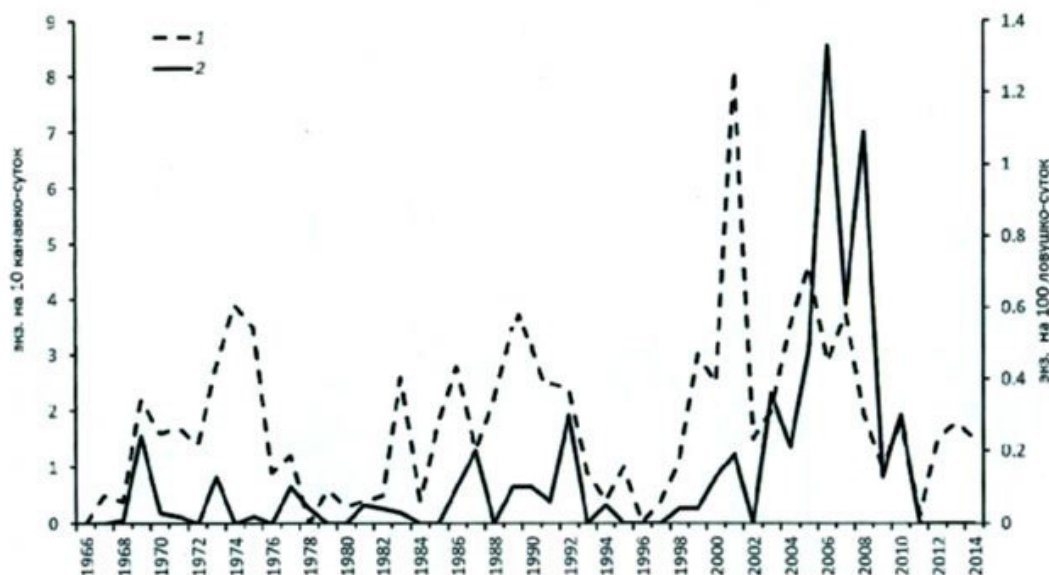


Рис. 4. Многолетняя динамика численности средней бурозубки по учетам в Карельском Приладожье: 1 – ловушки; 2 – канавки

Fig. 4. Long-term dynamics of the abundance of the common shrew according to censuses in the Karelian Ladoga region: 1 – traps; 2 – grooves

Соответственно, под категорию депрессионных попадают 1960–1968, 1976–1984 и 1993–1998, 2009–2014 гг. При этом никакой достоверной цикличности в смене подъемов и спадов численности ни визуально (см. рис. 1), ни с помощью статистического анализа данных учетов (Ивантер и др., 2008) выявить

не удастся. Следует помнить, что в Карелии, как и в целом в европейской части ареала, средняя бурозубка является видом подчиненным, тогда как в Сибири она – повсеместно господствующий вид. Это относится и к рис. 5, построенному по данным учетов в «Киваче», Каскеснаволоке и Костомукше.

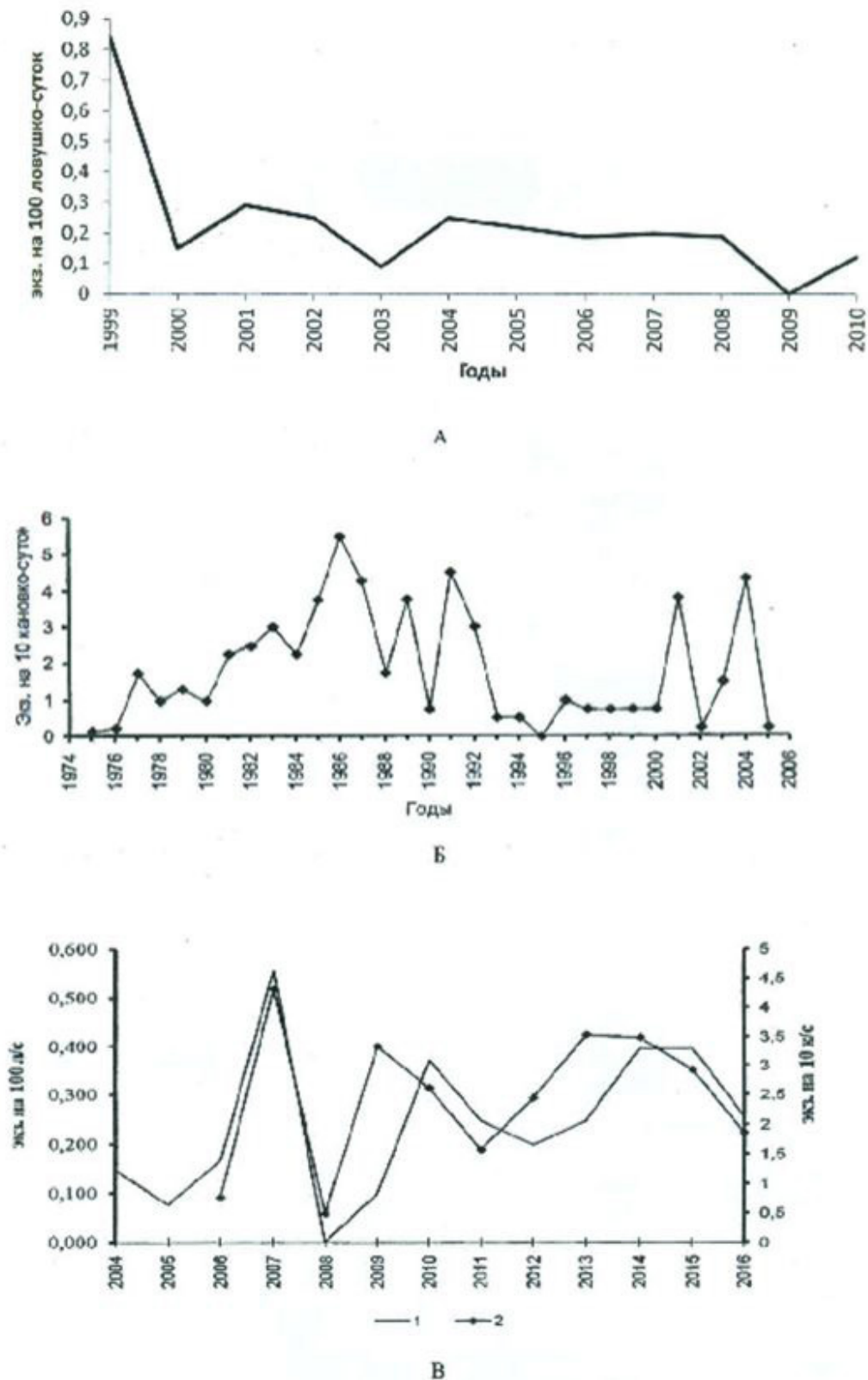


Рис. 5. Изменения численности средней бурозубки по данным учетов ловушко-линиями в Костомукшском заповеднике (А), заповеднике «Кивач» (Б), стационаре Каскеснаволоок (В; 1 – линии, 2 – канавки)
 Fig. 5. Changes in the abundance of the common shrew according to trap-line surveys in the Kostomuksha Reserve (A), the Kivach Reserve (Б), and the Kaskesnavolok station (B; 1 – lines, 2 – grooves)

Еще сложнее обстоит дело с выявлением причин многолетних изменений численности. Что касается Сибири, где, как уже говорилось, средняя бурозубка – бесспорный доминант (как, например, обыкновенная в Европе), то здесь ее численность, отражая действие двух противоположных процессов, размножения и смертности, изменяется под влиянием сложного сочетания целого ряда экзогенных и эндогенных факторов: зимние экологические условия, обильные осадки в бесснежный период, фенология, ход и сроки наступления весны, обеспеченность зверьков кормами, конкурентные отношения с господствующим видом и, наконец, численность популяции в предшествующий период времени (Докучаев, 1990). В Европе же, где средняя бурозубка – второстепенный вид, на первый план должны были бы выйти его конкурентные отношения с господствующим видом землероек. Однако, по крайней мере в нашем регионе, мы, как ни странно, вместо ожидаемой обратной корреляции между численностью, наблюдаем вполне значимую прямую зависимость (Ивантер и др., 2008). Отсюда вывод, что причиной многолетних колебаний численности данного вида на таежном Северо-Западе России, как, впрочем, и в Сибири, скорее всего, служат климатические (и прежде всего метеоролого-фенологические) факторы.

Что же касается сезонных изменений численности средней бурозубки, то, как и у других видов землероек-бурозубок, они несколько различаются по срокам и темпам в разные годы и в разных местообитаниях в зависимости от численности и состава населения, состояния, интенсивности размножения и уровня смертности популяции (Ивантер, Макаров, 2001). Вместе с тем общая схема процесса сохраняется: численность зверьков заметно нарастает от мая к июлю, достигает максимума в августе – сентябре, резко снижается к ноябрю – декабрю, стабилизируется зимой и вновь сокращается в апреле – мае (годовой минимум).

Библиография

- Бигман В. В., Кирсанов И. К., Церевитинов Б. Ф. Товароведение животного сырья. М.: Центросоюз, 1948. 538 с.
- Бобрецов А. В. Насекомояные // Бобрецов А. В. и др. Млекопитающие Печоро-Ильчского заповедника. Сыктывкар: Коми кн. изд-во, 2004. С. 206–301.
- Большаков В. Н., Васильев А. Г., Шарова Л. П. Фауна и популяционная экология землероек Урала (Mammalia, Soricidae). Екатеринбург, 1996. 268 с.
- Воронов Г. А. География мелких млекопитающих южной тайги Приуралья, Средней Сибири и Дальнего Востока (антропогенная динамика фауны и населения). Пермь: Изд-во Пермск. ун-та, 1993. 233 с.

Заключение

Как показали многолетние экспедиционные и стационарные исследования, выявленные выше экологические особенности средней бурозубки в специфических условиях европейской, представляющей периферийную северо-западную часть ее ареала, территории отличаются крайней динамичностью и в значительной степени связаны как с плотностью популяции, так и с внешними, экологическими факторами среды. Весьма эффективные структурно-популяционные адаптации, затрагивающие все сферы жизнедеятельности вида, обеспечивают относительную устойчивость и оптимальное состояние его популяций в экстремальных для них приграничных условиях. Наряду с более частными специальными приспособлениями индивидуального ранга в периферических его населенных пунктах успешно реализуются широкие структурно-популяционные адаптивные комплексы, отличающиеся значительной лабильностью и высокой скоростью компенсаторной перестройки. В характере биотопического и пространственного размещения это означает переход к отчетливому синантропизму, а в репродукции – к удлинению периода размножения и достижению максимально эффективного воспроизводства за счет более полного и интенсивного участия в нем взрослых зверьков. Для процессов линьки характерна ее крайняя растянутость и максимальная мобилизация механизмов физической терморегуляции, проявляющаяся в крайнем усложнении структуры волосяного покрова. Вызванная же ужесточением отбора и специфической перестройкой возрастного и полового состава популяции активизация микроэволюционных процессов и проявляющиеся в этих условиях характерные адаптивные особенности динамики численности обеспечивают виду успешное продвижение на северо-запад и освоение им широких, далеко простирающихся от центра ареала новых территорий.

- Глотов И. Н., Ердаков Л. Н., Кузякин В. А. и др. Сообщества мелких млекопитающих Барабы. Новосибирск: Наука, 1978. 231 с.
- Депарма Н. К. Линька кротов, ее последовательность и сроки // Труды Всесоюзного научно-исследовательского института охотничьего хозяйства. М., 1951. Вып. 10. С. 93–127.
- Докучаев Н. Е. Механизмы, обеспечивающие восстановление численности бурозубок Северо-Восточной Сибири // Биологические проблемы Севера: Тезисы X Всесоюзн. семинара. Магадан, 1983. Ч. II. С. 20–21.
- Докучаев Н. Е. Экология бурозубок Северо-Восточной Азии. М.: Наука, 1990. 158 с.
- Долгов В. А., Чабовский В. И., Шилова С. А. и др. Некоторые вопросы экологии бурозубок и их значение в очагах клещевого энцефалита // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отд. биол. 1968. Т. 73, вып. 6. С. 17–28.
- Ивантер Э. В. К изучению динамики численности обыкновенной бурозубки (опыт аналитического обзора состояния проблемы) // Зоологический журнал. 2019. Т. 98, № 8. С. 949–959.
- Ивантер Э. В. К изучению линьки волосяного покрова мелких лесных млекопитающих (опыт аналитического обзора состояния проблемы) // Успехи современной биологии. 2021. Т. 141, № 4. С. 399–416.
- Ивантер Э. В. К изучению размножения обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus* L.) // Зоологический журнал. 2020а. Т. 99, № 2. С. 189–202.
- Ивантер Э. В. К экологии размножения малой бурозубки (*Sorex minutus* L.) на северной периферии ареала // Экология. 2020б. № 2. С. 141–148.
- Ивантер Э. В. Очерки популяционной экологии мелких млекопитающих на северной периферии ареала. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2018. 770 с.
- Ивантер Э. В. Популяционная экология мелких млекопитающих таежного Северо-Запада СССР. Л.: Наука, 1975. 246 с.
- Ивантер Э. В., Коросов А. В. Основы биометрии. Введение в статистический анализ биологических явлений и процессов. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 1992. 164 с.
- Ивантер Э. В., Коросов А. В. Введение в количественную биологию. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2011. 304 с.
- Ивантер Э. В., Макаров А. М. Территориальная экология землероек-бурозубок (*Sorex*, *Insectivora*). Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2001. 272 с.
- Ивантер Э. В., Ивантер Т. В., Туманов И. Л. Адаптивные особенности мелких млекопитающих: Эколого-морфологические и физиологические аспекты. Л.: Наука, 1985. 318 с.
- Ивантер Э. В., Коросов А. В., Якимова А. Е. Статистический анализ многолетних изменений численности мелких млекопитающих Северо-Восточного Приладожья // Труды Петрозаводского государственного университета. Серия: Биология: Вопросы популяционной экологии. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2008. С. 5–24.
- Карасева Е. В., Телицына А. Ю., Жигальский О. А. Методы изучения грызунов в полевых условиях. М.: Изд-во ЛКИ, 2008. 418 с.
- Когтева Е. З. Сезонная изменчивость и возрастные особенности строения кожи и волосяного покрова крота, зайца-беляка и енотовидной собаки // Промысловая фауна и охотничье хозяйство Северо-Запада РСФСР. Л., 1963. С. 213–371.
- Кузнецов Б. А. Товароведение пушномехового сырья СССР. М.: Сов. Азия, 1932. 464 с.
- Куприянова И. Ф. Сем. Soricidae – землеройковые // Фауна Европейского северо-востока России. СПб.: Наука, 1994. Т. 2, ч. 1. С. 11–67.
- 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.
- Рамазанова Ф. Р. Размножение средней бурозубки в тайге заповедника «Малая Сосьва» // Исследования актуальных проблем териологии. Свердловск, 1983. С. 72–74.
- Ревин Ю. В. Млекопитающие Южной Якутии. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1989. 321 с.
- Ревин Ю. В., Сафронов В. М., Вольперт Я. Л. и др. Экология и динамика численности млекопитающих Предверхоянья. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1988. 200 с.
- Реймерс Н. Ф. Птицы и млекопитающие южной тайги Средней Сибири. М.; Л.: Наука, 1966. 419 с.
- Реймерс Н. Ф., Воронов Г. А. Насекомоядные и грызуны Верхней Лены. Иркутск, 1963. 190 с.
- Снигиревская Е. М. Материалы по биологии размножения и колебаниям численности землероек в Башкирском заповеднике // Труды Башкирского государственного заповедника. 1947. Вып. 1. С. 12–18.
- Соколов В. Е. и др. Руководство по изучению кожного покрова млекопитающих. М.: Наука, 1986. 279 с.
- Тавровский В. А., Егоров О. В., Кривошеев В. Г. и др. Млекопитающие Якутии. М.: Наука, 1971. 660 с.
- Церевитинов Б. Ф. Топографические особенности волосяного покрова пушных зверей // Труды ВНИИЖП. 1958. Вып. 17. С. 256–397.

- Шварц С. С. Биология землероек лесостепного Зауралья // Зоологический журнал. 1955. Т. 34, вып. 4. С. 915–927.
- Юдин Б. С. Экология бурозубок (род *Sorex*) Западной Сибири // Вопросы экологии, зоогеографии и систематики животных (Тр. Биол. ин-та СО АН СССР). Новосибирск, 1962. Вып. 8. С. 33–134.
- Юдин Б. С., Барсова Л. И. Землеройки кедровых лесов Прителецкого очага клещевого энцефалита // Природа очагов клещевого энцефалита на Алтае. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1967. С. 51–59.
- Юдин Б. С., Галкина Л. И., Потапкина А. Ф. Млекопитающие Алтае-Саянской горной страны. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1979. 293 с.
- Юдин Б. С., Кривошеев В. Г., Беляев В. Г. Мелкие млекопитающие севера Дальнего Востока. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1976. 288 с.
- Borowski S. Variation in density of coat during the cycle of *araneus araneus* L. // Acta theriol. 1958. Vol. 2, № 14. P. 286–289.
- Borowski S. Old-age moult in the common shrew *Sorex araneus* Linnaeus, 1758 // Acta theriol. 1963. Vol. 7, № 19. P. 374–385.
- Borowski S. Moult of shrews (*Sorex* L.) under laboratory condition // Acta theriol. 1964. Vol. 8, № 8. P. 125–135.
- Borowski S. Variations in coat and the common shrew // Acta theriol. 1968. Vol. 13, № 30. P. 483–498.
- Borowski S. Variations in coat and colour in representatives of the genera *Sorex* L and *Neomys* Kaup // Acta theriol. 1973. Vol. 18, № 14. P. 247–279.
- Crowcroft P. The life of the shrew. London, 1957. 166 p.
- Dehnel A. Badania nad rodzajem *Sorex* L. // Ann. Univer M. Curie-Sklodowska. Lublin, 1950. Sect. C. Vol. 5, № 2. S. 1–63.
- Dehnel A. The biology of breeding of the Common Shrew *Sorex araneus* L. in laboratory condition // Ann. Univer M. Curie-Sklodowska. Lublin, 1952. Sect. C. Vol. 6, № 11. S. 359–376.
- Gebczynski M., Olsewski J. Katathermometric measurements of insulating properties of the fur in small mammals // Acta theriol. 1963. Vol. 7, № 19. P. 369–371.
- Stein G. H. Beziehungcn zwischen Bestandsdichte und Vermehrung bei der Waldspitzmaus *Sorex araneus* und weiteren Rotzahnspitzmauzen // Z. Säugetierkunde. 1961. Vol. 26, № 1. S. 143–156.

Благодарности

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

ON THE POPULATION ECOLOGY OF THE COMMON SHREW (*SOREX CAECUTIENS* LAXM.) IN THE EUROPEAN PART OF THE RANGE. MESSAGE III. REPRODUCTION, DEMOGRAPHIC STRUCTURE OF THE POPULATION, MOLTING, POPULATION DYNAMICS

IVANTER
Ernest Victorovich

DSc, KarRC RAS, ivanter@petsu.ru

Keywords:

intensity of reproduction
fecundity
age and sex structure of
the population
patterns and factors of
population dynamics

Summary: Based on long-term stationary and expeditionary studies in the taiga North-West of Russia (1958–2018), the population and ecological features of reproduction, demographic structure and population dynamics of the common shrew, including those associated with its habitat in the border European part of the range, are analyzed. It has been established that under these conditions the species is characterized by a longer reproductive period lasting from the second half of April to mid-September, characterized by the participation in reproduction mainly of only adult animals that have overwintered. The total number of broods per season is two, which also corresponds to two fairly clear peaks of the settlement of underyearlings, which occur at the end of June – the beginning of July and the beginning of August. Embryos in one female are from 5 to 11, on average ($n = 21$) 7.7. This is somewhat higher than that of other species of our shrews and higher than that of the same species in other parts of its range. The ecological structure of the population is characterized by a rapid increase in the proportion of underyearlings, which already in September is more than 72 %. The age composition of the population also changes over the years, correlating with the intensity of reproduction and the total population. the sex ratio depends on the age, season of the year and the state of the population. The number varies markedly over the years. but without any clear periodicity and, on the whole, not synchronously with that of the background species, the common shrew. Nevertheless, in more than 60 years of observations, only four and, moreover, very fuzzy periods of rise appear under the influence of a rather complex combination of a number of exogenous and endogenous factors.

Published on: 27 December 2022

References

- Bigman V. V. Kirsanov I. K. Cerevitinov B. F. Commodity research of animal raw materials. M.: Centrosoyuz, 1948. 538 p.
- Bobrecov A. V. Bobrecov A. V. Insecticides. Mammals of the Pechoro-Ilychsky Reserve. Syktyvkar: Komi kn. izd-vo, 2004. P. 206–301.
- Bol'shakov V. N. Vasil'ev A. G. Sharova L. P. Fauna and population ecology of shrews of Ural (Mammalia, Soricidae). Ekaterinburg, 1996. 268 p.
- Borowski S. Moults of shrews (*Sorex* L.) under laboratory condition, *Acta theriol.* 1964. Vol. 8, No. 8. P. 125–135.
- Borowski S. Old-age moult in the common shrew *Sorex araneus* Linnaeus, 1758, *Acta theriol.* 1963. Vol. 7, No. 19. P. 374–385.
- Borowski S. Variation in density of coat during the cycle of *araneus araneus* L., *Acta theriol.* 1958. Vol. 2, No. 14. P. 286–289.
- Borowski S. Variations in coat and colour in representatives of the genera *Sorex* L and *Neomys* Kaup, *Acta theriol.* 1973. Vol. 18, No. 14. P. 247–279.
- Borowski S. Variations in coat and the common shrew, *Acta theriol.* 1968. Vol. 13, No. 30. P. 483–498.
- Cerevitinov B. F. Topographic features of the fur coat of fur-bearing animals, *Trudy VNIIZhP.* 1958. Vyp. 17. P. 256–397.

- Crowcroft P. The life of the shrew. London, 1957. 166 p.
- Dehnel A. Badania nad rodzajem *Sorex* L., Ann. Univer M. Curie-Sklodowska. Lublin, 1950. Sect. C. Vol. 5, No. 2. S. 1–63.
- Dehnel A. The biology of breeding of the Common Shrew *Sorex araneus* L. in laboratory condition, Ann. Univer M. Curie-Sklodowska. Lublin, 1952. Sect. C. Vol. 6, No. 11. S. 359–376.
- Deparma N. K. Molting of moles, its sequence and timing, Trudy Vsesoyuznogo nauchno-issledovatel'skogo instituta ohotnich'ego hozyaystva. M., 1951. Vyp. 10. P. 93–127.
- Dokuchaev N. E. Ecology of shrews of Northeast Asia. M.: Nauka, 1990. 158 p.
- Dokuchaev N. E. Mechanisms that ensure the restoration of the number of shrews in Northeastern Siberia, Biologicheskie problemy Severa: Tezisy H Vsesoyuzn. seminaru. Magadan, 1983. Ch. II. C. 20–21.
- Dolgov V. A. Chabovskiy V. I. Shilova S. A. Some issues of ecology of shrews and their significance in foci of tick-borne encephalitis, Byulleten' Moskovskogo obschestva ispytateley prirody. Otd. biol. 1968. T. 73, vyp. 6. P. 17–28.
- Gebczynski M., Olsewski J. Katathermometric measurements of insulating properties of the fur in small mammals, Acta theriol. 1963. Vol. 7, No. 19. P. 369–371.
- Glotov I. N. Erdakov L. N. Kuzyakin V. A. Communities of small mammals of Baraba. Novosibirsk: Nauka, 1978. 231 p.
- Ivanter E. V. Ivanter T. V. Tumanov I. L. Adaptive features of small mammals: ecological, morphological and physiological aspects. L.: Nauka, 1985. 318 p.
- Ivanter E. V. Korosov A. V. Yakimova A. E. Statistical analysis of long-term changes in the number of small mammals in the Northeastern Ladoga region, Trudy Petrozavodskogo gosudarstvennogo universiteta. Seriya: Biologiya: Voprosy populyacionnoy ekologii. Petrozavodsk: Izd-vo PetrGU, 2008. P. 5–24.
- Ivanter E. V. Korosov A. V. Fundamentals of biometrics. Introduction to statistical analysis of biological phenomena and processes. Petrozavodsk: Izd-vo PetrGU, 1992. 164 p.
- Ivanter E. V. Korosov A. V. Introduction to quantitative biology. Petrozavodsk: Izd-vo PetrGU, 2011. 304 p.
- Ivanter E. V. Makarov A. M. Territorial ecology of shrews (*Sorex*, Insectivora). Petrozavodsk: Izd-vo PetrGU, 2001. 272 p.
- Ivanter E. V. Essays on the population ecology of small mammals on the northern periphery of the range. M.: Tovarischestvo nauchnyh izdaniy KMK, 2018. 770 p.
- Ivanter E. V. On the ecology of breeding of the pygmy shrew (*Sorex minutus* L.) on the northern periphery of the range, Ekologiya. 2020b. No. 2. P. 141–148.
- Ivanter E. V. On the study of hair molting in small forest mammals (the experience of an analytical review of the state of the problem), Uspehi sovremennoy biologii. 2021. T. 141, No. 4. P. 399–416.
- Ivanter E. V. On the study of reproduction of the common shrew (*Sorex araneus* L.), Zoologicheskii zhurnal. 2020a. T. 99, No. 2. C. 189–202.
- Ivanter E. V. Population ecology of small mammals in the taiga North-West of the USSR. L.: Nauka, 1975. 246 p.
- Ivanter E. V. To the study of the population dynamics of the common shrew (the experience of an analytical review of the state of the problem), Zoologicheskii zhurnal. 2019. T. 98, No. 8. P. 949–959.
- Karaseva E. V. Telicyna A. Yu. Zhigal'skiy O. A. Methods of studying rodents in the field. M.: Izd-vo LKI, 2008. 418 p.
- Kogteva E. Z. Seasonal variability and age-related features of the structure of the skin and hair of the mole, the blue hare and the raccoon dog, Promyslovaya fauna i ohotnich'e hozyaystvo Severo-Zapada RSFSR. L., 1963. P. 213–371.
- Kupriyanova I. F. Sem. Soricidae – shrews, Fauna Evropeyskogo severo-vostoka Rossii. SPb.: Nauka, 1994. T. 2, ch. 1. P. 11–67.
- Kuznecov B. A. Commodity science of fur raw materials of the USSR. M.: Sov. Aziya, 1932. 464 p.
- 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.
- Ramazanova F. R. Reproduction of the common shrew in the taiga of the Malaya Sosva Reserve, Issledovaniya aktual'nyh problem teriologii. Sverdlovsk, 1983. P. 72–74.
- Revin Yu. V. Safronov V. M. Vol'pert Ya. L. Ecology and population dynamics of mammals in the Preverkhoyansk region. Novosibirsk: Nauka. Sib. otd-nie, 1988. 200 p.
- Revin Yu. V. Mammals of South Yakutia. Novosibirsk: Nauka. Sib. otd-nie, 1989. 321 p.
- Reymers N. F. Voronov G. A. Insectivores and rodents of the Upper Lena. Irkutsk, 1963. 190 p.
- Reymers N. F. Birds and mammals of the southern taiga of Central Siberia. M.; L.: Nauka, 1966. 419 p.
- Shvarc S. S. Biology of shrews in the forest-steppe Trans-Urals, Zoologicheskii zhurnal. 1955. T. 34, vyp. 4. P. 915–927.
- Snigirevskaya E. M. Materials on the biology of reproduction and fluctuations in the number of shrews in the Bashkir Reserve, Trudy Bashkirkogo gosudarstvennogo zapovednika. 1947. Vyp. 1. P. 12–18.

- Sokolov V. E. Guide to the study of the skin of mammals. M.: Nauka, 1986. 279 p.
- Stein G. H. Beziehungcn zwischen Bestandsdichte und Vermehrung bei der Waldspitzmaus *Sorex araneus* und weiteren Rotzahnspezmauzen, Z. Saugetierkunde. 1961. Vol. 26, No. 1. S. 143–156.
- Tavrovskiy V. A. Egorov O. V. Krivosheev V. G. Mammals of Yakutia. M.: Nauka, 1971. 660 p.
- Voronov G. A. Geography of small mammals in the southern taiga of the Cis-Urals region, Central Siberia and the Far East (anthropogenic dynamics of fauna and population). Perm': Izd-vo Permsk. un-ta, 1993. 233 p.
- Yudin B. S. Barsova L. I. Shrews of the cedar forests of the Teletsk focus of tick-borne encephalitis, Priroda ochagov kleshevogo encefalita na Altae. Novosibirsk: Nauka. Sib. otd-nie, 1967. P. 51–59.
- Yudin B. S. Galkina L. I. Potapkina A. F. Mammals of the Altai-Sayan mountain country. Novosibirsk: Nauka. Sib. otd-nie, 1979. 293 p.
- Yudin B. S. Krivosheev V. G. Belyaev V. G. Small mammals of the North of the Far East. Novosibirsk: Nauka. Sib. otd-nie, 1976. 288 p.
- Yudin B. S. Ecology of shrews (genus *Sorex*) of Western Siberia, Voprosy ekologii, zoogeografii i sistematiki zhivotnyh (Tr. Biol. in-ta SO AN SSSR). Novosibirsk, 1962. Vyp. 8. P. 33–134.



УДК УДК 599.323.4:591.444:544

ОСОБЕННОСТИ РАДИАЦИОННО-ХИМИЧЕСКОГО ВОЗДЕЙСТВИЯ НА ЩИТОВИДНУЮ ЖЕЛЕЗУ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

РАСКОША *кандидат биологических наук, Институт биологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН, raskosha@ib.komisc.ru*
Оксана Вениаминовна

КАРМАНОВ *доктор химических наук, Институт биологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН, apk0948@ib.komisc.ru*
Анатолий Петрович

КОЧЕВА *доктор химических наук, Институт геологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН, lskocheva@geo.komisc.ru*
Людмила Сегеевна

Ключевые слова:
щитовидная железа
морфометрические
параметры
 γ -облучение
нитрат натрия
совместное действие

Аннотация: В настоящее время остро стоит проблема оценки многофакторных антропогенных воздействий на популяции животных. Способность токсикантов перемещаться на значительные расстояния от источника загрязнения и непредсказуемость их совместного действия требуют более детального исследования формирования эффектов при поступлении в течение длительного времени факторов в организм млекопитающих. Щитовидной железе принадлежит существенная роль при адаптации организма к постоянно изменяющимся условиям окружающей среды, при этом она является лабильной и отвечает на антропогенную трансформацию среды изменением структурно-функциональных характеристик составляющих ее компонентов. Цель исследования – изучить особенности хронического действия факторов радиационной и химической природы на формирование ответной реакции щитовидной железы мышей и определить морфологические критерии тиреоидной ткани, по которым можно оценить характер таких воздействий у млекопитающих, обитающих на техногенно загрязненных территориях. Для этого были проведены эксперименты на половозрелых самцах мышей линии СВА, сначала были изучены эффекты раздельного действия факторов, а потом варианты их совместного действия. Животных подвергали γ -облучению в течение 30 суток (^{226}Ra) при мощности экспозиционной дозы 2000-2500 мкР/ч (1.6 сГр). Нитрат натрия мыши получали перорально также 30 суток в концентрациях 10 и 45 мг/л. С применением морфологических методов исследования показана высокая чувствительность щитовидной железы мышей к хроническому низкоинтенсивному γ -облучению и нитрату натрия в дозах и концентрациях, реально встречающихся в окружающей среде, что позволяет предложить показатели ее морфофункционального состояния для использования в качестве критерия оценки биологического действия радиационно-химических воздействий. Совместное действие исследуемых факторов оказывало большее влияние на тиреоидную паренхиму по сравнению с их раздельным действием. Полученные результаты необходимо учитывать при оценке многофакторных антропогенных воздействий на щитовидную железу млекопитающих и при экологическом нормировании техногенной нагрузки на наземные экосистемы.

© Петрозаводский государственный университет

Получена: 08 августа 2022 года

Подписана к печати: 28 декабря 2022 года

Введение

В естественных условиях обитания на популяции животных одновременно действует комплекс факторов, которые вызывают разные биологические эффекты. Обнаружение четких закономерностей формирования таких эффектов – весьма сложная задача не только в связи с многообразием действующих в природе факторов, но и из-за возможных модифицирующих влияний раздражителей друг на друга, в результате которых изменяется зависимость «доза – эффект» для животных, населяющих техногенно загрязненные территории. На степень проявления радиационных воздействий могут влиять и такие экологические факторы, как популяционные циклы животных (Раскоша, Ермакова, 2013). В этой связи представляется необходимым помимо исследований, проводимых на животных из природных популяций, важность которых очевидна, выявить закономерности формирования ответной реакции органов и тканей при одновременном многокомпонентном действии факторов в контролируемых условиях эксперимента на линейных мышах (генетическая однородность, отсутствие скрытых возбудителей инфекционных и паразитарных заболеваний), содержащихся в стандартизированных условиях вивария, с возможностью точной дозировки и времени экспозиции загрязнителей.

В осуществлении адаптации животных к постоянно изменяющимся условиям окружающей среды одно из приоритетных мест принадлежит щитовидной железе, гормоны которой влияют практически на все органы и ткани организма. Тиреоидная ткань, являясь чрезвычайно лабильной, отвечает на антропогенную трансформацию среды изменением структурно-функциональных характеристик составляющих ее компонентов. Обнаружена чувствительность щитовидной железы мелких млекопитающих к радиационному воздействию (Надольник и др., 2004; Fujimoto et al., 2020). Исследования, проведенные нами на полевках-экономках из природных популяций, показали, что обитание животных в течение многих поколений в условиях повышенного уровня естественной радиоактивности вызывает существенные отклонения от контроля в морфологическом (Раскоша и др., 2015) и цитогенетическом (Раскоша, 2018; Raskosha et al., 2022) состоянии щитовидной железы. Растет частота за-

болеваний этого органа среди ликвидаторов радиационных аварий и населения, проживающего на техногенно загрязненных территориях (Drozdovitch, 2021). При радиационных воздействиях сопутствующим химическим фактором могут быть нитраты, которые в результате интенсивного использования азотистых удобрений в сельском хозяйстве и промышленности накапливаются в растениях, почве и грунтовых водах и впоследствии способны оказывать пагубное воздействие на млекопитающих (ATSDR, 2001; Pearce, Braverman, 2017). Способность токсикантов перемещаться на значительные расстояния от источника загрязнения и непредсказуемость их совместного действия требуют более детального исследования формирования эффектов в организме млекопитающих, поэтому необходимо продолжить исследования в этом направлении с применением морфологических и морфометрических методов исследования, которые обладают широкой информативностью и позволяют выявлять одновременно как деструктивные, так и компенсаторно-приспособительные перестройки в органах и тканях животных.

В работе мы хотели проверить гипотезу о высокой чувствительности щитовидной железы животных к хроническому низкоинтенсивному γ -облучению и нитрату натрия в дозах и концентрациях, встречающихся в окружающей среде. Мы предполагаем, что раздельное действие факторов радиационной и химической природы не в полной мере отражает морфологическое состояние щитовидной железы, формирующееся после их совместного действия. Цель исследования – изучить особенности раздельного и совместного действия факторов радиационной и химической природы на щитовидную железу мышей и определить морфологические критерии тиреоидной ткани, по которым можно оценить характер таких воздействий у млекопитающих, обитающих на техногенно загрязненных территориях.

Материалы

В качестве объектов исследования использовали самцов мышей линии *СВА* ($n = 38$, возраст 3–4 месяца, масса тела – 21.4 ± 0.4 г.), полученных из УНУ «Научная коллекция экспериментальных животных» ФГБНУ ИБ ФИЦ Коми НЦ УрО РАН (<http://www.cpkp.ru/usu/471933/>). Работа проводилась в соответствии с Руководством по содержанию

и использованию лабораторных животных (Руководство..., 2017) и требованиями директивы 2010/63/EU Европейского парламента о защите животных, используемых в научных целях (Directive 2010/63/EU, 2022).

Методы

Необходимым этапом выявления особенностей многофакторного действия было изучение каждого фактора в отдельности, а затем оценка их совместного действия. Мыши путем случайной выборки были разделены на контрольную и пять опытных групп по 5–8 особей в каждой: I группа – γ -облучение в дозе 1.6 сГр, II группа – нитрат натрия в концентрации 10 мг/л, III группа – нитрат натрия в концентрации 45 мг/л, IV группа – γ -облучение в дозе 1.6 сГр + нитрат натрия в концентрации 10 мг/л, V группа – γ -облучение в дозе 1.6 сГр + нитрат натрия в концентрации 45 мг/л.

Радиационная нагрузка на организм животных определялась мощностью экспозиционной дозы и сроком их содержания под воздействием ионизирующего излучения. Мышей облучали в течение 30 суток от двух источников ^{226}Ra с активностью $0.474 \cdot 10^6$ и $0.451 \cdot 10^6$ кБк, разнесенных на расстояние 2.5 м. Геометрия расположения источников обеспечивала сравнительно однородное γ -облучение животных (неравномерность облучения не превышала 6 %). Мощность экспозиционной дозы γ -излучения составляла 2000–2500 мкР/ч. Данный уровень излучения имитировал условия внешнего γ -фона на участках с повышенной естественной радиоактивностью в Республике Коми. Суммарную поглощенную дозу (1.6 сГр) определяли термолюминесцентными дозиметрами с детекторами ДТГ-4 (LiF) с последующей регистрацией на термолюминесцентной установке ДВГ-02ТМ (НПП «Доза», Россия) в лаборатории миграции радионуклидов и радиохимии ИБ ФИЦ Коми НЦ УрО РАН. Водные растворы нитрата натрия мыши получали перорально в течение 30 суток в концентрациях 10 и 45 мг/л. Выбор концентраций базировался на уровне ПДК для питьевой воды – 45 мг/л в соответствии с СанПиН 1.2.3685-21. Накопленные дозы нитрата за месяц составили соответственно 0.1 и 0.3 г/кг массы тела (рассчитаны по NO_3^-). Следует отметить, что нитрат-ион не токсичен, но из-за действия анаэробных бактерий (в желудочно-кишечном тракте) от 5 до 20 % нитратов превращаются в нитриты, которые обладают выраженной токсичностью

(Habermeyer et al., 2015). Контролем служили мыши такого же возраста и пола, содержащиеся при нормальном радиационном фоне (8–10 мкР/ч) в аналогичных с опытными животными условиях вивария (температура – 20–22 °С, влажности воздуха 50 ± 5 %) со свободным доступом к воде и пище.

Декапитацию мышей одновременно опытных и контрольной групп осуществляли через 30 суток после окончания воздействий в утренние часы, чтобы избежать влияния суточных колебаний на исследуемые показатели. Щитовидные железы сразу после извлечения фиксировали в 10 % нейтральном забуференном формалине (рН 7.2–7.4) с максимальной стандартизацией сроков фиксации и условий дальнейшей обработки материала. Парафиновые срезы тиреоидной ткани толщиной 5–6 мкм готовили на ротационном микротоме Finesse 325 (Thermo Scientific, USA). Полученные гистологические препараты окрашивали реактивом Шиффа с докраской ядер гематоксилином Карачи и анализировали под микроскопом NU2 (Karl Zeiss, Германия) при увеличении от $\times 250$ до $\times 1250$. При морфометрическом исследовании тиреоидной паренхимы использовали точечный метод определения относительных объемов тканевых компонентов органа. Для этого использовали окулярную планиметрическую сетку Автандилова (на одно животное подсчитывали не менее 1000 точек). На основании полученных показателей вычисляли индекс активности щитовидной железы (соотношение относительных объемов эпителия и коллоида), который напрямую отражает функциональную активность органа. С использованием окулярной линейки измеряли высоту фолликулярного эпителия, диаметры ядер, а также длинный (L) и короткий (B) поперечники фолликулов (от 50 до 100 замеров). Средний диаметр фолликулов вычисляли по формуле $D = (L + B) / 2$. По отношению среднего диаметра фолликула к высоте тиреоидного эпителия определяли индекс функции железы, который обратно пропорционален ее функциональной активности. Подсчитывали среднее число тироцитов в фолликуле и общее число фолликулов на поле зрения микроскопа (10 полей зрения на особь). Измерение морфологических параметров тиреоидной ткани осуществляли в соответствии с методическими рекомендациями (Быков, 1979; Автандилов, 1990; Хмельницкий, 2002). Гистологические препараты фотографировали на микроскопе БИОЛАМ-Л (Россия) с использованием циф-

ровой камеры МС-12 (ООО «ЛОМО-МА») при увеличении окуляра $\times 12.5$, объектива $\times 20$, 40 и 100.

Полученные результаты анализировали общепринятыми методами вариационной статистики с использованием пакета программ: Microsoft Office Excel 2017 (Microsoft, США) и Statistica 6.0 (StatSoft, Inc, США). Нормальность распределения цифровых массивов проверяли, используя критерий Пирсона. Достоверность различий между контрольной и опытными группами определяли с использованием t-критерия Стьюдента. Для количественной характеристики результатов совместного действия факторов использовали коэффициент взаимодействия (K_w), который вычисляется как отношение инкремента ответной реакции системы на совместное действие факторов к сумме инкрементов эффектов при их раздельном действии (Geras'kin et al., 2005). Результат взаимодействия факторов оценивали как аддитивный, если $K_w = 1$, эффект классифицировали как антагонистический или синергический соответственно при $K_w \leq 1$ или $K_w \geq 1$.

Результаты

Раздельное действие факторов. Анализ гистологических препаратов щитовидной железы у животных, подвергнутых хроническому γ -облучению (I группа), показал статисти-

чески значимое изменение большинства изучаемых морфометрических параметров тиреоидной ткани по сравнению с контрольной группой, в целом свидетельствующее об активации гормонопозза (табл. 1). Так, высота фолликулярного эпителия была выше контроля ($p \leq 0.001$), тироциты как в мелких, так и в крупных фолликулах выглядели гипертрофированными и имели кубическую или цилиндрическую форму (рис. 1А). У этой опытной группы животных отмечено увеличение числа клеток в среднем на один фолликул ($p \leq 0.05$), а также изменение в процентном соотношении эпителия и коллоида и возрастание объемной доли экстрафолликулярного эпителия по сравнению с контрольными значениями (рис. 2). Индекс активности и индекс функции щитовидной железы подтверждали повышение функциональной активности исследуемой ткани у облученных животных (рис. 3). Об активности гормонообразовательных процессов в тиреоидной ткани мышей в ответ на радиационное воздействие свидетельствовали также резорбционные вакуоли в коллоиде некоторых фолликулов. Размер ядер тироцитов варьировал в широких пределах, число фолликулов на одно поле зрения соответствовало контролю. Кроме того, в щитовидной железе облученных животных иногда наблюдали расширение кровеносных сосудов, в некоторых случаях со стазом эритроцитов (рис. 1В).

Таблица 1. Морфометрические изменения в щитовидной железе животных после действие γ -облучения и нитрата натрия

Исследуемые параметры	Контроль	I группа	II группа	III группа	IV группа	V группа
Высота фолликулярного эпителия, мкм	5.6 ± 0.2	$9.9 \pm 0.3^{***}$	$8.9 \pm 0.4^{***}$	$8.2 \pm 0.3^{**}$	$9.5 \pm 0.2^{***}$	$9.0 \pm 0.2^{***}$
Диаметр ядер, мкм	4.4 ± 0.2	5.3 ± 0.5	$5.4 \pm 0.1^{***}$	$4.9 \pm 0.1^*$	$5.6 \pm 0.1^{***}$	$5.6 \pm 0.1^{***}$
Диаметр фолликулов, мкм	63.6 ± 2.8	$72.1 \pm 1.6^*$	67.6 ± 2.9	63.4 ± 2.1	$57.4 \pm 1.6^*$	68.9 ± 1.4
Число тироцитов в фолликуле	16.3 ± 1.1	$20.6 \pm 0.7^*$	$19.6 \pm 0.7^*$	13.8 ± 1.0	15.7 ± 0.6	19.0 ± 0.6
Число фолликулов, на поле зрения	108.0 ± 12.5	95.2 ± 2.1	$80.6 \pm 1.8^*$	$77.7 \pm 2.8^*$	98.3 ± 9.7	$71.2 \pm 1.9^*$

Примечание. Здесь и далее – статистически значимые отличия от контроля при $*p \leq 0.05$, $**p \leq 0.01$ и $***p \leq 0.001$.

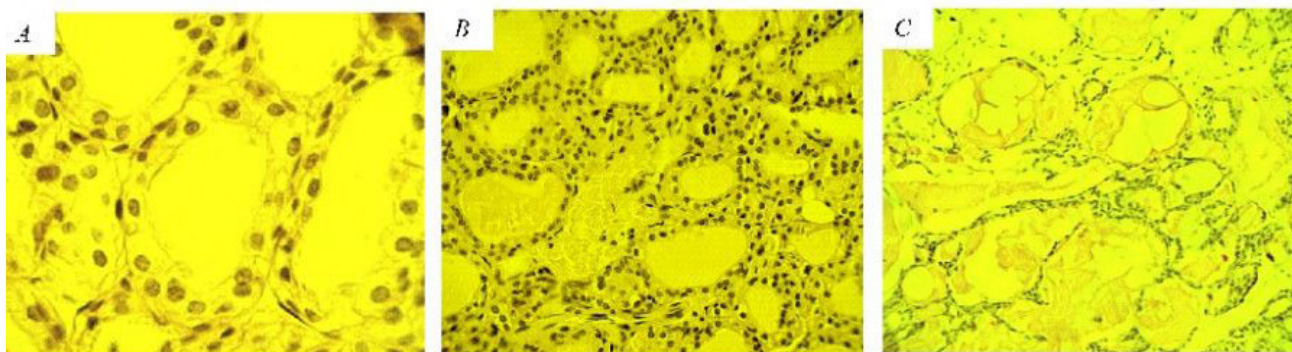


Рис. 1. Микрофотографии гистологических срезов щитовидной железы животных: А – гипертрофия клеток фолликулярного эпителия у мыши I группы (увеличение – 1250 раз); В – расширенные кровеносные сосуды у мыши I группы (увеличение – 500 раз); С – крупные фолликулы с атрофичной эпителиальной выстилкой, заполненные плотным темноокрашенным коллоидом у мыши III группы (увеличение – 250 раз). Препараты окрашены реактивом Шиффа с докраской ядер гематоксилином

Fig. 1. Micrographs of histological sections of the thyroid gland of animals: A – hypertrophy of follicular epithelial cells in mice from group I (magnification by 1250 times); B – wide blood vessels in mice from group I (magnification by 500 times); C – dilated follicles with atrophic epithelial lining filled with dense dark-colored colloid in mice from group III (magnification by 250 times). The preparations were stained with Schiff's reagent with additional staining of the nuclei with hematoxylin

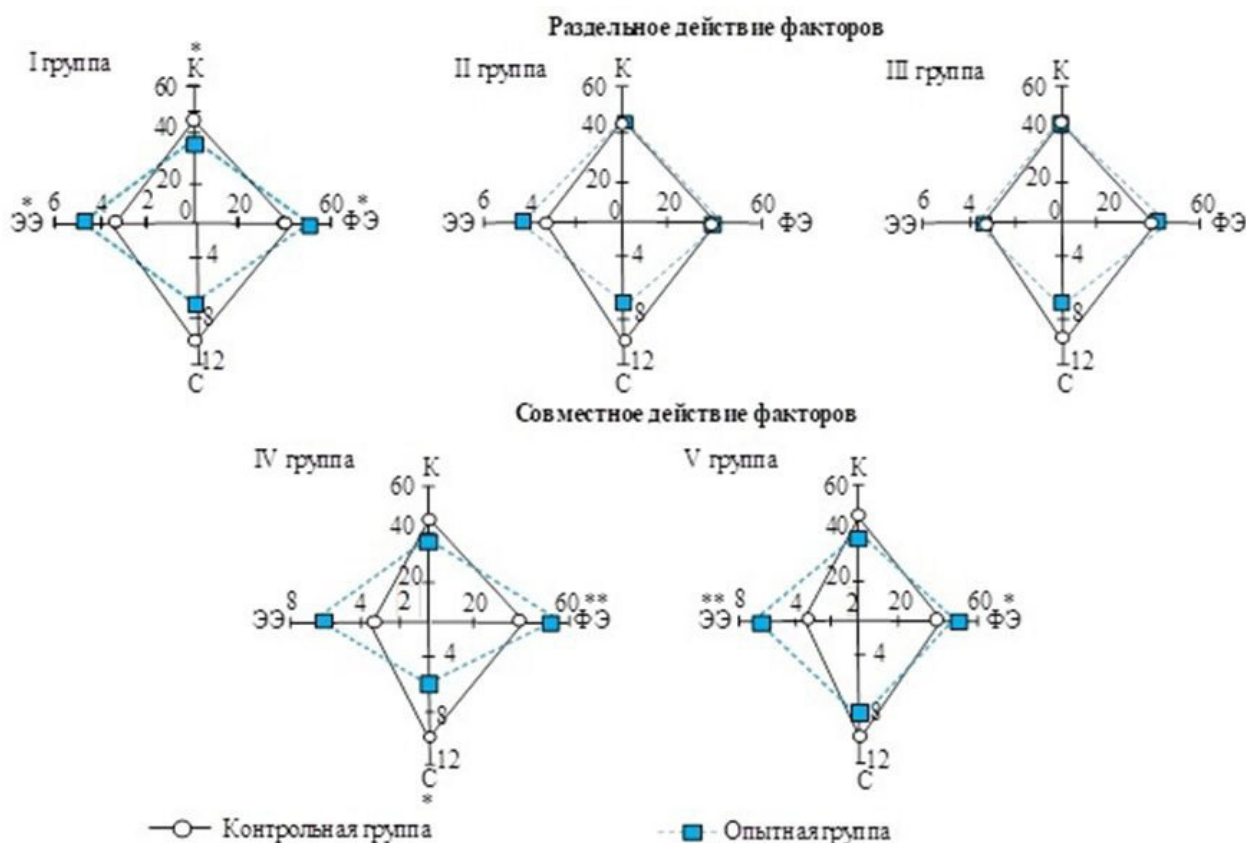


Рис. 2. Соотношение структурных компонентов (%) в щитовидной железе животных после раздельного и совместного действия факторов. Условные обозначения: К – коллоид, ФЭ – фолликулярный эпителий, С – строма и сосуды, ЭЭ – экстрафолликулярный эпителий

Fig. 2. Ratio of structural components (%) in the thyroid gland in animals after separate and combined action of factors. Legend: К – colloid, ФЭ – follicular epithelium, С – stroma and vessels, ЭЭ – extrafollicular epithelium

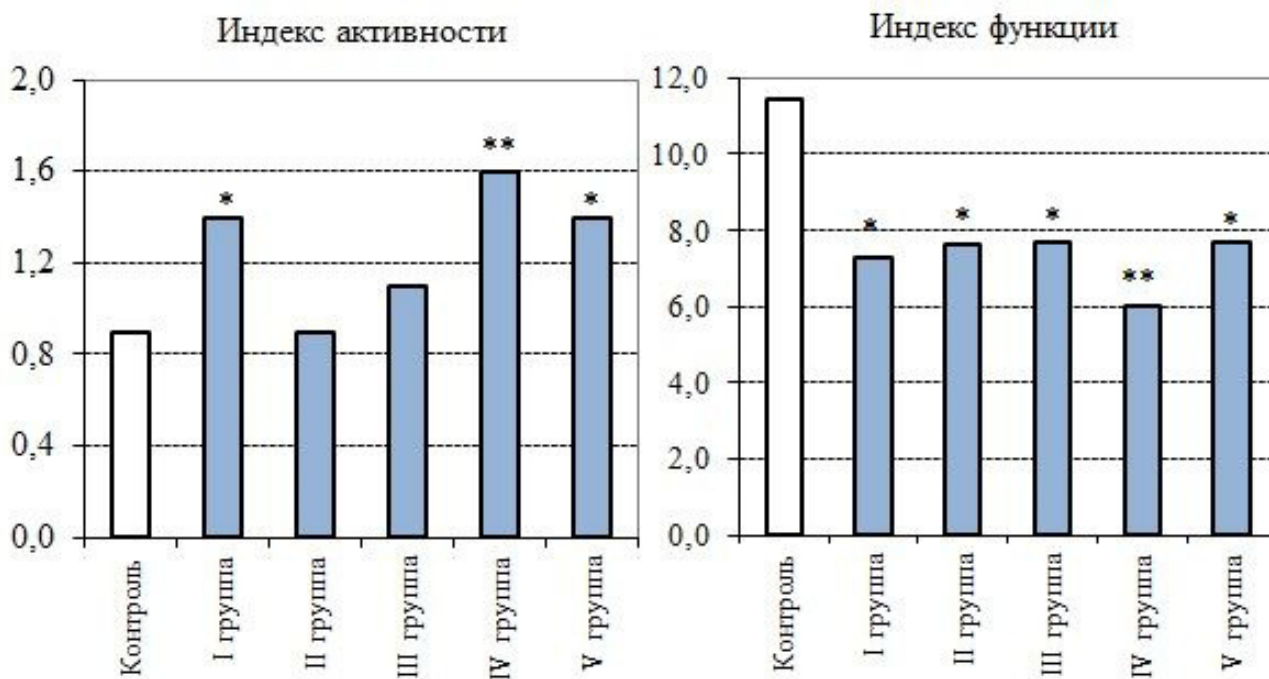


Рис. 3. Индексы щитовидной железы (усл. ед.; по оси ординат) у животных после отдельного и совместного действия факторов

Fig. 3. Indices of the thyroid gland (conditional units; along the y-axis) in animals after separate and combined action of factors

После введения нитрата натрия в щитовидной железе мышей (II и III группы) статистически значимо по сравнению с контролем увеличивалась высота фолликулярного эпителия и диаметр ядер тироцитов ($p \leq 0.001$). О повышении функциональной активности тиреоидной ткани у животных этих опытных групп свидетельствовал индекс функции (рис. 3), а также выраженная тенденция к снижению процентного вклада стромы и сосудов в общую площадь паренхимы (см. рис. 2). Наряду с этим объемные плотности структурных компонентов исследуемой ткани и значения индекса активности не выходили за пределы нормы. Несмотря на то что средний диаметр фолликулов был в пределах контрольных значений, на гистологических срезах щитовидной железы в обеих опытных группах были обнаружены крупные фолликулы с атрофичной эпителиальной выстилкой, заполненные плотным темноокрашенным коллоидом (рис. 1С). Это повлияло на общее число фолликулов (на поле зрения), которое статистически значимо уменьшалось по сравнению с контролем ($p \leq 0.05$). Вклад экстрафолликулярного эпителия в общую площадь паренхимы у животных этих опытных групп, в отличие от облученных мышей, сохранялся в пределах нормы.

Совместное действие факторов. У животных, подвергнутых одновременно действию ионизирующего излучения и нитрата натрия (IV и V группы), перераспределение структурных компонентов тиреоидной паренхимы выражалось в статистически значимом повышении доли фолликулярного и экстрафолликулярного эпителиев, в снижении объемной плотности коллоида (см. рис. 2), а также в увеличении высоты тироцитов и диаметра их ядер по сравнению с контрольной группой (см. табл. 1). Значения обоих индексов свидетельствовали о напряжении функции щитовидной железы у животных этих опытных групп, более выраженное в IV группе (см. рис. 3). Кроме того, в последнем случае отмечали статистически значимое по сравнению с контролем понижение объемной плотности сосудов и стромальных элементов, а также среднего диаметра фолликулов ($p \leq 0.05$). У животных V группы на гистологических срезах исследуемой ткани выявлено, наоборот, разрастание фолликулов, что способствовало уменьшению по сравнению с контролем числа фолликулов на поле зрения. Наряду с этим в щитовидной железе мышей обеих опытных групп наблюдали дистрофические изменения, полиморфизм в размерах и форме ядер и тироцитов, а также застой крови в сосудах. Результаты рас-

четов Kw показали, что после хронического совместного действия ионизирующего излучения и нитрата натрия были отмечены нелинейные эффекты взаимодействия факто-

ров на морфологические показатели щитовидной железы как антагонистической, так и синергической направленности (табл. 2).

Таблица 2. Значения Kw морфометрических параметров щитовидной железы животных после совместного действия факторов

Группа	Объемная плотность, %				Высота ФЭ, мкм	Диаметр, мкм		Число	
	Коллоид	Фолликулярный эпителий	Строма и сосуды	Экстрафолликулярный эпителий		Ядро	Фолликул	Тироциты в фолликуле	Фолликулы на поле зрения
IV группа	1.57**	1.25	1.05	0.97	0.51	0.63	-0.50**	-0.08	0.24
V группа	0.74***	0.69	0.19*	2.15*	0.49	0.86	-0.60	1.5	2.3**

Обсуждение

При изучении «здоровья» популяций остро стоит проблема выбора наиболее информативных характеристик организма, способных представить объективную информацию о структурно-функциональных процессах адаптации, дезадаптации и реабилитации органов и тканей животных. Оценка состояния гомеостаза организма выступает как система раннего контроля качества окружающей природной среды, позволяющая выявить даже незначительные изменения в функционировании живых существ (Захаров и др., 1996). Щитовидная железа принимает активное участие в поддержании гомеостаза и играет ведущую роль в неспецифических реакциях защиты организма, являясь подходящим тест-органом для биоиндикации, при этом использование морфометрических методов позволяет в количественном выражении определить характер структурных преобразований и степень морфофункциональной активности ткани (Хмельницкий, 2002). Результаты проведенного исследования показали чувствительность щитовидной железы мышей как к разделному, так и совместному действию ионизирующей радиации и нитрата натрия в дозах и концентрациях, реально встречающихся в окружающей среде, что позволяет предложить показатели ее морфофункционального состояния для использования в качестве критерия оценки радиационно-химических воздействий для животных из природных популяций.

Существующие на сегодняшний день подходы к нормированию техногенной нагрузки на биологические объекты основаны на эффектах собственно ионизирующего излучения без учета возможной модификации радиобиологического эффекта при одновре-

менном воздействии нерадиационных факторов (Petin et al., 2009; Проскурякова и др., 2021). Полученные данные подтвердили наше предположение о том, что раздельное действие факторов в полной мере не отражает эффекты, возникающие в результате их взаимодействий. Тем не менее некоторые особенности ответной реакции тиреоидной ткани после совместного воздействия факторов проявлялись и в случае их раздельного действия. Это касается увеличения фолликулярного эпителия, который традиционно считается достоверным критерием функциональной активности щитовидной железы (Автандилов, 1990; Хмельницкий, 2002; Калашникова, Полякова, 2018) и обладает высокой радиочувствительностью (Раскоша и др., 2015), а также объемной доли клеток экстрафолликулярного эпителия. Клетки этого типа являются одним из источников восстановления тиреоидной паренхимы путем формирования «дочерних» фолликулов (Lee et al., 2018). Направленность пролиферативных процессов во многом обуславливает способность щитовидной железы к развитию компенсаторных процессов и восстановлению ее функциональной активности, однако активная пролиферация тироцитов может приводить в дальнейшем к тканевой перестройке этого органа с формированием узловых образований и разбалансировкой гормонопоэза (Хмельницкий, 2002; Калашникова, Полякова, 2018).

В последнее время повышенный интерес вызывает изучение биологического действия нитратов, особенно в отношении органов эндокринной системы (Eskiocak et al., 2005; Chan et al., 2011; Pearce, Braverman, 2017; Rios-Sanchez et al., 2021). Всемирная организация здравоохранения определи-

ла безопасный верхний предел содержания нитратов в питьевой воде как 50 мг/л (WHO Guidelines..., 2017), в России ПДК нитратов не должна превышать 45 мг/л (Сан-ПиН 1.2.3685-21). Эти пороговые значения были приняты в первую очередь для защиты от метгемоглобинемии детей, находящихся на искусственном вскармливании, а не из-за опасений по поводу состояния щитовидной железы (Chan et al., 2011; Pearce, Braverman, 2017). Однако в литературе имеются убедительные доказательства того, что избыточное потребление нитратов вызывает нарушения в работе щитовидной железы (Eskioçak et al., 2005; Rios-Sanchez et al., 2021). Установлено торможение развития животных после хронической нитратной интоксикации, авторы связывают это именно с измененным состоянием этого органа (Ogur et al., 2000). При пероральном поступлении в организм нитраты превращаются в нитриты, которые реагируют с гемоглобином, образуя метгемоглобин, что приводит к гипоксии различных органов и тканей (Eskioçak et al., 2005; Habermeyer et al., 2015; Lee et al., 2017). Результаты, полученные нами, показали, что после употребления мышами нитрата натрия в концентрациях, не превышающих установленные нормы, морфологические изменения щитовидной железы были наименее выражены по сравнению с радиационным воздействием или совместным действием факторов. Особенность действия нитрата натрия проявлялась в том, что на фоне некоторого повышения функциональной активности тиреоидной ткани отмечали крупные фолликулярные аденомеры, которые мы не наблюдали после γ -облучения мышей, но они были обнаружены в одном из вариантов совместного действия факторов. В таких фолликулах вследствие уплотнения коллоида и нарушения его резорбции гормоны не выводятся в кровь, а заполняют его просвет, поэтому, несмотря на избыточное содержание коллоида, в функциональном отношении эти фолликулы неактивны (Хмельницкий, 2002). Появление разрастающихся фолликулов можно связать с тем, что нитраты способны снижать выработку тиреоидных гормонов путем конкурентного ингибирования поглощения йодида (Eskioçak et al., 2005; Pearce, Braverman, 2017).

По данным литературы, открытие радикального характера взаимодействия нитратов с оксигемоглобином, канцерогенный эффект данного химического вещества (Chan, 2011; Bouaziz-Ketata, 2015; Habermeyer et al.,

2015; Karwowska, Kononiuk, 2020), а также аддитивное и синергическое действие с ионизирующим излучением позволяют трактовать сочетание этих двух факторов как потенциально опасное для живых организмов (Malenchenko et al., 1984). Наши результаты показали, что вклад совместного действия факторов был наиболее существенным по сравнению с их отдельным действием и в целом приводил к напряжению морфофункционального состояния исследуемого органа с проявлением как деструктивных, так и компенсаторно-приспособительных перестроек. На разных биологических объектах была установлена закономерность: чем меньше интенсивность одного из используемых в комбинации агентов, тем меньше должна быть интенсивность другого фактора для их максимального синергического взаимодействия. Синергизм при взаимодействии факторов может быть обусловлен формированием дополнительных эффективных повреждений в результате взаимодействия субповреждений, неэффективных при отдельном применении агентов (Petin et al., 2009). После совместного действия низкоинтенсивного гамма-облучения и нитрата натрия в концентрации, не превышающей ПДК, в щитовидной железе животных также проявлялись нелинейные эффекты взаимодействий, в т. ч. и синергического характера. Это было отмечено для таких морфометрических параметров, как объемные плотности фолликулярного и экстрафолликулярного эпителиев, коллоида, числа тироцитов в фолликуле и фолликулов на поле зрения, что необходимо учитывать при принятии решения о допустимых нагрузках на организм млекопитающих. В условиях радиационной нагрузки действие нитратов и нитритов на организм может усиливаться, исследователи объясняют это тем, что введение облученным животным нитрита натрия вызывает увеличение образования метгемоглобина в крови по сравнению с необлученными особями (Lee et al., 2017). Наряду с этим есть данные о том, что одним из механизмов токсичности нитратов, который характерен и для ионизирующей радиации, является их способность индуцировать окислительный стресс путем генерации свободных радикалов (Bouaziz-Ketata et al., 2015). Нарушение обмена нитратов в организме облученных животных происходит в т. ч. и за счет повышения скорости его поступления во внутрисосудистое пространство.

Заключение

Результаты проведенного исследования подтвердили гипотезу о высокой чувствительности щитовидной железы мышей к хроническому низкоинтенсивному ионизирующему излучению и нитрату натрия в дозах и концентрациях, встречающихся в окружающей среде, что позволяет предложить показатели морфофункционального состояния тиреоидной паренхимы для оценки биологического действия факторов радиационной и химической природы у млекопитающих, обитающих на техногенно загрязненных

территориях. Обнаружено, что данные, полученные после отдельного действия факторов, в полной мере не отражали ответную реакцию щитовидной железы, формирующуюся после их совместного действия, в результате которого проявлялись нелинейные эффекты, в т. ч. и синергического характера. Полученные результаты могут быть полезными для развития системы оценки экологического риска в результате многофакторных антропогенных воздействий и при нормировании техногенной нагрузки на наземные экосистемы.

Библиография

- Авандилов Г. Г. Медицинская морфометрия. М.: Медицина, 1990. 382 с.
- Быков В. Л. Стереологический анализ щитовидной железы (обзор методов) // Архив анатомии, гистологии и эмбриологии. 1979. № 7. С. 124–132.
- Захаров В. М., Крысанов Е. Ю., Пронин А. В. Методология оценки здоровья среды // Последствия Чернобыльской катастрофы: Здоровье среды. М., 1996. С. 22–32.
- Калашникова С. А., Полякова Л. В. Особенности развития приспособительных и компенсаторных процессов в щитовидной железе на фоне экспериментального гепатофиброза // Журнал анатомии и гистопатологии. 2018. Т. 7, № 1. С. 40–46. DOI: 10.18499/2225-7357-2018-7-1-40-46.
- Надольник Л. И., Нецецкая З. В., Кардаш Н. А. и др. Функционально-морфологическая характеристика щитовидной железы крыс в отдаленные сроки после однократного воздействия радиационного излучения в больших и малых дозах // Радиационная биология. Радиоэкология. 2004. Т. 44, № 5. С. 353–343.
- Проскурякова Н. Л., Симаков А. В., Алферова Т. М. К вопросу сочетанного действия ионизирующей радиации и вредных факторов на организм человека // Медико-биологические проблемы жизнедеятельности. 2021. № 2 (26). С. 70–76.
- Раскоша О. В. Оценка устойчивости клеток щитовидной железы полевок-экономок, обитающих в разных радиоэкологических условиях после дополнительных воздействий, методом ДНК-комет // Известия Уфимского научного центра РАН. 2018. № 3-5. С. 5–11. DOI: 10.31040/2222-8349-2018-5-3-5-11.
- Раскоша О. В., Ермакова О. В. Морфологическое состояние щитовидной железы полевок-экономок, обитающих в условиях повышенного уровня естественной радиоактивности // Теоретическая и прикладная экология. 2013. № 2. С. 55–61.
- Раскоша О. В., Ермакова О. В., Павлов А. В., Кораблева Т. В. Морфометрические и цитогенетические исследования фолликулярного эпителия щитовидной железы мелких млекопитающих при хроническом облучении в малых дозах // Радиационная биология. Радиоэкология. 2015. Т. 55, № 1. С. 63–70. DOI: 10.7868/S0869803115010130.
- Руководство по содержанию и использованию лабораторных животных / Под ред. И. В. Белозерцевой. 8-е изд. М.: ИРБИС, 2017. 336 с.
- СанПиН. 1.2.3685-21 Гигиенические нормативы и требования к обеспечению безопасности и (или) безвредности для человека факторов среды обитания. Раздел III «Нормативы качества и безопасности воды». URL: <https://www.garant.ru/hotlaw/federal/1444090/> (дата обращения: 12.05.2022).
- Хмельницкий О. К. Цитологическая и гистологическая диагностика заболеваний щитовидной железы: Руководство. СПб.: Сотис, 2002. 288 с.
- ATSDR (Agency for Toxic Substances and Disease Registry). Case Studies in Environmental Medicine: Nitrate / Nitrite Toxicity. Atlanta, GA: US Department of Health and Human Services, 2001. 22 p.
- Bouaziz-Ketata H., Salah G. B., Mahjoubi A., Aidi Z., Kallel C., Kammoun H. et al. Hyparrhenia hirta: A potential protective agent against hematotoxicity and genotoxicity of sodium nitrate in adult rats // Environ Toxicology. 2015. Vol. 30, № 11. P. 1275–1284. DOI: 10.1002/tox.21998.
- Chan T. Y. Vegetable-borne nitrate and nitrite and the risk of methaemoglobinaemia // Toxicol Letters. 2011. Vol. 200 (1–2). P. 107–108. DOI: 10.1016/j.toxlet.2010.11.002.
- Directive 2010/63/EU of the European Parliament and of the Council of 22 September 2010 on the protection of animals used for scientific purposes. URL: <http://data.europa.eu/eli/dir/2010/63/oj> (дата обращения: 12.05.2022).

- Drozdovitch V. Radiation exposure to the thyroid after the Chernobyl accident // *Frontiers in endocrinology*. 2021. 11:569041. DOI: 10.3389/fendo.2020.569041.
- Eskioçak S., Dundar C., Basoglu T., Altaner S. The effects of taking chronic nitrate by drinking water on thyroid functions and morphology // *Journal of Clinical and Experimental Medicine*. 2005. № 5. P. 66–71. DOI: 10.1007/s10238-005-0068-1.
- Fujimoto N., Matsuu-Matsuyama M., Nakashima M. Morphological and functional changes in neonatally X-irradiated thyroid gland in rats // *Endocrine Journal*. 2020. Vol. 67, № 2. P. 231–240. DOI: 10.1507/endocrj.EJ19-0245.
- Geras'kin S. A., Kim J. K., Dikarev V. G., Udalova A. A., Dikareva N. S., Spirin Y. V. Cytogenetic effects of combined radioactive (¹³⁷Cs) and chemical (Cd, Pb, and 2,4-D herbicide) contamination on spring barley intercalary meristem cells // *Mutation Research*. 2005. Vol. 586, № 2. P. 147–159. DOI: 10.1016/j.mrgentox.2005.06.004.
- Habermeyer M., Roth A., Guth S., Diel P., Engel K. H., Epe B. et al. Nitrate and nitrite in the diet: how to assess their benefit and risk for human health // *Molecular Nutrition & Food Research*. 2015. Vol. 59, № 1. P. 106–128. DOI: 10.1002/mnfr.201400286.
- Karwowska M., Kononiuk A. Nitrates / Nitrites in Food-Risk for Nitrosative Stress and Benefits // *Antioxidants (Basel)*. 2020. Vol. 9, № 3. P. 241. DOI: 10.3390/antiox9030241.
- Lee J., Yi S., Chang J. Y., Kang Y. E., Kim H. J., Park K. C. et al. Regeneration of thyroid follicles from primordial cells in a murine thyroidectomized model // *Laboratory Investigation*. 2017. Vol. 97, № 4. P. 478–489. DOI: 10.1038/labinvest.2016.158.
- Malenchenko A. F., Kuchuk V. S., Asafova L. P. Dynamics of nitrite-induced methemoglobin formation after total gamma-ray irradiation of rats // *Bulletin of Experimental Biology and Medicine*. 1984. Vol. 98. P. 1498–1500. DOI: 10.1007/BF00800013.
- Ogur R., Korkmaz A., Hasde M. Effects of high nitrate intake in rats // *Journal of Basic and Clinical Physiology and Pharmacology*. 2000. Vol. 11, № 1. P. 47–56. DOI: 10.1515/JBCPP.2000.11.1.47.
- Pearce E. N., Braverman L. E. Environmental iodine uptake inhibitors // *Iodine deficiency disorders and their elimination* / Eds. E. Pearce. Springer, Cham. Switzerland, 2017. P. 141–154. DOI: 10.1007/978-3-319-49505-7.
- Petin V. G., Kim J. K., Zhurakovskaya G. P., Kim S. H. Some peculiarities of the sequential action of heat and ionizing radiation on yeast cells // *International Journal of Hyperthermia*. 2009. Vol. 25, № 1. P. 72–78. DOI: 10.1080/02656730802348008.
- Raskosha O., Bashlykova L., Starobor N. Assessment of DNA damage in somatic and germ cells of animals living with increased radiation background and their offspring // *International Journal of Radiation Biology*. 2022. August. DOI: 10.1080/09553002.2022.2110327.
- Rios-Sanchez E., Gonzalez-Zamora A., Bonaparte M. E. G., Mata E. M., Gonzalez-Delgado M. F., Amaro A. Z. et al. Regulation of the Tpo, Tg, Duox2, Pds, and Mct8 genes involved in the synthesis of thyroid hormones after subchronic exposure to sodium nitrate in female Wistar rats // *Environmental Toxicology and Chemistry*. 2021. Vol. 36, № 12. P. 2380–2391. DOI: 10.1002/tox.23351.
- WHO Guidelines for drinking-water quality. WHO Nitrate and nitrite. 4th ed.: Incorporating 1st addendum. Geneva: WHO, 2017. 398–403 p.

Благодарности

Исследования выполнены в рамках ГЗ по теме «Действие ионизирующего излучения и факторов нерадиационной природы на биологические объекты и биогенная миграция тяжелых естественных радионуклидов» ИБ ФИЦ Коми НЦ УрО РАН (№ 122040600024-5).

FEATURES OF RADIATION AND CHEMICAL EFFECTS ON THE THYROID GLAND OF SMALL MAMMALS

RASKOSHA
Oksana Veniaminovna *PhD, Institute of Biology of the Komi Science Center of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, raskosha@ib.komisc.ru*

KARMANOV
Anatolij Petrovich *D.Sc., Institute of Biology of the Komi Science Center of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, apk0948@ib.komisc.ru*

KOCHEVA
Lyudmila Sergeevna *D.Sc., Institute of Geology of the Komi Science Center of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, lskocheva@geo.komisc.ru*

Keywords:
thyroid gland
morphometric indicators
 γ -irradiation
sodium nitrate
combined action

Summary: At present, there is an acute problem of assessing multifactorial anthropogenic impacts on animal populations. The ability of toxicants to move considerable distances from the source of pollution and the unpredictability of their combined action require a more detailed study of the formation of effects when factors enter the mammalian body for a long time. The thyroid gland plays an essential role in the adaptation of the body to constantly changing environmental conditions. At that, it is labile and responds to anthropogenic transformation of the environment by changing the structural and functional characteristics of its components. The aim of the study is to investigate the features of the chronic effect of radiation and chemical factors on the formation of the thyroid response in mice and to determine the morphological criteria of thyroid tissue, by which it is possible to assess the nature of such effects in mammals living in technogenically polluted territories. Experiments were conducted on mature male mice of the NEA line, first the effects of the separate action of factors were studied, and then the variants of their joint action. The animals were exposed to gamma irradiation for 30 days (226Ra) at an exposure dose rate of 2000–2500 μ R/h (1.6 sGr). Mice also received sodium nitrate orally for 30 days at concentrations of 10 and 45 mg/l. Using morphological research methods, it was estimated that the thyroid gland of mice was highly sensitive to chronic low-intensity gamma irradiation and sodium nitrate in doses and concentrations actually occurring in the environment. This allows us to propose indicators of its morphofunctional state for use as a criterion for assessing the biological effect of radiation and chemical effects. The combined effect of the studied factors had a greater effect on the thyroid parenchyma compared to their separate action. The results obtained should be taken into account when assessing multifactorial anthropogenic impacts on the mammalian thyroid gland and with the environmental regulation of man-made load on terrestrial ecosystems.

Received on: 02 August 2022

Published on: 27 December 2022

References

- ATSDR (Agency for Toxic Substances and Disease Registry). Case Studies in Environmental Medicine: Nitrate, Nitrite Toxicity. Atlanta, GA: US Department of Health and Human Services, 2001. 22 p.
- Avtandilov G. G. Medical morphometry. M.: Medicina, 1990. 382 p.
- Bouaziz-Ketata H., Salah G. B., Mahjoubi A., Aidi Z., Kallel C., Kammoun H. et al. Hyparrhenia hirta: A potential protective agent against hematotoxicity and genotoxicity of sodium nitrate in adult rats, Environ Toxicology. 2015. Vol. 30, No. 11. R. 1275–1284. DOI: 10.1002/tox.21998.
- Bykov V. L. Stereological analysis of the thyroid gland (review of methods), Arhiv anatomii, gistologii i embriologii. 1979. No. 7. P. 124–132.
- Chan T. Y. Vegetable-borne nitrate and nitrite and the risk of methaemoglobinaemia, Toxicol Letters. 2011. Vol. 200 (1–2). R. 107–108. DOI: 10.1016/j.toxlet.2010.11.002.
- Directive 2010/63/EU of the European Parliament and of the Council of 22 September 2010 on the protection of animals used for scientific purposes. URL: <http://data.europa.eu/eli/dir/2010/63/oj> (data obrascheniya: 12.05.2022).

- Drozdovitch V. Radiation exposure to the thyroid after the Chernobyl accident, *Frontiers in endocrinology*. 2021. 11:569041. DOI: 10.3389/fendo.2020.569041.
- Eskiocak S., Dundar C., Basoglu T., Altaner S. The effects of taking chronic nitrate by drinking water on thyroid functions and morphology, *Journal of Clinical and Experimental Medicine*. 2005. No. 5. P. 66–71. DOI: 10.1007/s10238-005-0068-1.
- Fujimoto N., Matsuu-Matsuyama M., Nakashima M. Morphological and functional changes in neonatally X-irradiated thyroid gland in rats, *Endocrine Journal*. 2020. Vol. 67, No. 2. R. 231–240. DOI: 10.1507/endocrj.EJ19-0245.
- Geras' kin S. A., Kim J. K., Dikarev V. G., Udalova A. A., Dikareva N. S., Spirin Y. V. Cytogenetic effects of combined radioactive (¹³⁷Cs) and chemical (Cd, Pb, and 2,4-D herbicide) contamination on spring barley intercal meristem cells, *Mutation Research*. 2005. Vol. 586, No. 2. R. 147–159. DOI: 10.1016/j.mrgentox.2005.06.004.
- Guidelines for the care and use of laboratory animals, Pod red. I. V. Belozercevoy. 8-e izd. M.: IRBIS, 2017. 336 p.
- Habermeyer M., Roth A., Guth S., Diel P., Engel K. H., Epe B. et al. Nitrate and nitrite in the diet: how to assess their benefit and risk for human health, *Molecular Nutrition & Food Research*. 2015. Vol. 59, No. 1. R. 106–128. DOI: 10.1002/mnfr.201400286.
- Hmel'nickiy O. K. Cytological and histological diagnosis of thyroid diseases: A guide. SPb.: Sotis, 2002. 288 p.
- Kalashnikova S. A. Polyakova L. V. Features of the development of adaptive and compensatory processes in the thyroid gland against the background of experimental hepatofibrosis, *Zhurnal anatomii i gistopatologii*. 2018. T. 7, No. 1. P. 40–46. DOI: 10.18499/2225-7357-2018-7-1-40-46.
- Karwowska M., Kononiuk A. Nitrates, Nitrites in Food-Risk for Nitrosative Stress and Benefits, *Antioxidants (Basel)*. 2020. Vol. 9, No. 3. R. 241. DOI: 10.3390/antiox9030241.
- Lee J., Yi S., Chang J. Y., Kang Y. E., Kim H. J., Park K. C. et al. Regeneration of thyroid follicles from primordial cells in a murine thyroidectomized model, *Laboratory Investigation*. 2017. Vol. 97, No. 4. R. 478–489. DOI: 10.1038/labinvest.2016.158.
- Malenchenko A. F., Kuchuk V. S., Asafova L. P. Dynamics of nitrite-induced methemoglobin formation after total gamma-ray irradiation of rats, *Bulletin of Experimental Biology and Medicine*. 1984. Vol. 98. R. 1498–1500. DOI: 10.1007/BF00800013.
- Nadol'nik L. I. Nececkaya Z. V. Kardash N. A. Functional and morphological characteristics of the thyroid gland of rats in the long term after a single exposure to radiation in large and small doses, *Radiacionnaya biologiya. Radioekologiya*. 2004. T. 44, No. 5. P. 353–343.
- Ogur R., Korkmaz A., Hasde M. Effects of high nitrate intake in rats, *Journal of Basic and Clinical Physiology and Pharmacology*. 2000. Vol. 11, No. 1. R. 47–56. DOI: 10.1515/JBCPP.2000.11.1.47.
- Pearce E. N., Braverman L. E. Environmental iodine uptake inhibitors, Iodine deficiency disorders and their elimination, Eds. E. Pearce. Springer, Cham. Switzerland, 2017. R. 141–154. DOI: 10.1007/978-3-319-49505-7.
- Petin V. G., Kim J. K., Zhurakovskaya G. P., Kim S. H. Some peculiarities of the sequential action of heat and ionizing radiation on yeast cells, *International Journal of Hyperthermia*. 2009. Vol. 25, No. 1. R. 72–78. DOI: 10.1080/02656730802348008.
- PiN. Hygienic standards and requirements for ensuring the safety and (or) harmlessness of environmental factors for humans. Section III «Standards for the quality and safety of water». URL: <https://www.garant.ru/hotlaw/federal/1444090/> (data obrascheniya: 12.05.2022).
- Proskuryakova N. L. Simakov A. V. Alferova T. M. To the question of the combined effect of ionizing radiation and harmful factors on the human body, *Mediko-biologicheskie problemy zhiznedeyatel'nosti*. 2021. No. 2 (26). P. 70–76.
- Raskosha O. V. Ermakova O. V. Pavlov A. V. Korableva T. V. Morphometric and cytogenetic studies of the follicular epithelium of the thyroid gland in small mammals under chronic exposure to small doses, *Radiacionnaya biologiya. Radioekologiya*. 2015. T. 55, No. 1. P. 63–70. DOI: 10.7868/S0869803115010130.
- Raskosha O. V. Ermakova O. V. Morphological state of the thyroid gland of voles living in conditions of high of natural radioactivity, *Teoreticheskaya i prikladnaya ekologiya*. 2013. No. 2. P. 55–61.
- Raskosha O. V. Estimation of stability of thyroid gland cells of tundra voles living in different radioecological conditions after additional exposure by the «DNA-comet» method, *Izvestiya Ufimskogo nauchnogo centra RAN*. 2018. No. 3-5. P. 5–11. DOI: 10.31040/2222-8349-2018-5-3-5-11.
- Raskosha O., Bashlykova L., Starobor N. Assessment of DNA damage in somatic and germ cells of animals living with increased radiation background and their offspring, *International Journal of Radiation Biology*. 2022. August. DOI: 10.1080/09553002.2022.2110327.
- Rios-Sanchez E., Gonzalez-Zamora A., Bonaparte M. E. G., Mata E. M., Gonzalez-Delgado M. F., Amaro A. Z. et al. Regulation of the Tpo, Tg, Duox2, Pds, and Mct8 genes involved in the synthesis of thyroid hormones after subchronic exposure to sodium nitrate in female Wistar rats, *Environmental*

- Toxicology and Chemistry. 2021. Vol. 36, No. 12. R. 2380–2391. DOI: 10.1002/tox.23351.
- WHO Guidelines for drinking-water quality. WHO Nitrate and nitrite. 4th ed.: Incorporating 1st addendum. Geneva: WHO, 2017. 398–403 r.
- Zaharov V. M. Krysanov E. Yu. Pronin A. B. Methodology of environmental health assessment// Posledstviya Chernobyl'skoy katastrofy: Zdorov'e sredy. M., 1996. P. 22–32.



УДК 598.132.4:591.111.1

ПОПУЛЯЦИОННО-ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ АДАПТИВНЫХ РЕАКЦИЙ СИСТЕМЫ КРОВИ *EMYS ORBICULARIS* (REPTILIA: EMYDIDAE) ПРИ ИНВАЗИИ

РОМАНОВА
Елена Борисовна

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

СТОЛЯРОВА
Ирина Александровна

бакалавр, Национальный исследовательский Нижегородский государственный университет им. Н. И. Лобачевского, irinaisto75@gmail.com

БАКИЕВ
Андрей Геннадьевич

кандидат биологических наук, Самарский федеральный исследовательский центр РАН, herpetology@list.ru

ГОРЕЛОВ
Роман Андреевич

кандидат биологических наук, Самарский федеральный исследовательский центр РАН, gorelov.roman@mail.ru

Ключевые слова:

черепахи
лейкоцитарные индексы
периферическая кровь
лейкоцитарная формула
крови
гемопаразиты

Аннотация: Проведена оценка лейкоцитарного профиля крови и анализ зараженности гемопаразитами болотной черепахи *Emys orbicularis* (Linnaeus, 1758) из Астраханской области России. В динамике двухлетних наблюдений в лейкоцитарных профилях болотной черепахи отмечено повышение относительного содержания гетерофилов (самцы) и снижение доли моноцитов (самцы, самки), возрастание индекса сдвига лейкоцитов (самцы, самки), понижение лимфоцитарно-гранулоцитарного индекса (самцы), что иллюстрировало снижение реагирования иммунитета в целом и доминирующую роль гранулоцитов в неспецифических адаптивных реакциях организма. Доля пораженных эритроцитов, экстенсивность и интенсивность инвазии *Naemogregarina* spp. самок возросла, у самцов осталась на прежнем уровне. Выявлены половые различия в морфометрических параметрах инфицированных эритроцитов черепах. Площадь эритроцитов самцов значительно превышала аналогичный показатель самок, но не изменялась по сравнению с инфицированными клетками. Пораженные эритроциты самок отличались большей площадью и имели измененную форму. В крови инфицированных особей изменялось соотношение лейкоцитарных клеток в пользу гранулоцитов при уменьшении числа клеток лимфоцитарно-моноцитарного звена. Выявлена положительная слабая взаимосвязь между показателями инвазии и содержанием в периферической крови черепах эозинофилов, отрицательная слабая взаимосвязь с интегральными лейкоцитарными индексами соотношения лимфоцитов и гетерофилов к эозинофилам. Совокупность значений интегральных лейкоцитарных индексов отражала влияние паразита, при котором реактивность организма хозяина

не выходила за пределы нормальных значений. Установленная положительная умеренная корреляционная взаимосвязь между интенсивностью инвазии и длиной карапакса болотной черепахи позволяет прогнозировать более высокую интенсивность заражения в процессе онтогенетического развития рептилий.

© Петрозаводский государственный университет

Рецензент: В. А. Илюха

Получена: 03 июля 2022 года

Подписана к печати: 20 декабря 2022 года

Введение

Обширная область исследований посвящена изучению морфофизиологических адаптаций черепах к существованию на границе водной, наземной и воздушной среды (Wynneken et al., 2007). В дельту Волги заходит восточная часть ареала вида с таким образом жизни – болотной черепахи *Emys orbicularis* (Linnaeus, 1758), представленной здесь популяциями гаплоглинии I номинативного подвида *E. o. orbicularis* (Lenk et al., 1999; Дуйсебаева и др., 2019). В связи с нарастающими отклонениями сезонных температурных показателей и прессом антропогенной нагрузки особое внимание привлекает изучение эколого-физиологических механизмов адаптации черепах к новым формирующимся условиям, которые вызваны деградацией и загрязнением окружающей среды, болезнями или интродукцией инвазивных видов. Гематологические показатели являются индикаторами детерминантов окружающей среды (Alleman et al., 1992; Соколова и др., 1997; Вершинин, 2004; Павлов, 2019), а также ценными диагностическими инструментами при оценке состояния организма животных и изучении экофизиологического статуса организмов и популяций *in situ* (Davis et al., 2008; Perpignan, Sanchez, 2009). При этом весьма плодотворным методологическим подходом считается определение лейкоцитарной формулы крови с расчетом связанных с ней интегральных индексов. Ранее проведенными исследованиями в эритроцитах черепах *E. orbicularis* из природных популяций речных бассейнов Урала (Оренбургская область) и Волги (Астраханская область) обнаружены и идентифицированы гемопаразиты *Haemogregarina* spp. (Романова и др., 2021). В цикле работ, посвященных распространению и интенсивности инвазии водных черепах, выделяется два современных направления: во-первых, молекулярная идентификация (Ozvegy et al., 2015; Arizza et al., 2016) и морфология (Mihalca et al., 2002; Soares et al., 2014) гемопаразитов; во-вторых, иммуногематологический подход, позволяющий оценивать видоспецифиче-

ские адаптивные реакции и состояние иммунной системы организма системы крови черепах при инвазии с учетом гендерных, возрастных и биотопических различий. Следует отметить, что в рамках этого направления имеющиеся сведения о характере количественных изменений в крови черепах при заражении гемогрегаридами носят фрагментарный характер и зачастую противоречивы (Mihalca et al., 2002; Salakij et al., 2002; Ozvegy et al., 2015; Arizza et al., 2016). Кроме того, полностью отсутствуют динамические исследования по сравнительному анализу популяционных иммуногематологических характеристик водных черепах, обеспечивающих важнейшие гомеостатические функции организма. В этой связи задача отслеживания изменений направленности адаптивных реакций системы крови болотной черепахи в условиях естественных биотопов при инвазии является актуальной и необходимой как для теории, так и для решения практических природоохранных вопросов в области экофизиологии рептилий.

С учетом вышеизложенного целью работы являлся сравнительный анализ зараженности гемогрегаридами и лейкоцитарного профиля крови болотной черепахи *E. orbicularis* из Астраханской области в период двухлетних наблюдений (2020–2021 гг.).

Материалы

Объект исследования – особи *E. orbicularis*, добытые в окрестностях пос. Комсомольский Красноярского района Астраханской области, в слабопроточном озере на правом берегу р. Ахтуба. За два года было выловлено 108 особей: 48 особей (28 самок и 20 самцов) 27–29 августа 2020 г.; 60 особей (20 самок, 20 самцов и 20 молодых) 25–26 августа 2021 г. Проанализировано 204 гематологических препарата.

Работы проводили в соответствии с «Международными руководящими принципами для биомедицинских исследований на животных» (International Guiding..., 2012). Кровь у черепах брали путем прокола хвостовой вены. После взятия крови всех осо-

бей возвратили в места отлова.

Методы

Мазки крови (по два от каждой особи) готовили с помощью гематологического штапеля, высушивали на воздухе, затем фиксировали в спиртоэфирной смеси (1:1). Зафиксированные мазки хранили до окрашивания при комнатной температуре. Мазки окрашивали в течение 20 минут красителем Гимза азур-эозин по Романовскому (10–12-кратный раствор, фирма «Биолот», Россия), приготовленном на фосфатном буфере (рН 6.8–7.2). Готовые мазки просматривали на микроскопе «Meiji Techno», Япония, серия МТ 4000 с иммерсией, при увеличении $\times 1500$, с дифференцированным подсчетом лейкоцитов (Alleman et al., 1992; Соколина и др., 1997). По морфологическим особенностям определяли пять типов лейкоцитарных клеток (в %): гранулоциты (гетерофилы, базофилы, эозинофилы) и агранулоциты (моноциты, лимфоциты). Цифровые изображения препаратов выполняли камерой «Vision CAM» для тринокулярного микроскопа «Meiji Techno» (увеличение $\times 1500$).

На основании лейкоцитарной формулы крови рассчитали интегральные лейкоцитарные индексы в относительных единицах:

1) индекс сдвига лейкоцитов, ИСЛ = \sum гранулоцитов / \sum агранулоцитов;

2) индекс соотношения лимфоцитов и эозинофилов, ИСЛЭ = $L / Э$;

3) индекс соотношения гетерофилов и эозинофилов, ИСГЭ = $G / Э$;

4) лимфоцитарно-гранулоцитарный индекс, ИЛГ = $L \times 10 / (Э + G + B)$;

5) индекс соотношения гетерофилов и лимфоцитов, ИСГЛ = G / L ,

где L – лимфоциты; $Э$ – эозинофилы; G – гетерофилы; B – базофилы.

Пол взрослых черепах определяли по внешним морфологическим признакам, у молодых особей половую принадлежность не устанавливали. Измеряли длину карапакса (в мм) черепах по его прямой средней линии от переднего края загривкового щитка до заднего конца шва между надхвостовыми щитками штангенциркулем.

Учет гемопаразитов проводили на 500 эритроцитов у каждой особи. Экстенсивность инвазии (E – количество особей вида, зараженных гемопаразитами, по отношению ко всему числу исследованных особей) рассчитывали по формуле: $E = (n / N) \times 100$ %. Среднюю интенсивность инвазии (I – количество паразитов, приходящихся в

среднем на одну черепаху) рассчитывали по формуле: $I = m / n$. Индекс обилия (ИО – количество гемопаразитов, приходящихся на одну исследованную особь) рассчитывали по формуле: $ИО = m / N$, где n – количество зараженных особей; m – количество обнаруженных гемопаразитов; N – количество исследованных особей хозяев.

Окуляр-микрометром проводили измерение диаметра лейкоцитарных клеток ($2r$), большой ($2a$) и малой ($2b$) осей здоровых и инфицированных эритроцитов. Площадь (мкм^2) клеток рассчитывали по формулам круга $S = \pi \times r^2$ или эллипса: $S = \pi \times a \times b$, где r – диаметр круга; a – большая полуось эллипса; b – малая полуось эллипса; $\pi = 3.14$.

Полученные первичные данные проверяли на соответствие нормальному распределению по специальным критериям Шапиро–Уилка, Лиллиефорса и Андерсона – Дарлинга. Ввиду несоответствия первичных данных нормальному распределению, центральные тенденции и рассеяние показателей описывали медианой (Me) и интерквартильным размахом (IQR). Многофакторным дисперсионным анализом с использованием лямбды Уилкса (λ Wilks) в качестве критериальной статистики оценивали влияние факторов (пола, возраста, зараженности, года взятия) на лейкоцитарные показатели; значимость отличий (p -значения) рассчитывали путем рандомизации с использованием перестановочной процедуры (Шитиков, Розенберг, 2014; Якимов, 2019). Данные сравнивали методами непараметрической статистики с расчетом критериев: Краскела – Уоллиса (H) (при множественном сравнении независимых групп по одному признаку), Данна (D) (множественный критерий при попарном сравнении групп), Манна – Уитни (u) при сравнении двух групп, Вилкоксона (w) при сравнении зависимых выборок, критерием z – при сравнении долей с поправкой Холма, при $\alpha = 0.007$, ранговым коэффициентом корреляции Спирмена (ρ) в пакете прикладных программ «Rstudio». За величину статистической значимости принимали $\alpha = 0.05$.

Результаты

Средняя длина карапакса половозрелых самок болотной черепахи составляла 137.25 ± 5.31 мм, самцов 155.00 ± 1.92 мм. Половых различий по этому показателю у взрослых болотных черепах не выявлено ($D = 2.07$, $p = 0.07$). У сеголеток он равен 90.50 ± 0.90 мм, что значительно меньше по сравнению с самками ($D = 6.10$, $p < 0.001$) и самцами ($D =$

8.18, $p < 0.001$). Самцы и самки болотной черепахи, добытые в разные годы, по средней длине карапакса не различались (самки: $w = 0.27$, $p = 0.77$; самцы $w = 0.57$, $p = 0.56$).

При дифференциации округлых лейкоцитарных клеток болотной черепахи с учетом расположения, наличия зернистости в цитоплазме и формы ядра окуляр-микрометром

измерили диаметр и рассчитали площадь клеток. Лейкоцитарные клетки самцов, за исключением эозинофилов, были крупнее аналогичных клеток самок и молодых особей. Самыми крупными лейкоцитами у всех особей являлись гетерофилы, самыми мелкими – лимфоциты (табл. 1).

Таблица 1. Морфометрия клеток лейкоцитарного ряда крови *Emys orbicularis* изученной популяции в 2021 г.

Показатели лейкограммы	1. Самцы половозрелые, n = 20		2. Самки половозрелые, n = 20		3. Сеголетки, n = 20		Статистические показатели	
	Me	IQR	Me	IQR	Me	IQR		
Гетерофилы	d	16	2	15	3	14	2	H = 42.298, $p < 0.001$ D1-2 = 4.725, $p < 0.001$ D1-3 = 6.233, $p < 0.001$
	S	201.06	50.27	176.71	68.33	153.94	43.98	
Эозинофилы	d	14	3	13	2.25	13	3	H = 3.970, $p = 0.137$
	S	153.94	63.62	132.73	46.53	132.73	63.62	
Базофилы	d	13	2	12	2	12	1	H = 25.890, $p < 0.001$ D1-2 = 3.404, $p = 0.001$ D1-3 = 4.977, $p < 0.001$
	S	132.73	40.84	113.1	37.7	113.1	18.06	
Моноциты	d	13	3	12	2	12	2	H = 37.811, $p < 0.001$ D1-2 = 5.477, $p < 0.001$ D1-3 = 5.160, $p < 0.001$
	S	132.73	63.62	113.1	37.7	113.1	37.7	
Лимфоциты	d	10	1	9	3	9	1	H = 25.332, $p < 0.001$ D1-2 = 3.723, $p < 0.001$ D1-3 = 4.795, $p < 0.001$
	S	78.54	14.92	63.62	31.22	63.62	13.35	

Примечание. *d* – диаметр клетки, мкм; *S* – площадь клетки, мкм²; *H* – критерий Краскела – Уоллиса; *D* – критерий Данна; *p* – достигнутый уровень значимости.

Значимо не различались параметры базофилов и моноцитов у самцов ($D = 0.62$, $p = 0.78$), самок ($D = 1.76$, $p = 0.13$) и молодых ($D = 0.89$, $p = 0.55$), а также диаметры и площади эозинофилов и моноцитов ($D = 0.83$, $p = 0.59$) в выборке самок.

В период начальных наблюдений (2020 г.) в лейкоцитарном профиле крови половозрелых болотных черепах значимые половые различия обнаружены по содержанию моноцитов, доля которых была выше в крови самцов (Романова и др., 2021). Неполовозрелых особей в этот период не анализировали.

Анализ лейкоцитарного состава крови в 2021 г. показал значимые половые различия по содержанию гранулоцитов: эозинофилов ($H = 28.58$, $p < 0.001$) и базофилов ($H = 8.30$, $p = 0.01$). Доля эозинофилов в крови самцов была значимо выше по сравнению с самками ($D = 2.85$, $p = 0.01$) и молодыми ($D = 5.32$, $p < 0.001$), доля базофилов меньше по сравнению с молодыми ($D = 2.75$, $p = 0.01$). Различие в количественном содержании эозинофилов в крови особей болотной

черепахи разного пола и возраста отразилось на интегральных лейкоцитарных показателях. Так, у неполовозрелых особей с низкой долей эозинофилов в крови индекс соотношения гетерофилов к эозинофилам (ИСГЭ) был выше по сравнению с самками ($D = 2.92$, $p = 0.01$) и самцами ($D = 5.17$, $p < 0.001$), а индекс соотношения лимфоцитов к эозинофилам (ИСЛЭ) выше по сравнению с самцами ($D = 5.10$, $p < 0.001$).

В динамике двухлетних наблюдений в лейкоцитарных профилях самцов болотной черепахи отмечено повышение относительного содержания гетерофилов и снижение доли моноцитов (табл. 2).

Интегральные индексы реактивности, дополняя друг друга, свидетельствовали о значимых изменениях в состоянии организма болотных черепах в наблюдаемый период времени, обусловленных комплексом внешних и внутренних экологических факторов, среди которых особая роль отводится гемопаразитам. Хорошо известно, что гемопротозойные одноклеточные рода *Haemogregarina* (Coccidia: Adeleorina:

Таблица 2. Изменение лейкоцитарного профиля самцов *Emys orbicularis* в течение 2020–2021 гг.

Показатели лейкограммы	Самцы 2020, n = 20		Самцы 2021, n = 20		Статистические показатели	
	Me	IQR	Me	IQR	Критерий Вилкоксона (w)	Уровень значимости (p)
Гетерофилы, %	11.50	9.50	15.00	13.00	2.56	0.01
Эозинофилы, %	12.00	7.50	13.00	11.50	1.48	0.13
Базофилы, %	21.50	13.50	20.50	7.50	0.63	0.52
Моноциты, %	10.00	8.00	6.00	3.00	4.70	0.000003
Лимфоциты, %	42.00	8.50	41.00	7.00	0.64	0.52
ИСЛ, отн. ед.	0.86	0.33	1.10	0.41	3.09	0.001
ИСЛЭ, отн. ед.	3.41	3.45	3.11	3.06	0.81	0.41
ИСГЭ, отн. ед.	1.15	0.91	1.08	1.38	0.90	0.36
ИЛГ, отн. ед.	9.29	3.38	6.54	3.03	2.28	0.02
ИСГЛ, отн. ед.	0.26	0.23	0.22	0.45	2.50	0.01

Примечание. Жирным выделены статистически значимые показатели.

В анализируемый период времени в крови самок обнаружено пониженное содержание моноцитов (табл. 3).

Таблица 3. Изменение лейкоцитарного профиля самок *Emys orbicularis* в течение 2020–2021 гг.

Показатели лейкограммы	Самки 2020, n = 28		Самки 2021, n = 20		Статистические показатели	
	Me	IQR	Me	IQR	Критерий Вилкоксона (w)	Уровень значимости (p)
Гетерофилы, %	12.00	10.00	17.00	7.50	1.89	0.05
Эозинофилы, %	10.50	10.00	8.00	9.50	0.73	0.46
Базофилы, %	23.50	10.00	24.00	10.00	1.86	0.06
Моноциты, %	7.50	3.00	4.00	3.00	3.24	0.001
Лимфоциты, %	45.00	11.00	38.00	9.50	1.08	0.27
ИСЛ, отн. ед.	0.88	0.37	1.11	0.31	2.27	0.02
ИСЛЭ, отн. ед.	4.15	5.40	4.90	6.24	0.04	0.96
ИСГЭ, отн. ед.	1.27	1.50	1.70	2.22	1.12	0.25
ИЛГ, отн. ед.	9.36	4.53	8.03	2.81	1.81	0.06
ИСГЛ, отн. ед.	0.24	0.25	0.38	0.27	1.47	0.13

Примечание. Жирным выделены статистически значимые показатели.

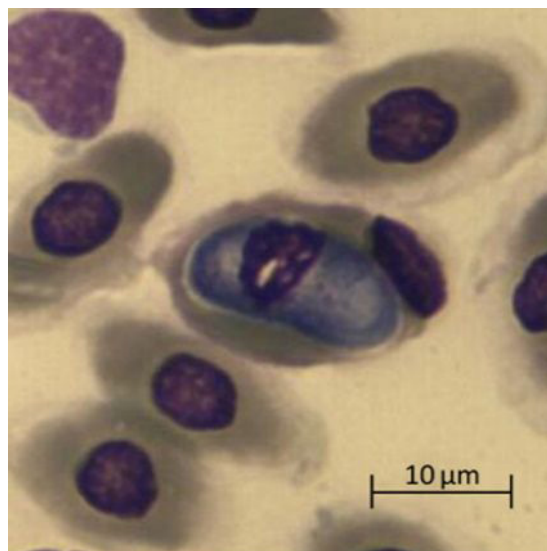
Наемогрегарины (*Haemogregarinidae*) паразитируют в основном в организме эктотермных позвоночных, в т. ч. и черепахах (Данилевский, 1891; Финкельштейн, 1908; Мкртчян, 1966; Danilewsky, 1885; Segade et al., 2006; Zelmer, Platt, 2008; Adl et al., 2012; Dvorakova et al., 2014, 2015).

Проблема систематики гемогрегаринов не является предметом настоящей работы, но следует отметить, что морфология, внешний вид и форма гемогрегариновых паразитов (микрогометоцитов, макрогаметоцитов и трофозоитов, расположенных внутри эритроцитов зараженных особей) позволила отнести их к роду *Haemogregarina* из семейства *Haemogregarinidae* (Mihalca et al., 2002; Telford, 2009; Soares et al., 2014; Arizza et al., 2016). Расположенные в эритроцитах черепахи микрогометоциты имели бобовидную

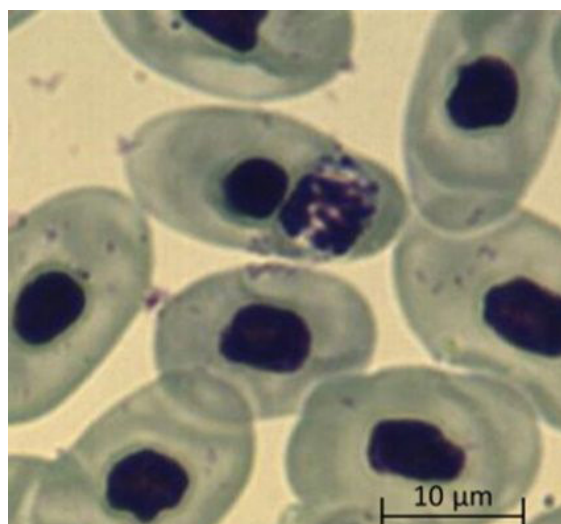
форму и большое центральное ядро (рисунок, а), макрогаметоциты имели овальную форму с зернистыми ядрами и располагались вблизи ядра эритроцита (рисунок, б). Зрелые трофозоиты U-образной формы смещали ядро эритроцитов в полярное положение и превышали его размеры (рисунок, в).

Многомерный дисперсионный анализ лейкоцитарного состава крови здоровых и инфицированных половозрелых самцов и самок, добытых в Астраханской области за два года (табл. 4), выявил значимое влияние таких факторов, как: пол (λ Wilks = 0.879, $p = 0.005$), год добычи (λ Wilks = 0.685, $p = 0.002$), и их взаимодействия (λ Wilks < 0.001, $p = 0.001$). Эффект фактора инфицированности гемопаразитами оказался не значимым (λ Wilks = 0.981, $p = 0.731$).

а



б



в



Микрофотографии паразитарных форм *Haemogregarina* spp., выполненные камерой Vision CAM для тринокулярного микроскопа Meiji Techno ($\times 1500$): а – макрогаметоциты; б – микрогаметоциты; в – трофозоиты

Micrographs of parasitic forms of *Haemogregarina* spp. made by the Vision CAM camera for the Meiji Techno trinocular microscope ($\times 1500$): а – macrogametocytes; б – microgametocytes; в – trophozoites

Таблица 4. Лейкоцитарный состав крови здоровых и инфицированных половозрелых самцов и самок болотной черепахи разных лет взятия (2020–2021 гг.)

Показатели лейкограммы	Самцы				Самки			
	Здоровые		Инфицированные		Здоровые		Инфицированные	
	Me	IQR	Me	IQR	Me	IQR	Me	IQR
2020 год								
Гетерофилы, %	6.00	7.00	12.00	8.00	9.00	4.00	13.50	11.00
Эозинофилы, %	12.00	6.00	12.00	9.00	12.00	10.00	12.00	7.50
Базофилы, %	28.00	12.00	21.00	12.00	25.00	8.00	20.00	10.00
Моноциты, %	12.00	7.00	10.00	7.00	7.00	2.00	9.70	4.50
Лимфоциты, %	44.00	4.00	42.00	9.00	47.00	8.00	42.00	11.50
Гранулоциты, % от лейкоцитов	49.00	11.00	46.00	9.00	47.00	10.00	48.50	11.50
Агранулоциты, % от лейкоцитов	51.00	11.00	54.00	9.00	53.00	10.00	51.50	11.00
2021 год								
Гетерофилы, %	22.00	8.00	15.00	13.00	22.50	4.50	16.50	7.00
Эозинофилы, %	11.00	4.00	13.50	13.00	17.00	22.00	8.00	8.50
Базофилы, %	27.00	8.00	20.00	7.00	20.00	12.50	24.00	9.50
Моноциты, %	2.50	3.00	6.00	3.00	4.50	4.00	6.00	3.00
Лимфоциты, %	37.50	1.00	41.50	8.00	34.00	2.00	44.50	9.00
Гранулоциты, % от лейкоцитов	60.00	4.00	52.00	8.00	60.00	5.00	52.00	6.50
Агранулоциты, % от лейкоцитов	40.00	4.00	48.00	8.00	40.00	5.00	48.50	6.50

В литературе имеются сведения о гипертрофии и изменении формы инфицированных гемогрегаринами эритроцитов черепах (Mihalca et al., 2002; Ozvegy et al., 2015; Arizza et al., 2016). Проведенный сравнительный морфометрический анализ выявил половые различия в параметрах инфицированных эритроцитов. Так, площадь эритроцитов без паразитов самцов статистически значимо превышала аналогичный показатель самок ($z = 2.74$, $p = 0.003$), но не изменялась по сравнению со здоровыми клетками ($z = 1.42$, $p = 0.92$). Пораженные эритроциты самок болотной черепахи имели большую площадь ($z = 2.11$, $p = 0.02$) и были слегка расширены ($z = 4.15$, $p = 0.0001$), в отличие от здоровых эритроцитов (табл. 6).

Отметим, что в эритроцитах отдельной особи (как самцов, так и самок) встречались гемопаразиты на разных стадиях развития (например, макрогаметы и трофозоиты). Можно полагать, что морфометрические различия в параметрах инфицированных эритроцитов могут быть обусловлены не только половой принадлежностью, но и стадией развития гемогрегариновых паразитов

или их количеством в клетке. Однако это предположение требует специального дополнительного объемного паразитологического анализа.

Показатели заражения болотных черепах *Haemogregarina* spp. в 2021 г. статистически значимо отличались от значений 2020 г. Межгодовые различия по суммарному популяционному показателю заражения гемогрегаринами свидетельствовали о повышении доли инфицированных эритроцитов ($z = 9.84$, $p < 0.001$) в крови болотных черепах. При этом существенно выросла доля зараженных клеток в крови самок ($z = 9.11$, $p < 0.001$) в отличие от самцов, у которых интенсивность инвазии и доля пораженных эритроцитов ($z = 1.94$, $p = 0.1$) оставались на прежнем уровне (табл. 7).

Более мелкие молодые особи отличались от самцов и самок более низкой зараженностью гемопаразитами. Проведенный анализ выявил значимое различие в количестве эритроцитов с паразитами у молодых по сравнению со взрослыми самками ($z = 10.63$, $p < 0.001$) и самцами ($z = 8.44$, $p < 0.001$). Отметим, что экстенсивность инвазии и доли

Таблица 6. Морфометрические параметры эритроцитов *Emys orbicularis* (Me / IQR)

Пол черепах	Эритроциты крови	a, мкм	b, мкм	a / b	S, мкм ²
Самки	1. Без паразитов, n = 100	20.00 / 2.00	12.00 / 1.00	1.73 / 0.32	188.50 / 33.97
	2. С паразитами, n = 100	20.00 / 2.50	13.00 / 3.00	1.53 / 0.50	197.92 / 54.98
Самцы	3. Без паразитов, n = 100	20.00 / 2.00	12.00 / 2.00	1.73 / 0.37	197.92 / 44.77
	4. С паразитами, n = 100	20.00 / 2.00	12.00 / 2.00	1.70 / 0.51	193.99 / 36.91
Статистические показатели		H = 13.15, p < 0.001; D2-3 = 3.56, p = 0.003	H = 19.58, p < 0.001; D1-2 = 4.39, p < 0.001	H = 20.42, p < 0.001; D1-2 = 4.05, p < 0.001; D2-3 = 3.60, p = 0.001; D2-4 = 3.23, p < 0.001	H = 8.31, p = 0.04; D1-2 = 2.11, p = 0.02; D1-3 = 2.74, p = 0.003
В целом по выборке	Без паразитов, n = 200	20.00 / 1.00	12.00 / 2.00	1.73 / 0.32	188.50 / 34.56
	С паразитами, n = 200	20.00 / 3.00	12.00 / 3.00	1.66 / 0.49	193.99 / 43.20
Статистические показатели:		u = 22283, p = 0.04	u = 16923, p = 0.007	u = 23610, p = 0.002	u = 19025, p = 0.40

Примечание. *a* – длина большой оси; *b* – длина малой оси; *S* – площадь клетки; *n* – количество просмотренных клеток; *H* – критерий Краскела – Уоллиса; *D* – критерий Данна; *u* – критерий Манна – Уитни.

эритроцитов с гемогрегаринами в крови самок и самцов в 2021 г. не различались ($z = 2.56, p > 0.007$).

Для определения направленности адаптивных реакций организма при инвазии был проведен сравнительный анализ индексов реактивности здоровых особей и инфицированных гемогрегаринами. У самок болотных черепах при инвазии гемопаразитами выявлено возрастание индексов ИСГЭ ($D = 2.40, p = 0.04$) и ИСГЛ ($D = 2.58, p = 0.02$) за счет изменения соотношения гранулоцитарных лейкоцитарных компонентов, что иллюстрировало существенные различия в адапционных механизмах организма на уровне системы крови. У инвазионных самцов в динамике наблюдаемого периода наблюдалось возрастание ИСЛ ($D = 2.78, p = 0.01$), что свидетельствовало о преобладающей роли гранулоцитов в формировании адаптивного иммунного ответа организма (табл. 8).

Значимые значения ($p < 0.05$) корреляционных коэффициентов для самок черепах иллюстрировали снижение

суммарного содержания гранулоцитов ($\rho = -0.46$) за счет вклада гетерофилов ($\rho = -0.32$), повышение содержания агранулоцитов ($\rho = 0.39$) за счет вклада лимфоцитов ($\rho = 0.35$) (табл. 9). Для самцов и молоди болотной черепахи в отличие от самок корреляционной взаимосвязи гематологических показателей и наличия гемопаразитов не обнаружено.

Значимые значения ($p < 0.05$) корреляционных коэффициентов для самок черепах иллюстрировали снижение суммарного содержания гранулоцитов ($\rho = -0.46$) за счет вклада гетерофилов ($\rho = -0.32$), повышение содержания агранулоцитов ($\rho = 0.39$) за счет вклада лимфоцитов ($\rho = 0.35$) (табл. 9). Для самцов и молоди болотной черепахи в отличие от самок корреляционной взаимосвязи гематологических показателей и наличия гемопаразитов не обнаружено.

В целом по выборке выявлена положительная слабая взаимосвязь между показателями инвазии и содержанием в периферической крови эозинофилов ($\rho = 0.21$), а также отрицательная слабая взаимосвязь с

Таблица 7. Зараженность болотных черепах из Астраханской области гемогрегаринами

Выборки	Число зараженных особей	Число паразитов на 500 эритроцитов	Доля клеток с паразитами	E, %	I, отн. ед.	ИО, отн. ед.
2020 г.						
Самки (n = 23)	9	32	0.064	39.13	3.55	1.39
Самцы (n = 19)	14	82	0.164	73.68	5.85	4.31
В целом по выборке (n = 42)	23	114	0.228	54.76	4.95	2.71
2021 г.						
Самки (n = 20)	18	141	0.282	90	7.42	7.05
Самцы (n = 20)	19	106	0.212	95	5.88	5.3
Молодые (n = 20)	8	18	0.036	40	2.25	0.9
В целом по выборке (n = 60)	45	265	0.530	75	5.88	4.41

интегральными лейкоцитарными индексами ИСЛЭ ($\rho = -0.21$) и ИСГЭ ($\rho = -0.22$).

Обсуждение

Сравнительный анализ данных лейкоцитарного профиля крови болотной черепахи выявил количественно-качественные изменения в иммуногематологических показателях, направленные на адаптивный ответ и обеспечивающие функционирование организма. При изучении динамики интегральных лейкоцитарных индексов реактивности организма обращает на себя внимание возрастание индекса ИСЛ у самцов и самок, что иллюстрировало снижение реагирования иммунитета в целом и доминирующей роли гранулоцитов в неспецифических адаптивных реакциях организма. Отметим, что у самцов, но не у самок, одновременно отмечено и понижение ИЛГ, что может свидетельствовать о недостаточном ресурсе реакций специфического иммунитета. При этом отсутствие возрастания индекса ИСГЛ характеризует достаточную реактивность активного ответа организма на комплекс факторов среды, в т. ч. с учетом инвазии.

Анализ динамики интегральных лейкоцитарных индексов болотных черепах исследованной выборки позволяет заключить, что при поражении гемогрегаринами в организме инфицированных особей происходит изменение соотношения лейкоцитарных клеток. По всей видимости, отставание в реагировании на внедрение гемопаразитов со стороны моноцитов (самцы и самки) приводит, с одной стороны, к запаздыванию фазы завершеного фагоцитоза, а с другой – к поздней активации лимфоцитов как эффекторного звена иммунного ответа организма

хозяина, что обеспечивает более благоприятные условия для существования паразитарных форм *Haemogregarina* spp. Отметим, что ИЛГ находился в пределах нормальных значений у здоровых и инфицированных черепах. Этот индекс рассматривается как показатель сбалансированности реакции крови на заражение и на фоне незначительного повышения индекса ИСГЛ отражает влияние паразита, когда реактивность организма хозяина не выходит за пределы нормальных значений. Выявленная корреляционная взаимосвязь между показателями инвазии и возрастанием в крови количества эозинофилов подтверждает факт участия эозинофилов в иммунном ответе черепах против паразитарных форм *Haemogregarina* spp., что поддерживается и другими исследованиями (Mihalca et al., 2002).

Виды рода *Haemogregarina* spp. являются внутриэритроцитарными паразитами, имеют сложный жизненный цикл, который включает мерогонию и образование гаметоцитов в организме промежуточного хозяина (черепаха), а также гамогонию и спорогонию в кишечнике окончательного хозяина (пиявка, беспозвоночный переносчик) (Telford, 2009). Зараженные *Haemogregarina* spp. пиявки передают мерозоиты черепахам (Paperna, 1989; Siddall, Dessler, 2001). Первичная мерогония происходит в легких, печени и селезенки промежуточного хозяина. Вторичная мерогония имеет место в эритроцитах, где формируются различные паразитарные стадии, в т. ч. и гамонты (Ozvegy et al., 2015).

Несмотря на существующее мнение о непатогенности гемогрегаринов для черепах (Финкельштейн, 1908; Мкртчян, 1966;

Таблица 8. Значение лейкоцитарных индексов здоровых болотных черепах и при инвазии гемопаразитами

Лейкоцитарный индекс, отн. ед.	1. Без инвазии		При инвазии				Статистические показатели
	<i>Me</i>	<i>IQR</i>	2. 2020 г.		3. 2021 г.		
			<i>Me</i>	<i>IQR</i>	<i>Me</i>	<i>IQR</i>	
Самки							
ИСЛ	0.88	0.34	0.94	0.45	1.08	0.28	$H = 2.06,$ $p = 0.35$
ИСЛЭ	4.41	6.40	4.19	3.92	5.14	6.02	$H = 2.30,$ $p = 0.31$
ИСГЭ	0.83	1.50	1.47	1.60	1.70	1.69	$H = 6.04,$ $p = 0.04$ $D_{1-3} = 2.40,$ $p = 0.04$
ИЛГ	9.56	3.51	9.03	4.18	8.33	2.85	$H = 1.56,$ $p = 0.45$
ИСГЛ	0.21	0.26	0.45	0.30	0.35	0.21	$H = 7.40,$ $p = 0.02$ $D_{1-3} = 2.58,$ $p = 0.02$
Самцы							
ИСЛ	1.00	0.68	0.85	0.31	1.08	0.34	$H = 8.99,$ $p = 0.01$ $D_{2-3} = 2.98,$ $p = 0.008$
ИСЛЭ	3.66	3.62	3.33	3.18	3.11	3.10	$H = 1.62,$ $p = 0.44$
ИСГЭ	1.20	1.58	1.22	1.08	1.05	1.33	$H = 1.16,$ $p = 0.92$
ИЛГ	8.57	5.06	9.50	3.27	8.00	3.25	$H = 2.69,$ $p = 0.25$
ИСГЛ	0.21	0.48	0.28	0.22	0.34	0.43	$H = 3.61,$ $p = 0.16$
В целом по выборке							
ИСЛ	0.94	0.43	0.88	0.42	1.08	0.34	$H = 8.87,$ $p = 0.01$ $D_{2-3} = 2.78,$ $p = 0.01$
ИСЛЭ	4.02	5.55	3.50	3.63	4.36	4.53	$H = 0.70,$ $p = 0.70$
ИСГЭ	0.95	1.35	1.25	1.50	1.40	1.75	$H = 2.88,$ $p = 0.23$
ИЛГ	9.19	4.58	9.09	3.84	9.07	2.94	$H = 2.90,$ $p = 0.23$
ИСГЛ	0.21	0.35	0.30	0.20	0.34	0.29	$H = 9.69,$ $p = 0.007$ $D_{1-3} = 3.10,$ $p = 0.005$

Примечание. Жирным выделены статистически значимые показатели.

Таблица 9. Анализ взаимосвязи интенсивности инвазии с лейкоцитарным профилем крови болотной черепахи коэффициентом ранговой корреляции Спирмена (ρ)

Показатель	Самцы	Самки	Сеголетки	Вся выборка
Гетерофилы, %	0.15	-0.32	0.11	-0.13
Эозинофилы, %	0.04	-0.20	0.10	0.21
Базофилы, %	-0.08	0.12	-0.04	-0.13
Моноциты, %	0.14	0.15	0.17	0.13
Лимфоциты, %	-0.18	0.35	-0.18	-0.04
ИСЛ, отн ед.	0.14	-0.43	0.12	-0.03
ИСЛЭ, отн ед.	-0.04	0.22	-0.15	-0.21
ИСГЭ, отн ед.	0.01	0.07	-0.08	-0.22
ИЛГ, отн. ед.	-0.16	0.41	-0.15	-0.01
ИСГЛ, отн. ед.	0.18	-0.33	0.12	-0.09

Mihalca et al., 2002; Perpignan, Sanchez, 2009) и их слабой связи с организмом хозяина (Данилевский, 1891; Soares et al., 2014), появляется все больше фактов, свидетельствующих о серьезных последствиях, происходящих в эритроцитах рептилий после внедрения в них паразитов, связанных с интенсификацией метаболизма и функциональной нагрузки эритроцита (Бейер, Сидоренко, 1972), изменением значения гематокрита, уменьшением числа эритроцитов и уровня гемоглобина (Thrall et al., 2004; Stacy et al., 2011; Ozvegy et al., 2015). Эритроциты являются постоянной составной частью микроокружения иммунокомпетентных клеток, следует отметить их роль в регуляции и реализации иммунного ответа. Способность эритроцитов сорбировать, концентрировать и модифицировать различные биологические активные вещества (антигены, медиаторы, гормоны) и оказывать воздействие на лимфопролиферацию, представляя их лимфоцитам, является важным звеном механизма регуляции иммуногенеза в естественных условиях, при стрессе и патологии (Васильев, 1975; Прокопенко, Сипливая, 1992; Кирдей, Дмитриева, 1995). Эритроциты рептилий вследствие их интенсивной метаболической активности служат прекрасным модельным объектом для изучения взаимоотношений паразита и хозяина на клеточном уровне (Бейер, Сидоренко, 1972). Можно полагать, что выявленные морфометрические параметры эритроцитов при инвазии, отражающие направленное изменение размеров клеток, по всей видимости, являются лишь внешней формой выражения происходящих в метаболизме клеток отклонений, направленных на обеспечение существования паразита в крови черепах до момента попадания в организм окончательного хозяина.

Заражение паразитами в популяции нарастает, о чем свидетельствуют суммарные популяционные показатели инвазии. Положительная умеренная корреляционная взаимосвязь между интенсивностью инвазии и длиной карапакса болотной черепахи ($\rho = 0.36$, $p < 0.05$) позволяет прогнозировать более высокую зараженность в процессе онтогенетического развития рептилий. На динамику передачи гемопаразитов на черепах, скорее всего, влияют сезонные колебания уровня воды в бассейне Нижней Волги. Перемещение и пребывание болотных черепах в районах затопления, по всей видимости, может увеличивать возможность заражения черепах через пиявок, чему способствует избыточное увлажнение и застойный водный режим (Sawyer, 1986).

Заключение

Проведенный сравнительный анализ адаптивных реакций системы крови и морфометрических показателей клеток крови болотной черепахи из Астраханской области показал, что пути адаптации на уровне системы крови к комплексу факторов среды, включая инвазию гемопаразитами, имеют существенные половые различия и временную динамику, иллюстрируя снижение реагирования иммунитета в целом и доминирующую роль гранулоцитов в адаптивных реакциях организма. Изучена зараженность болотных черепах гемопаразитами *Haemogregarina* spp. Показано возрастание суммарных популяционных показателей инвазии за двухлетний период, преимущественно за счет заражения самок. Высокая и нарастающая инвазия болотных черепах гемопаразитами свидетельствует о стабильном цикле передачи инфекции в Астраханской области. Для получения точных харак-

теристик и особенностей жизненного цикла гемогрегаринов в крови болотных черепах и ответа на вопрос о влиянии кровепаразитов на организм хозяина требуется проведение специального дополнительного паразитологического исследования и сравнительного экофизиологического анализа иммунного статуса инфицированных особей.

Библиография

- Бейер Т. В., Сидоренко Н. В. Цитохимическое исследование гемогрегаринов рептилий Армении. II. Сдвиги в содержании гемоглобина и общих белков в эритроцитах скальных ящериц, зараженных гемогрегаринами // Паразитология. 1972. Т. VI. Вып. 4. С. 385–390.
- Васильев Н. В. Очерки о роли кроветворной ткани в антителообразовании. Томск: Изд-во Томского ун-та, 1975. 302 с.
- Вершинин В. Л. Гемопоз бесхвостых амфибий – специфика адаптациогенеза видов в современных экосистемах // Зоологический журнал. 2004. Т. 83, № 11. С. 1367–1374.
- Данилевский В. Я. Исследования по сравнительной паразитологии крови. Зоопаразиты крови у пресмыкающихся. Т. 2. Харьков, 1891. 145 с.
- Дуйсебаева Т. Н., Доронин И. В., Малахов Д. В., Кукушкин О. В., Бакиев А. Г. ГИС-анализ распространения и условий обитания *Emys orbicularis orbicularis* (Testudines, Emydidae): методические аспекты // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. 2019. № 1. С. 28–40. DOI: 10.21685/2307-9150-2019-1-4.
- Кирдей Е. Г., Дмитриева Л. А. Роль эритроцитов в регуляции и реализации иммунного ответа // Сибирский медицинский журнал. 1995. Т. 4, № 3. С. 5–8.
- Мкртчян З. А. Материалы к изучению паразитов крови рептилий Армении // Биологический журнал Армении. 1966. Т. XIX, № 10. С. 92–100.
- Павлов А. В. Ключевые моменты гематологии рептилий: особенности оценки лейкоцитарной части крови // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. 2019. № 1. С. 138–152. DOI: 10.21685/2307-9150-2019-1-14.
- Прокопенко Л. Г., Сипливая Л. Е. Эритроциты как модуляторы иммунологических реакций // Успехи физиологических наук. 1992. Т. 23, № 4. С. 89–106.
- Романова Е. Б., Столярова И. А., Бакиев А. Г., Горелов Р. А. Сравнительный лейкоцитарный профиль *Emys orbicularis* (Reptilia: Emydidae) из двух популяций // Современная герпетология. 2021. Т. 21, № 1/2. С. 30–42. DOI: 10.18500/1814-6090-2021-21-1-2-30-42.
- Соколова Ф. М., Павлов А. В., Юсупов Р. Х. Гематология пресмыкающихся: Методическое пособие по курсу герпетологии, большому практикуму и спецсеминарам. Казань: Казан. гос. ун-т, 1997. 31 с.
- Финкельштейн Н. Я. Чужеродные крови холоднокровных Кавказа // Архив Биологических Наук. 1908. Т. 13. Вып. 2. С. 132–164.
- Шитиков В. К., Розенберг Г. С. Рандомизация и бутстреп: статистический анализ в биологии и экологии с использованием R. Тольятти: Кассандра, 2014. 314 с.
- Якимов В. Н. Основы анализа биомедицинских и экологических данных в среде R. Часть 2: Учебное пособие. Нижний Новгород: Нижегородский госуниверситет, 2019. 168 с.
- Adl S. M., Simpson A. G. B., Heiss A., Lane C. E., Lukeš J., Bass D., Bowser S. S., Brown M. W., Burki F., Dunthorn M., Hampl V., Hoppenrath M., Lara E., Mitchell E. A. D., Gall L. L., Lynn D. H., Mcmanus H., Mozley-Stanridge S. E., Parfrey L. W., Pawlowski J., Rueckert S., Shadwick L., Spiegel F. W., Schoch C. L., Smirnov A. The revised classification of eukaryotes // Journal of Eukaryotic Microbiology. 2012. Vol. 59. Issue 5. P. 429–493. DOI: 10.1111/j.1550-7408.2012.00644.x.
- Alleman A. R., Jacobson E. R., Raskin R. E. Morphologic and cytochemical characteristics of blood cells from the desert tortoise (*Gopherus agassizii*) // American Journal of Veterinary Research. 1992. Vol. 53. P. 1645–1651.
- Arizza V., Sacco F., Russo D., Scardino R., Arculeo M., Vamberger M., Marrone F. The good, the bad and the ugly: *Emys trinacris*, *Placobdella costata*, and *Haemogregarina stepanowi* in Sicily (Testudines, Annelida, and Apicomplexa) // Folia Parasitologica. 2016. Vol. 63: 029. DOI: 10.14411/fp.2016.029.
- Danilewsky B. Die Hämatozoën der Kaltblüter // Archiv für Mikroskopische Anatomie. 1885. Band 24. S. 588–598.
- Davis A. K., Maney D. L., Maerz J. C. The use of leukocyte profiles to measure stress in vertebrates: a review for ecologists // Functional Ecology. 2008. Vol. 22. P. 760–767. DOI: 10.1111/j.1365-2435.2008.01467.x.
- Dvořáková N., Kvičerová J., Hostovský M., Široký P. Haemogregarines of freshwater turtles from Southeast Asia with a description of *Haemogregarina sacaliae* sp. n. and a redescription of *Haemogregarina pellegrini* Laveran and Pettit, 1910 // Parasitology. 2015. Vol. 145. Issue 6. P. 816–826. DOI: 10.1017/S0033182014001930.
- Dvořáková N., Kvičerová J., Papoušek I., Javanbakht H., Tiar G., Kami H., Široký P. Haemogregarines from

- western Palaearctic freshwater turtles (genera *Emys*, *Mauremys*) are conspecific with *Haemogregarina stepanowi* Danilewsky, 1885 // *Parasitology*. 2014. Vol. 141. Issue 4. P. 522–530. DOI: 10.1017/S0031182013001820.
- International Guiding Principles for Biomedical Research Involving Animals. 2012. URL: https://grants.nih.gov/grants/olaw/guiding_principles_2012.pdf (дата обращения: 27.05.2022).
- Lenk P., Fritz U., Joger U., Wink M. Mitochondrial phylogeography of the European pond turtle, *Emys orbicularis* (Linnaeus, 1758) // *Molecular Ecology*. 1999. Vol. 8. Issue 11. P. 1911–1922.
- Mihalca A., Achelaritei D., Popescu P. Haemoparasites of the genus *Haemogregarina* in a population of European pond turtles (*Emys orbicularis*) from Drăgășani, Vâlcea county, Romania // *Scientia Parasitologica*. 2002. Vol. 2. P. 22–27.
- Özvey J., Marinković D., Vučićević M., Gajić B., Stevanović J., Krnjaić D., Aleksić-Kovačević S. Cytological and molecular identification of *Haemogregarina stepanowi* in blood samples of the European pond turtle (*Emys orbicularis*) from quarantine at Belgrade Zoo // *Acta Veterinaria-Beograd*. 2015. Vol. 65, No 4. P. 443–453. DOI: 10.1515/acve-2015-0037.
- Paperna I. Developmental cycle of chelonian haemogregarines in leeches with extra-intestinal multiporozoite oocysts and a note on the blood stages in the chelonian hosts // *Diseases of Aquatic Organisms*. 1989. Vol. 7. P. 149–153.
- Perpiñán D., Sánchez C. Morphologic and Cytochemical Characteristics of Blood Cells from the European Pond Turtle (*Emys orbicularis*) and the Mediterranean Pond Turtle (*Mauremys leprosa*) // *Journal of Herpetological Medicine and Surgery*. 2009. Vol. 19. No 4. P. 119–127.
- Salakij C., Salakij J., Suthunmapinunta P., Chanhom L. Hematology, Morphology and Ultrastructure of Blood Cells and Blood Parasites from Puff-faced Watersnakes (*Homalopsis buccata*) // *Kasetsart Journal – Natural Science*. 2002. Vol. 36. P. 35–43.
- Sawyer R. T. Leech biology and behavior. Vol. 3. Oxford: Oxford University Press; Clarendon Press, 1986. 240 p.
- Segade P., Crespo C., Ayres C., Cordero A., Arias M. C., García-Estévez J. M., Iglesias Blanco R. *Eimeria* species from the European pond turtle, *Emys orbicularis* (Reptilia: Testudines), in Galicia (NW Spain), with description of two new species // *Journal of Parasitology*. 2006. Vol. 92. Issue 1. P. 69–72. DOI: 10.1645/GE-3491.1.
- Siddall M. E., Desser S. S. Transmission of *Haemogregarina balli* from painted turtles to snapping turtles through the leech *Placobdella ornata* // *Journal of Parasitology*. 2001. Vol. 87. Issue 5. P. 1217–1218. DOI: 10.1645/0022-3395(2001)0872.0.CO.
- Soares P., de Brito E. S., Paiva F., Pavan D., Viana L.A. *Haemogregarina* spp. in a wild population from *Podocnemis unifilis* Troschel, 1848 in the Brazilian Amazonia // *Parasitology Research*. 2014. Vol. 113. P. 4499–4503. DOI: 10.1007/s00436-014-4139-7.
- Stacy N. I., Alleman A. R., Saylor K. A. Diagnostic hematology of reptiles // *Clinics in Laboratory Medicine*. 2011. Vol. 3. P. 87–108. DOI: 10.1016/j.cll.2010.10.006.
- Telford Jr. S. R. Hemoparasites of the Reptilia: Color Atlas and Text. New York: CRC Press, 2009. 376 p.
- Thrall M. A., Dale C., Baker E., Lassen E. D. Hematology of reptiles // *Veterinary Hematology and Clinical Chemistry*. Pennsylvania, USA: Lippincott Williams & Wilkins, 2004. P. 259–276.
- Wyneken J., Bels V. L., Godfrey M. H. Biology of Turtles. Boca Raton: CRC Press, 2007. 408 p.
- Zelmer D. A., Platt T. R. Structure and similarity of helminth communities of six species of Australian turtles // *Journal of Parasitology*. 2008. Vol. 94. Issue 4. P. 781–787. DOI: 10.1645/GE-1487.1.

POPULATION-ECOLOGICAL ASPECTS OF ADAPTIVE REACTIONS OF THE *EMYS ORBICULARIS* (REPTILIA: EMYDIDAE) BLOOD SYSTEM DURING INVASION

ROMANOVA
Elena Borisovna

D.Sc., Lobachevsky State University of Nizhny Novgorod,
romanova@ibbm.unn.ru

STOLYAROVA
Irina Alexandrovna

Bachelor, Lobachevsky State University of Nizhny Novgorod,
irinaisto75@gmail.com

BAKIEV
Andrey Gennadievich

Ph.D., Samara Federal Research Center of RAS, herpetology@list.ru

GORELOV
Roman Andreevich

Ph.D., Samara Federal Research Center of RAS, gorelov.roman@mail.ru

Keywords:

turtles
leukocytal index
peripheral blood
WBC (white blood cells)
leukocyte blood formula
hemoparasites

Summary: We carried out the assessment of the leukocyte profile of the blood and the analysis of infection with hemoparasites of the European swamp turtle *Emys orbicularis* (Linnaeus, 1758) of the Astrakhan oblast of Russia. In the dynamics of two-year observations in the leukocyte profiles of the European swamp turtle, we noted an increase in the relative content of heterophiles (males) and a decrease in the proportion of monocytes (males, females), an increase in the leukocyte shift index (males, females), a decrease in the lymphocyte-granulocyte index (males). These results illustrate a decrease in the immune response in general and the dominant role of granulocytes in nonspecific adaptive reactions of the organism. The proportion of affected erythrocytes, the extent and intensity of invasion of *Haemogregarina* spp. in females increased, in males it remained at the same level. Gender differences in morphometric parameters of infected red blood cells of turtles were revealed. The area of red blood cells of males significantly exceeded that of females, but did not change in comparison with infected cells. The affected erythrocytes of females differed by a larger area and had a modified shape. In the blood of infected individuals, the ratio of leukocyte cells changed in favor of granulocytes with a decrease in the number of agranulocytes. A positive relationship was revealed between the indicators of invasion and the content of eosinophils in the peripheral blood of turtles, as well as a negative relationship with the integral leukocyte indices of the ratio of lymphocytes and heterophiles to eosinophils. The totality of the values of the integral leukocyte indices reflected the influence of the parasite, in which the reactivity of the host organism did not exceed the normal values. The revealed positive moderate correlation between the intensity of invasion and the length of the swamp turtle's carapace makes it possible to predict a higher intensity of infection during the ontogenetic development of reptiles.

Reviewer: V. A. Ilucha

Received on: 03 July 2022

Published on: 20 December 2022

References

Özvegy J., Marinković D., Vučićević M., Gajić B., Stevanović J., Krnjaić D., Aleksić-Kovačević S. Cytological and molecular identification of *Haemogregarina stepanowi* in blood samples of the European pond turtle (*Emys orbicularis*) from quarantine at Belgrade Zoo, *Acta Veterinaria-Beograd*. 2015. Vol. 65, No 4. P. 443–453. DOI: 10.1515/acve-2015-0037.

- Adl S. M., Simpson A. G. B., Heiss A., Lane C. E., Lukeš J., Bass D., Bowser S. S., Brown M. W., Burki F., Dunthorn M., Hampl V., Hoppenrath M., Lara E., Mitchell E. A. D., Gall L. L., Lynn D. H., Mcmanus H., Mozley-Stanridge S. E., Parfrey L. W., Pawlowski J., Rueckert S., Shadwick L., Spiegel F. W., Schoch C. L., Smirnov A. The revised classification of eukaryotes, *Journal of Eukaryotic Microbiology*. 2012. Vol. 59. Issue 5. P. 429–493. DOI: 10.1111/j.1550-7408.2012.00644.x.
- Alleman A. R., Jacobson E. R., Raskin R. E. Morphologic and cytochemical characteristics of blood cells from the desert tortoise (*Gopherus agassizii*), *American Journal of Veterinary Research*. 1992. Vol. 53. P. 1645–1651.
- Arizza V., Sacco F., Russo D., Scardino R., Arculeo M., Vamberger M., Marrone F. The good, the bad and the ugly: *Emys trinacris*, *Placobdella costata*, and *Haemogregarina stepanowi* in Sicily (Testudines, Annelida, and Apicomplexa), *Folia Parasitologica*. 2016. Vol. 63: 029. DOI: 10.14411/fp.2016.029.
- Beyer T. V. Sidorenko N. V. II. Cytochemical studies on the haemogregarines of armenian reptiles. II. Shifts in haemoglobin and total protein contents in the haemogregarine-infected erythrocytes of rock-lizards, *Parazitologiya*. 1972. T. VI. Vyp. 4. C. 385–390.
- Danilevskiy V. Ya. Studies in comparative blood parasitology. Blood zooparasites in reptiles. T. 2. Har'kov, 1891. 145 p.
- Danilewsky B. Die Hämatozoën der Kaltblüter, *Archiv für Mikroskopische Anatomie*. 1885. Band 24. S. 588–598.
- Davis A. K., Maney D. L., Maerz J. C. The use of leukocyte profiles to measure stress in vertebrates: a review for ecologists, *Functional Ecology*. 2008. Vol. 22. P. 760–767. DOI: 10.1111/j.1365-2435.2008.01467.x.
- Duysebaeva T. N. Doronin I. V. Malahov D. V. Kukushkin O. V. Bakiev A. G. GIS analysis of the distribution and habitat of *Emys orbicularis orbicularis* (Testudines, Emydidae): Methodological aspects, *Izvestiya vysshih uchebnyh zavedeniy. Povolzhskiy region. Estestvennye nauki*. 2019. No. 1. P. 28–40. DOI: 10.21685/2307-9150-2019-1-4.
- Dvořáková N., Kvičerová J., Hostovský M., Široký P. Haemogregarines of freshwater turtles from Southeast Asia with a description of *Haemogregarina sacaliae* sp. n. and a redescription of *Haemogregarina pellegrini* Laveran and Pettit, 1910, *Parasitology*. 2015. Vol. 145. Issue 6. P. 816–826. DOI: 10.1017/S0031182014001930.
- Dvořáková N., Kvičerová J., Papoušek I., Javanbakht H., Tiar G., Kami H., Široký P. Haemogregarines from western Palaearctic freshwater turtles (genera *Emys*, *Mauremys*) are conspecific with *Haemogregarina stepanowi* Danilewsky, 1885, *Parasitology*. 2014. Vol. 144. Issue 4. P. 522–530. DOI: 10.1017/S0031182013001820.
- Finkel'shteyn N. Ya. The parasitic blood of the cold-blooded of Caucasus, *Arhiv Biologicheskikh Nauk*. 1908. T. 13. Vyp. 2. P. 132–164.
- International Guiding Principles for Biomedical Research Involving Animals. 2012. URL: https://grants.nih.gov/grants/olaw/guiding_principles_2012.pdf (data obrascheniya: 27.05.2022).
- Kirdey E. G. Dmitrieva L. A. The role of erythrocytes in the regulation and implementation of the immune response, *Sibirskiy medicinskiy zhurnal*. 1995. T. 4, No. 3. P. 5–8.
- Lenk P., Fritz U., Joger U., Wink M. Mitochondrial phylogeography of the European pond turtle, *Emys orbicularis* (Linnaeus, 1758), *Molecular Ecology*. 1999. Vol. 8. Issue 11. P. 1911–1922.
- Mihalca A., Achelaritei D., Popescu P. Haemoparasites of the genus *Haemogregarina* in a population of European pond turtles (*Emys orbicularis*) from Drăgășani, Vâlcea county, Romania, *Scientia Parasitologica*. 2002. Vol. 2. P. 22–27.
- Mkrtchyan Z. A. Materials for the study of blood parasites of reptiles in Armenia, *Biologicheskii zhurnal Armenii*. 1966. T. XIX, No. 10. P. 92–100.
- Paperna I. Developmental cycle of chelonian haemogregarines in leeches with extra-intestinal multispore oocysts and a note on the blood stages in the chelonian hosts, *Diseases of Aquatic Organisms*. 1989. Vol. 7. P. 149–153.
- Pavlov A. V. Key points of reptiles hematology: peculiarities of estimation of the leukocytic blood, *Izvestiya vysshih uchebnyh zavedeniy. Povolzhskiy region. Estestvennye nauki*. 2019. No. 1. P. 138–152. DOI: 10.21685/2307-9150-2019-1-14.
- Perpiñán D., Sánchez C. Morphologic and Cytochemical Characteristics of Blood Cells from the European Pond Turtle (*Emys orbicularis*) and the Mediterranean Pond Turtle (*Mauremys leprosa*), *Journal of Herpetological Medicine and Surgery*. 2009. Vol. 19. No 4. P. 119–127.
- Prokopenko L. G. Siplivaya L. E. Erythrocytes as modulators of immunological reactions, *Uspehi fiziologicheskikh nauk*. 1992. T. 23, No. 4. P. 89–106.
- Romanova E. B. Stolyarova I. A. Bakiev A. G. Gorelov R. A. Comparative leukocyte blood profile of *Emys orbicularis* (Reptilia: Emydidae) from two populations, *Sovremennaya gerpetologiya*. 2021. T. 21, No. 1/2. P. 30–42. DOI: 10.18500/1814-6090-2021-21-1-2-30-42.
- Salakij C., Salakij J., Suthunmapinunta P., Chanhom L. Hematology, Morphology and Ultrastructure of Blood Cells and Blood Parasites from Puff-faced Watersnakes (*Homalopsis buccata*), *Kasetsart*

- Journal – Natural Science. 2002. Vol. 36. P. 35–43.
- Sawyer R. T. Leech biology and behavior. Vol. 3. Oxford: Oxford University Press; Clarendon Press, 1986. 240 p.
- Segade P., Crespo C., Ayres C., Cordero A., Arias M. C., García-Estévez J. M., Iglesias Blanco R. *Eimeria* species from the European pond turtle, *Emys orbicularis* (Reptilia: Testudines), in Galicia (NW Spain), with description of two new species, *Journal of Parasitology*. 2006. Vol. 92. Issue 1. P. 69–72. DOI: 10.1645/GE-3491.1.
- Shitikov V. K. Rozenberg G. S. Randomization and bootstrap: Statistical analysis in biology and ecology using R. Tol'yatti: Kassandra, 2014. 314 p.
- Siddall M. E. Desser S. S. 1217:TOHBFP2.0.CO.
- Soares P., de Brito E. S., Paiva F., Pavan D., Viana L.A. Haemogregarina spp. in a wild population from *Podocnemis unifilis* Troschel, 1848 in the Brazilian Amazonia, *Parasitology Research*. 2014. Vol. 113. P. 4499–4503. DOI: 10.1007/s00436-014-4139-7.
- Sokolina F. M. Pavlov A. V. Yusupov R. H. Hematology of reptiles: A methodological guide for the course of herpetology, a large workshop and special seminars. Kazan': Kazan. gop. un-t, 1997. 31 p.
- Stacy N. I., Alleman A. R., Saylor K. A. Diagnostic hematology of reptiles, *Clinics in Laboratory Medicine*. 2011. Vol. 3. P. 87–108. DOI: 10.1016/j.cll.2010.10.006.
- Telford Jr. S. R. Hemoparasites of the Reptilia: Color Atlas and Text. New York: CRC Press, 2009. 376 p.
- Thrall M. A., Dale C., Baker E., Lassen E. D. Hematology of reptiles, *Veterinary Hematology and Clinical Chemistry*. Pennsylvania, USA: Lippincott Williams & Wilkins, 2004. P. 259–276.
- Vasil'ev N. V. Essays on the role of hematopoietic tissue in antibody formation. Tomsk: Izd-vo Tomskogo un-ta, 1975. 302 p.
- Vershinin V. L. Hematopoiesis of tailless amphibians – specificity of adaptationogenesis of species in modern ecosystems, *Zoologicheskii zhurnal*. 2004. T. 83, No. 11. P. 1367–1374.
- Wyneken J., Bels V. L., Godfrey M. H. *Biology of Turtles*. Boca Raton: CRC Press, 2007. 408 p.
- Yakimov V. N. Fundamentals of the analysis of biomedical and environmental data in the R environment. Part 2: Tutorial. Nizhniy Novgorod: Nizhegorodskiy gosuniversitet, 2019. 168 p.
- Zelmer D. A., Platt T. R. Structure and similarity of helminth communities of six species of Australian turtles, *Journal of Parasitology*. 2008. Vol. 94. Issue 4. P. 781–787. DOI: 10.1645/GE-1487.1.



УДК 59

РЕАКЦИИ ОРГАНИЗМА ОЗЕРНОЙ ЛЯГУШКИ (*PELOPHYLAX CF. BEDRIAGAE*) НА ХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ ВОДНОЙ СРЕДЫ ОБИТАНИЯ В ЕКАТЕРИНБУРГЕ

ТЛАСС
Майса Махмуд

аспирант, Уральский федеральный университет,
maysaatlass1988@gmail.com

АЛХЕНДАВИ
Зейна

аспирант, Уральский федеральный университет,
Zeina.hn.91@gmail.com

ВЕРШИНИН
Владимир Леонидович

доктор наук, Уральский Федеральный университет,
vol_de_mar@list.ru

Ключевые слова:
морфофизиологические
индикаторы
кислотно-щелочной
баланс
озерные лягушки
печень

Аннотация: В работе изучены морфофизиологические показатели кислотно-щелочного баланса у половозрелых *Pelophylax cf. bedriagae* – озерных лягушек в 2021 г. из лесопарка «Калиновские разрезы» и Белоярского водохранилища в окрестностях Екатеринбурга. Показано, что в выборке из Белоярского щелочного водохранилища у животных отмечено снижение массы тела P ($P < 0.05$), массы печени ($P < 0.03$) и упитанности (P/L) ($P < 0.02$) (из-за техногенного загрязнения). В сравнении с выборкой из лесопарка «Калиновские разрезы» со слабокислым рН водной среды озерные лягушки, являющиеся инвазионным видом на восточном склоне Урала, обладают особенностями, отличающими их от высших позвоночных, и часто используются в качестве модельных объектов при изучении физиологических процессов различных систем органов.

© Петрозаводский государственный университет

Получена: 16 декабря 2022 года

Подписана к печати: 30 декабря 2022 года

Введение

Для животного организма решающее значение имеет кислотно-щелочной контроль на внутриклеточном и внеклеточном уровнях. Для демпфирования этих колебаний на ранних этапах развития организма требуется наличие дополнительных специфических механизмов, хотя у половозрелых особей хорошо развита кислотно-щелочная регуляция, позволяющая компенсировать нарушения кислотно-щелочного баланса.

Для нормальной физиологической функции концентрация ионов водорода должна поддерживаться в определенном диапазоне. Предотвращая значительные колебания

рН в различных жидкостях организма, ряд буферных систем необходим для поддержания гомеостаза ионов водорода. Регулируя альвеолярную вентиляцию, дыхательная система может управлять системой обратной связи, чтобы быстро устранить кислотно-щелочной дисбаланс, регулируя парциальное давление углекислого газа. Согласно общепринятой теории, образование бикарбонатов и секреция ионов водорода – это то, что почки используют для регулирования кислотно-щелочного баланса (Sirker et al., 2002). Локальные заряды белков могут изменяться при изменении рН среды, что влияет на эффективность их работы. Наиболее восприим-

чивыми мишенями для таких воздействий являются мембранные каналы и ферменты. Все это может нарушать клеточные функции, в т. ч. экспрессию генов, регуляцию объема и межклеточную связь, а также общую продуктивность организма животного, которая зависит от активности метаболических путей и сокращения мышц. В результате гомеостаз pH как на клеточном, так и на внеклеточном уровне имеет решающее значение для выживания большинства позвоночных. Кровь обладает широким спектром функций, хорошо выраженной структурой и способностью реагировать, что делает ее одним из самых полезных индикаторов.

Объектом нашего исследования была озерная лягушка – представитель зеленых лягушек, обитающий в двух водоемах с различными экологическими условиями на восточном склоне Среднего Урала. Озерная лягушка – полуводная лягушка и один из видов амфибий, наименее чувствительный к загрязнению окружающей среды. Он может обитать в районах, недоступных для других амфибий из-за наличия крупных металлургических и химических предприятий, а также водоемов, загрязненных хозяйственными отходами или удобрениями. Взрослые лягушки могут использовать водоемы, близкие к источникам загрязнения, но развитие эмбрионов и головастиков происходит в совершенно неподходящих условиях (Slavica et al., 2016).

Цель нашей работы – изучить у озерных лягушек, обитающих в водоемах с различным химическим составом вод, химические характеристики крови и морфофизиологические особенности особей.

Таблица 1. Химическая характеристика водных местообитаний амфибий

Местообитание	pH	Минерализация
Калиновский лесопарк	6.6 ± 0.16	103.6 ± 7.4
Белоярское водохранилище	7.5 ± 0.23	253.9 ± 10.4
Уровень значимости различий, <i>p</i>	0.02	0.0003

Методы

Животные были отловлены, после чего доставлены в лабораторию и подвергнуты эвтаназии пропофолом в соответствии с национальными правилами Российской Федерации от 1977 г. и второй частью отчета рабочей группы DGXT EC (1997 г.).

После эвтаназии каждую особь взвешивали, измеряли длину тела с помощью цифрового штангенциркуля (Kraftool, Германия) с ценой деления 0.01 мм и определяли

Материалы

Предметом нашего исследования является озерная лягушка, выборки были собраны в двух разных местах в окрестностях Екатеринбурга – в водоемах Калиновского лесопарка ($n = 28$) и в Белоярском водохранилище ($n = 30$). Все особи обоего пола взрослые, примерно одинакового размера и возраста. Разрешение на сбор этого вида в России не требуется.

Интерес к этим водоемам как местообитаниям водных амфибий был вызван тем, что Белоярское водохранилище – это искусственный водоем-охладитель, в котором концентрируется значительное количество минеральных соединений, водоемы Калиновского лесопарка – естественные, сходные с природными водоемами региона исследований. Эти водоемы существенно различаются по pH. Большинство природных водоемов Урала имеют кислую среду (pH = 6.6) (Vershinin et al., 2015). Гидрохимические анализы проб воды из изученных водоемов выполнены в лаборатории физико-химических анализов Уральского государственного горного университета, а также в лаборатории инженерно-экологических испытаний ООО «АкваСолум». При химическом исследовании воды было установлено, что в Белоярском водохранилище значения pH сдвинуты в щелочную сторону (pH = 7.5). Кроме этого, воды Белоярского водохранилища минерализованы (табл. 1). Общая минерализация Белоярского водохранилища более чем в два раза выше, чем в Калиновском лесопарке, где pH слабокислое, что характерно для природных вод региона.

пол. Определение массы тела и печени проведено на цифровых весах (Shimadzu, Япония) с ценой деления 0.01 г.

Отбор проб крови произведен непосредственно из сердца через разрез желудочка. Изучение газов крови и электролитов цельной крови амфибий выполнено с помощью анализатора GASTAT-navi (Япония). Для исследования использована проба цельной крови объемом 200 мкл (время выполнения анализа – 165 с).

Прямым потенциометрическим измерением получены значения рН – концентрация ионов (активность) H^+ . Гидрохимические анализы выполнены в лаборатории физико-химических анализов Уральского государственного горного университета, а также в лаборатории инженерно-экологических испытаний ООО «АкваСолум».

Статистический анализ данных выполнен в программном пакете (Statistica for Windows). Применен однофакторный дисперсионный анализ. Изучена взаимосвязь состояния среды местообитания с исследуемыми гематологическими показателями.

Результаты

С помощью дисперсионного анализа были выявлены статистически значимые

различия в весе животных, взятых из Белоярского водохранилища, по сравнению с особями из естественных водоемов (табл. 2, рис. 1). По упитанности животные существенно различались. Это связано с тем, что Белоярское водохранилище является олиготрофным и присутствующие поллютанты, негативно сказывающиеся на физиологическом состоянии организма, приводят к повышенным энерготратам. Загрязняющие вещества, которые изменяют рН, постоянно присутствуют в водной среде данного местообитания. Трансформация среды обитания приводит к увеличению или уменьшению массы тела, и эти изменения физиологических показателей напрямую зависят от видовой принадлежности и степени влияния человека (Perry and Gilmour, 2006).

Таблица 2. Характеристики массы тела и печени амфибий из двух местообитаний

Местообитание	L (мм)	P (мг)	Упитанность (P/L)	Масса печени (мг)	n
Калиновский лесопарк	83.7 ± 2.6	72710 ± 6578	813 ± 53	3838 ± 527	28
Белоярское водохранилище	81.0 ± 2.5	54307 ± 6355	640 ± 52	2246 ± 509	30
Значимость различий (p)	0.46	0.04	0.02	0.034	58

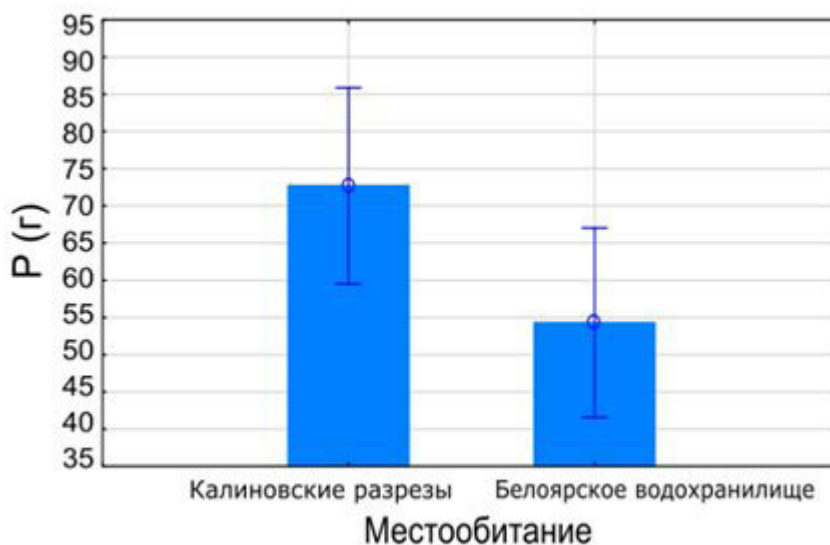


Рис. 1. Разница в массе исследованных животных
Fig 1. The difference in the mass of the studied animals

Морфофизиологические показатели животных из двух сравниваемых популяций существенно различаются, несмотря на одноразмерность особей (см. табл. 2). Существенно и значимо меньше была не только упитанность, но и масса печени у животных, взятых из искусственного водоема (см. табл. 2, рис. 2). Вероятно, это связано с дефицитом питания у животных из Бело-

ярского водохранилища. Печень выполняет ряд важных функций при адаптации к изменениям окружающей среды, с которыми бесхвостые амфибии сталкиваются в течение своего жизненного цикла (Mentino et al., 2017). Обычно масса печени меняется в течение сезонного цикла до трех раз, и эти колебания связаны с массой тела, изменениями окружающей среды, размножением,

спячкой и даже филогенетической историей (Withers and Hillman, 2001). Хорошо известно участие печени в нескольких метаболических путях: в частности, она действует как важная система депонирования гликогена и липидов (Withers and Hillman, 2001). При вскрытии животных из Белоярского водохранилища отмечен очень темный цвет печени,

что обычно встречается у амфибий в период зимовки, а также при голодании. Возможно, кроме ограниченного числа пищевых объектов, это связано с повышением энергозатрат на физиологические адаптации к антропогенно-трансформированной водной среде (увеличенной концентрацией минеральных веществ и повышенной температурой).

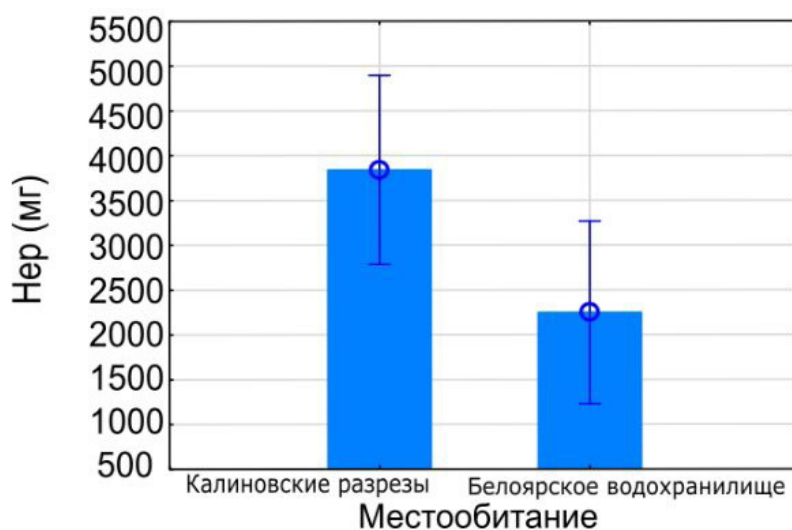


Рис. 2. Разница в массе печени исследованных животных
Fig 2. The difference in the liver mass of the studied animals

Образцы крови лягушек, взятые из Белоярского водохранилища (со щелочным рН), имели более высокое значение рН, чем образцы крови с Калиновских разрезов (с более низким рН) (рис. 3). Управление кислотно-щелочным балансом крови амфибий является важным физиологическим механизмом, который требует тщательного контроля. Хотя физиологические значения рН различаются у разных видов и между частями тела одного и того же вида и зависят от температуры окружающей среды и солености, рН в этой системе тщательно регулируется (Gilmour et al., 2007). Наличие статистически значимых различий рН проб, отобранных у животных с Калиновских разрезов и Белоярского водохранилища, определяет выявленную внутрипопуляционную изменчивость рН крови. Выявленное различие можно объяснить тем, что рН существенно ниже у самок с незрелыми гонадами в популяции лесопарка «Калиновские разрезы».

Общими чертами, присущими всем амфибиям, являются их зависимость от влажных местообитаний и источников воды, сложные жизненные циклы и большая физиологическая чувствительность к изменениям окружающей среды. Земноводные относятся к

числу видов позвоночных, которым больше всего угрожает исчезновение на планете, и ряд факторов, включая утрату и фрагментацию среды обитания, повышение температуры и ультрафиолетового излучения, наличие инфекционных заболеваний и загрязнение окружающей среды, способствуют сокращению численности популяций земноводных. Кислотные дожди, агрохимикаты, промышленные отходы и другие загрязняющие вещества, изменяющие рН, – это лишь некоторые из поллютантов, воздействию которых подвержены водные экосистемы.

Заключение

1. В искусственном водоеме, Белоярском водохранилище, значения рН сдвинуты в щелочную сторону (рН = 7.5).
2. Образцы крови лягушек из Белоярского водохранилища имели более высокие значения рН, чем из лесопарка «Калиновские разрезы».
3. При одинаковых размерах массы тела упитанность и масса печени были ниже у лягушек из Белоярского водохранилища, чем из природных слаботрансформированных водоемов Калиновского лесопарка.
4. Вероятно, кислотность крови озерной

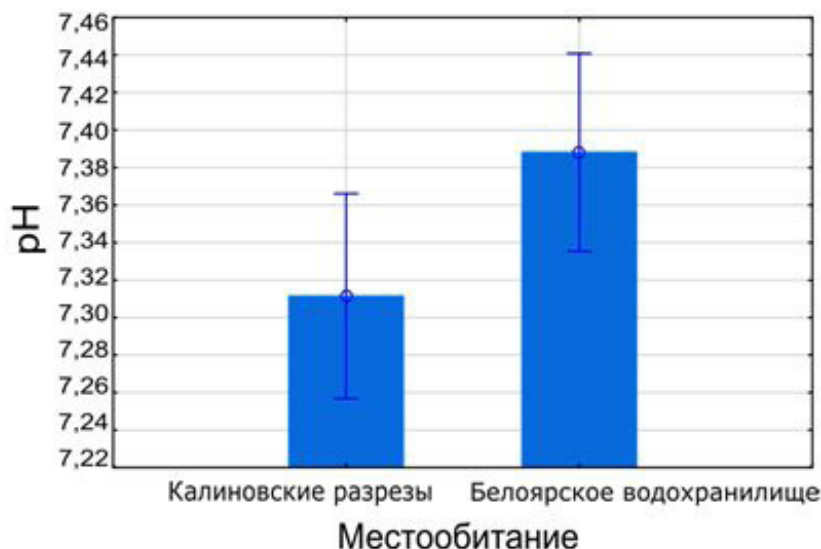


Рис. 3. Разница в значении pH крови в исследуемых выборках

Fig.3. The difference in the pH value of blood in the studied samples

лягушки *Pelophylax ridibundus* может быть использована как гематологический маркер негативных изменений среды, в т. ч. обусловленных трансформацией и загрязнением.

Библиография

- Gilmour K. M., Euverman R. M., Esbaugh A. J., Kenney L., Chew S. F., Ip Y. K., Perry S. F. Mechanisms of acid-base regulation in the African lungfish *Protopterus annectens* // *The Journal of Experimental Biology*. 2007. № 210. С. 44–59.
- Mentino D. G., Scillitani G., Marra M., Mastrodonato M., Mentino D. Seasonal changes in the liver of a non-hibernating population of water frogs, *Pelophylax kl. Esculentus* // *The European Zoological Journal*. 2017. № 84. С. 525–535.
- Perry S. F., Gilmour K. M. Acid-base balance and CO₂ excretion in fish: Unanswered questions and emerging models // *Respiratory Physiology and Neurobiology*. 2006. № 154. С. 199–215.
- Sirker A. A., Rhodes A., Grounds R. M., Bennett E. D. Acid-base physiology: the traditional and the modern approaches // *Anaesthesia*. 2002. № 57. С. 348–356.
- Withers P. S., Hillman S. S. Allometric and ecological relationships of ventricle and liver mass in anuran amphibians // *Functional Ecology*. 2001. № 15. С. 60–69.
- Vershinin V., Vershinina S., Berzin D., Zmeeva D., Kinev A. Long-term observation of amphibian populations inhabiting urban and forested areas in Yekaterinburg, Russia // *Scientific Data*. 2015. Vol. 2. DOI: 10.1038/sdata.2015.18.

REACTIONS OF THE LAKE FROG *PELOPHYLAX CF. BEDRIAGAE* ON THE CHEMICAL COMPOSITION OF THE AQUATIC HABITAT IN EKATERINBURG

TLASS
Maysa Mahmoud

Ural Federal University, maysaatlass1988@gmail.com

ALHENDA VI
Zeyna

Ural Federal University, Zeina.hn.91@gmail.com

VERSHININ
Vladimir Leonidovich

D.Sc., Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, vol_de_mar@list.ru

Keywords:

morphophysiological
indicators
acid-base balance
lake frogs
liver

Summary: We studied the morphophysiological parameters of acid-base balance in sexually mature *Pelophylax cf. bedriagae* – lake frogs from the Kalinovsky sections forest park and the Beloyarsk reservoir in the vicinity of Yekaterinburg in 2021. It was estimated that in the sampling from the Beloyarsk alkaline reservoir, animals showed a decrease in body weight P ($P < 0.05$), liver mass ($P < 0.03$) and fatness (P/L) ($P < 0.02$) due to man-made pollution in comparison with the sampling from the forest park Kalinovsky sections with slightly acidic pH of the aquatic environment. Lake frogs, which are an invasive species on the eastern slope of the Urals, have characteristic features that distinguish them from higher vertebrates, and are often used as model objects in the study of physiological processes of various organ systems.

Received on: 16 December 2022

Published on: 30 December 2022

References

- Gilmour K. M., Euverman R. M., Esbaugh A. J., Kenney L., Chew S. F., Ip Y. K., Perry S. F. Mechanisms of acid-base regulation in the African lungfish *Protopterus annectens*, *The Journal of Experimental Biology*. 2007. No. 210. P. 44–59.
- Mentino D. G., Scillitani G., Marra M., Mastrodonato M., Mentino D. Seasonal changes in the liver of a non-hibernating population of water frogs, *Pelophylax kl. Esculentus*, *The European Zoological Journal*. 2017. No. 84. P. 525–535.
- Perry S. F., Gilmour K. M. Acid-base balance and CO₂ excretion in fish: Unanswered questions and emerging models, *Respiratory Physiology and Neurobiology*. 2006. No. 154. P. 199–215.
- Sirker A. A., Rhodes A., Grounds R. M., Bennett E. D. Acid-base physiology: the traditional and the modern approaches, *Anaesthesia*. 2002. No. 57. P. 348–356.
- Vershinin V., Vershinina S., Berzin D., Zmeeva D., Kinev A. Long-term observation of amphibian populations inhabiting urban and forested areas in Yekaterinburg, Russia, *Scientific Data*. 2015. Vol. 2. DOI: 10.1038/sdata.2015.18.
- Withers P. S., Hillman S. S. Allometric and ecological relationships of ventricle and liver mass in anuran amphibians, *Functional Ecology*. 2001. No. 15. P. 60–69.



УДК 598.16; 59.002

ОЦЕНКА ЧИСЛЕННОСТИ УШАСТЫХ КРУГЛОГОЛОВОК (*PHRYNOCEPHALUS MYSTACEUS*) И РАЗНОЦВЕТНЫХ ЯЩУРОК (*EREMIAS ARGUTA*) НА САРЫКУМСКИХ БАРХАНАХ И В ИХ ОКРЕСТНОСТЯХ (РЕСПУБЛИКА ДАГЕСТАН, РОССИЙСКАЯ ФЕДЕРАЦИЯ)

ЧЕРЛИН
Владимир Александрович

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

ОКШТЕЙН
Игорь Леонидович

Институт теоретической и экспериментальной физики имени А. И. Алиханова Национального исследовательского центра Курчатовский институт, okstain@mail.ru

АЛИЕВА
Саида Замругтиновна

Дагестанский государственный университет, 05ru16ouo2.gmail.com@mail.ru

МАГОМЕДОВА
Альбина Магомедовна

Дагестанский государственный университет, tagomedova.albina.2001@mail.ru

Ключевые слова:
ушастая круглоголовка
разноцветная ящурка
методики и результаты
учета численности

Аннотация: Предложены варианты оценки численности разных видов ящериц в естественных популяциях. В том или ином смысле речь идет об учетной площадке известной площади. Но в зависимости от биологии разных видов ящериц сами учетные показатели могут быть различными: либо это фиксация общего количества обитающих на учетной площадке ящериц (что возможно для ушастой круглоголовки *Phrynocephalus mystaceus*), либо это фиксация числа встреч ящериц на учетных маршрутах определенной длины и ширины, т. е. определенной площади (что возможно для разноцветной ящурки *Eremias arguta*). В результаты учетов нужно вводить поправочные коэффициенты, которые должны учитывать, что: 1) распределение ящериц по территории неравномерно из-за микробиотопических различий (K1); 2) каждый день на поверхности почвы могут быть активны не все живущие на данной территории ящерицы (K2); 3) при использовании разных методик работы первичные данные учетов позволяют регистрировать различную долю ящериц из общего их числа, населяющего данный участок (K3). После такой корректировки результатов учета для любых отдельных участков целых территорий можно рассчитать плотность поселения ящериц и абсолютное количество обитающих там ящериц. В результате нашей работы мы пока определили состав этих коэффициентов. Последующие исследования должны привести к разработке стандартизированных

методик определения этих коэффициентов. По нашим расчетам, плотность популяции ушастых круглоголовок в местах их наиболее компактного обитания на большом Сарыкумском бархане может быть до 125 особей/га, а общее количество круглоголовок на большом Сарыкумском бархане можно оценить примерно в 7-7.5 тыс. особей. Для разноцветных ящурок плотность их популяции в местах компактного обитания в окрестностях малого Сарыкумского бархана может составлять 18.0-23.4 особей/га, а общее количество ящурок на участке площадью около 9 га, где мы проводили исследовательские работы, могло составлять 180-220 особей. Сделав такие способы оценки разных видов ящериц стандартными, можно организовать корректный многолетний мониторинг состояния их популяций.

© Петрозаводский государственный университет

Получена: 11 ноября 2022 года

Подписана к печати: 30 декабря 2022 года

Введение

Учеты численности – один из важнейших элементов природоохранной деятельности, направленной на охрану, сохранение видов, находящихся в угрожаемом состоянии. Возможность мониторинга состояния популяций таких видов – необходимая часть этой работы. В любой публикации на эту тему учет численности – обязательный раздел, без которого невозможно обойтись.

При этом до сих пор во многих случаях учет численности – один из весьма уязвимых с точки зрения методики исполнения разделов природоохранной работы. А если история изучения вида, находящегося в состоянии сокращения численности, насчитывает несколько десятков лет, то оказывается, что данные учетов, конкретные цифры в публикациях присутствуют, но методики исполнения учетов разные, а следовательно, и результаты оказываются несравнимыми. Таким образом, несмотря на наличие публикаций, часто получается, что проследить состояние популяций во времени в такой ситуации невозможно.

Для исследований были выбраны два вида ящериц Дагестана. Ушастая круглоголовка (*Phrynocephalus mystaceus*) – вид, распространенный в Российской Федерации в песчаных массивах низовьев Волги и Прикаспия. По ряду причин количество этих ящериц заметно сокращается (об этом будет сказано далее), поэтому они внесены в Красную книгу Республики Дагестан (Мазанова, 2020; категория и статус: 2(VU) – сокращающийся в численности вид, находящийся в уязвимом положении). В связи с этим контроль над численностью этого вида ящериц является одной из важных природоохранных задач (Ананьева, Мазанова, 2021; категория и статус: 2 – сокращающийся в численности и/или распространении популяции; У – уязвимый (в России по шкале

– VU A1bc, Ba2b(i,ii,iii,iv); III приоритет природоохранных мер). Разноцветная ящурка (*Eremias arguta*), наоборот, является обычным видом на территории Дагестана. Но ее изучение представляет большой интерес, поскольку она населяет очень разнообразные биотопы и, следовательно, имеет широкий спектр адаптаций к внешним условиям, который следует еще подробно изучить. Определение численности этих видов, мониторинг состояния их популяций, таким образом, имеет достаточно большое значение.

В задачи нашей работы входило: 1) выбор подходящих для данных видов ящериц показателей их обилия; 2) выбор и разработка стандартизированных методов получения этих показателей, чтобы можно было использовать их в дальнейшем для долговременного мониторинга состояния популяций; 3) выбор модельных популяций, на которых можно было бы отработать методики учета ящериц; 4) получение данных об обилии ящериц в выбранных популяциях.

Материалы

Материал был собран нами в ходе маршрутных и стационарных исследований экологии обоих видов ящериц на участке «Сарыкумские барханы» Дагестанского государственного заповедника. Изучение ушастых круглоголовок проводили на большом Сарыкумском бархане на левом берегу реки Шура-озень, учет разноцветных ящурок – в окрестностях малого Сарыкумского бархана на правобережье реки. В процессе этой работы с 2018 по 2022 г. мы зарегистрировали более 500 встреч ушастых круглоголовок и более 150 встреч разноцветных ящурок.

Специальные учеты ящериц проводили в начале июня 2021 г. и в конце мая – начале июня 2022 г.

Для изучения карт и проведения расчетов мы использовали изображения интересу-

ющих нас территорий, полученные с помощью программы Google Earth. Инструменты этой программы также позволяли измерять расстояния между объектами и, выделив на карте участки, населенные ящерицами, определять их площади.

Традиционные методы исследований

Исходя из того, что ушастая круглоголовка занесена в Красную книгу Республики Дагестан как сокращающийся в численности вид, находящийся в уязвимом положении, и в Красную книгу РФ как сокращающийся в численности, уязвимый вид, нам было важно определить численность его популяции.

«Обилие можно определять тремя основными способами: 1) как число животных в популяции, 2) как число животных, приходящихся на единицу площади, занимаемой популяцией (абсолютная плотность), и 3) как плотность одной популяции по отношению к другой (относительная плотность)» (Коли, 1979; с. 28).

В связи с заявленными природоохранными целями наших исследований наиболее важным показателем обилия ушастой круглоголовки мы посчитали абсолютную численность популяции.

Абсолютная плотность популяции в данном случае имеет меньшее значение. Эти данные имели бы смысл для сравнения с другими популяциями или с той же популяцией, но за разные годы (т. е. изучение относительной плотности). Однако на сегодняшний день имеются лишь отрывочные сведения на этот счет, да и то полученные с помощью различных методик. Абсолютную плотность популяции мы все-таки рассчитываем, потому что многие авторы предыдущих публикаций использовали этот показатель, хотя и в усеченном и несовершенном, методически нестандартизированном виде.

Кроме того, абсолютные учеты будут корректными только в том случае, если можно произвести полный учет животных на участке за достаточно короткое время, чтобы можно было пренебречь существенными перемещениями животных и избежать их повторного отлова и регистрации. В противном случае некоторые животные будут учитываться по нескольку раз, а другие вообще ускользнут от учета (Коли, 1979). По этим и множеству других причин абсолютные учеты применяются нечасто.

Результаты применения нами этой методики учета будут описаны далее.

Оригинальные методы исследований

Ушастая круглоголовка

Данные о географическом распространении

На территории Российской Федерации ушастая круглоголовка обитает на сыпучих и полузакрепленных песках в республиках Предкавказья, на астраханских и волжско-уральских песках (Никольский, 1913; Банников и др., 1971, 1977; Ананьева, Мазанаева, 2021; Дунаев, Орлова, 2017 и др.), в песках восточной части Ставропольского края, Чеченской Республики, а в Дагестане – на двух территориях, разделенных более чем на 100 км: в Ногайском районе (Кумские, Бажигано-Тереклинские и Терские пески) и в Кумторкалинском районе на бархане Сарыкум и Капчугае (Никольский, 1913; Ананьева и др., 2004; Аскендеров и др., 2017; Мазанаева, 2020 и др.). В целом же предкавказские популяции ушастых круглоголовков отделены от основного ее ареала, расположенного в Средней Азии, примерно на 500–800 км (по прямой) и более.

Данные о численности

В литературе имеется несколько указаний на количественные показатели плотности локальных популяций ушастых круглоголовков. Так, в Астраханской области (Хараба-линский р-н) она составляла 1.25–10 ос./га (Божанский, 2014). На начало текущего столетия плотность в типичных станциях Центрального Предкавказья равнялась 0.001–50 ос./га (Тертышников, 2002). На востоке Ставрополья – 5.8 ос./га, максимальные показатели (50 ос./га) были отмечены на «дымящихся» барханах (Доронин, 2013). В Чеченской Республике средняя плотность в западной части Терских песков в конце 80-х гг. XX в. составляла 27.72 ос./га (Высотин, Тертышников, 1988), в 1984 г. в 7 км западнее оз. Будары – 5 ос./га. В 2008–2010 и 2018 гг. в центральной части Терского песчаного массива на трансекте протяженностью 4 км учитывалось до 7 особей (Лотиев, 2020). В 1957–1958 гг. плотность сарыкумской популяции составляла 100 ос./га, в 1966 г. – 46–54 ос./га (Хонякина, 1962, 1967), в 1991 г. – 76 ос./га (Roitberg et al., 2000), в 2004–2008 гг. – 33–36 ос./га (Мазанаева, 2020). К началу XXI в. ушастая круглоголовка исчезла на правом берегу р. Шура-озень из-за вывоза песка с малого Сарыкумского бархана и в урочище Капчугай (Мазанаева, 2020). Плотность локальных популяций в Ногайской степи со-

ставляла 8–23 ос./га. Сокращение численности за 10 лет более 30 % (Мазанаева, 2020).

З. П. Хонякина привела данные о том, что в 1956–1958 гг. для исследований на бархане Сарыкум были отловлены и потом отпущены обратно почти 700 круглоголовок (Хонякина, 1961). В другой работе З. П. Хонякина указала, что на специально выделенных участках общей площадью 6000 м² было отловлено 296 особей (Хонякина, 1962). В конце июня 1991 г. там же было учтено и помечено около 130 особей, а общая численность популяции, по оценкам Е. С. Ройтберга с соавторами, составляла 250–300 особей (Roitberg et al., 2000). С одной стороны, это минимум вдвое меньше, чем 30 лет назад, но, с другой стороны, данные о численности в работе Е. С. Ройтберга с соавторами не подтверждены специальными исследованиями и расчетами. Поэтому этим сведениям вряд ли можно доверять при оценке динамики численности ушастых круглоголовок по годам.

К сожалению, имеющиеся в литературе данные собраны по различным методикам и не дают возможности ни более или менее определенно оценить количественные показатели состояния популяций ушастых круглоголовок в разные годы, ни сравнить эти популяции по месту и времени.

Так или иначе, но очевидны два важных обстоятельства: 1) количество ушастых круглоголовок в разрозненных популяциях в Российской Федерации, видимо, имеет тенденцию к сокращению, что отчасти связано с изменением климата, увеличением количества осадков и зарастанием больших площадей изначально открытых песков, а отчасти – с деятельностью человека; 2) отсутствуют данные, позволяющие объективно оценить состояние популяций ушастых круглоголовок в прошлом и настоящем.

Следует отметить, что антропогенное воздействие оказывает на популяции ушастых круглоголовок неоднозначное, временами – разнонаправленное влияние. С одной стороны, освоение песчаных территорий под строительство и другие хозяйственные нужды, забор песка для строительных нужд и т. п. уничтожают биотопы возможного обитания этих ящериц и, безусловно, приводят к деградации обитавшие там популяции. С другой стороны, хозяйственная деятельность человека не всегда негативно сказывается на состоянии популяций круглоголовок. Так, около бархана Сарыкум в Кумторкалинском районе Дагестана раньше был большой поселок Кумторкала, располагав-

шийся на правом берегу реки Шура-озень. В нем жители содержали большое количество скота, и в частности овец. Их стада паслись также на бархане и в его окрестностях. Овцы разбивали верхний слой почвы, выедали появлявшуюся там растительность и таким образом препятствовали зарастанию песчаных массивов. Это позитивно сказывалось на популяции круглоголовок. Однако, после землетрясения 1970 г., когда поселок оказался практически полностью разрушен, всех жителей переселили в поселок в 4 км на северо-восток от прежнего села за трассу Р-217 («Кавказ»). Теперь это районный центр Коркмаскала. Овцы на бархане и в его окрестностях исчезли, и бархан стал интенсивно зарастать травой. Кроме того, примерно в середине XX в. с целью остановить распространение песка ближайшие окрестности бархана засадили айлантом (*Ailanthus altissima*). Это дерево с глубокой и разветвленной корневой системой, которое, интенсивно разрастаясь, очень агрессивно осваивает подходящие территории, что также способствует зарастанию бархана. Это, в свою очередь, резко сокращает подходящие для обитания ушастых круглоголовок площади. Кроме того, логично было бы предположить, что активное туристическое и рекреационное освоение, например, северо-восточной оконечности большого Сарыкумского бархана должно негативно отразиться на популяциях ушастых круглоголовок. Множество людей, посещающих бархан (около 240 тыс. в год), должно было бы распугать ящериц, вытоптать верхний слой песка вместе с их норами, да и просто физически их уничтожить. Но наши наблюдения за 4 года показали, что пока локальные микропопуляционные группировки круглоголовок, населяющие отдельные котловины выдувания на территории, посещаемой большим количеством туристов, чувствуют себя так же хорошо, как подобные группировки на юго-западной оконечности бархана, который туристы практически не посещают. Хотя, возможно, что кажущееся отсутствие воздействия множества людей на популяции круглоголовок – явление временное и может проявиться в будущем. А песчаные массивы малого Сарыкумского бархана на правом берегу Шура-озени, как и урочища Капчугай, были практически полностью уничтожены, т. е. разобраны на строительные нужды. Круглоголовок там теперь нет совсем.

В песчаных массивах Астраханской области (в окрестностях поселка Досанг и др.) в

связи с изменением климата (увеличением количества осадков и т. п.) пески интенсивно зарастают. Раньше по этим территориям традиционно проходили скотопробные тропы, которые представляли собой широкие, пронизывающие в разных направлениях все эти территории песчаные дороги. Именно эти незарастающие песчаные дороги являлись территориальной основой для обитания ушастых круглоголовков, для их распространения на новые пространства. Теперь традиционный прогон скота практически прекратился. Все это сокращает площади возможного обитания для ушастых круглоголовков и оказывает на их популяции негативное воздействие, а зарастание территорий способствует резкому сокращению их численности в этих местах.

Таким образом, антропогенные воздей-

ствия могут оказывать на популяции ушастых круглоголовков разнонаправленное воздействие: в ряде случаев – негативное, иногда – позитивное, а иногда – нейтральное. Вследствие этого задача тщательного мониторинга состояния популяций ушастых круглоголовков на территории РФ, а следовательно, и разработки унифицированных методов их учета – задача большой природоохранной важности.

Наш учет численности ушастых круглоголовков

Итак, для оценки состояния популяции ушастой круглоголовки мы выбрали изолированную популяцию большого Сарыкумского бархана. Ранее круглоголовки населяли и малый бархан, но сейчас они там не встречаются (рис. 1).



Рис. 1. Расположение большого и малого Сарыкумских барханов и схема большого Сарыкумского бархана и его окрестностей. Красной полосой отмечен гребень большого бархана между двумя его высшими точками. СВО – северо-восточная оконечность бархана, ЮЗО – юго-западная оконечность бархана, ЮВС – юго-восточный склон бархана, СЗС – северо-западный склон бархана. Рисунок построен с применением программы Google Earth

Fig. 1. Location of the large and small Sarykumsky dunes and the diagram of the big Sarykumsky dune and its surroundings by directions. A red stripe marks the crest of a large dune between its two highest points. СВО – the north-eastern tip of the dune, ЮЗО – the south-western tip of the dune, ЮВС – the south-eastern slope of the dune, СЗС – the north-western slope of the dune. The drawing is built using the Google Earth program

В качестве показателей обилия ушастых круглоголовков мы выбрали два: абсолютную численность и абсолютную плотность их популяции. А для корректного проведения учета нам необходимо было выбрать подходящий метод, имея в виду три важных условия (Коли, 1979).

1. Абсолютный учет численности является корректным и имеет биологический смысл только в том случае, если границы популяции четко очерчены (Коли, 1979). Именно такая ситуация характерна для по-

пуляции ушастых круглоголовков на барханах Сарыкум: круглоголовка обитает исключительно на песчаном массиве бархана, и нигде ближе примерно 200 км (Ногайский район Республики Дагестан) подходящих для нее биотопов нет.

2. Необходимо избегать дублирования регистрации встреч одних и тех же особей при проведении учетов. Для этого одно из условий проведения абсолютного учета – его краткосрочность. Но мы применили другой вариант: проводя экологическое из-

учение ушастых круглоголовков на бархане Сарыкум в течение четырех лет, мы метили всех встреченных круглоголовков, нанося спиртовым черным маркером большие номера на их спины (рис. 2), дублируя их такими же номерами на брюхе и отщипыванием фаланг пальцев по определенной схеме, после чего заносили все данные о них в общий реестр. Это позволяло всегда идентифицировать круглоголовков с достаточно большого расстояния даже без их поимки, а также продолжительное время наблюдать за от-

дельными особями. В случае необходимости номера на спинах подновляли. Ящериц, отловленных весной, идентифицировали по номерам по схеме на пальцах. И в течение всех этих четырех лет мы таким образом отслеживали на участке наших исследований всех ящериц, которые там жили постоянно и которые через него мигрировали.

3. Разделение всей населенной круглоголовками территории на более или менее однородные по структуре биотопов и численности круглоголовков участки (страты).



Рис. 2. Ушастая круглоголовка, помеченная номером

Fig. 2. Toad-headed agama marked with a number

Важно определенным образом учитывать неравномерность распределения животных по изучаемой территории (Коли, 1979). В нашем случае ушастые круглоголовки распределяются по бархану в соответствии с типами биотопов. Прежде всего они избегают заросших травой участков. Но на бархане имеется некоторое количество различающихся биотопов, на которых круглоголовки наиболее часто встречаются: это открытые, развеваемые песчаные территории, также активно используются участки, слабо заросшие такими растениями, как, например, волоснец кистистый (*Leymus racemosus*), жузгун безлистный (*Calligonum aphyllum*) и др. Учитывая это обстоятельство, мы разбили территорию бархана на зоны, внутри

которых плотность населения круглоголовков примерно одинакова. Согласно рекомендациям Г. Коли (1979), это соответствует методическому процессу стратификации, а выделенные однородные зоны можно назвать стратами.

Гребень бархана вытянут примерно с юго-запада на северо-восток. Протяженность этого гребня около 900 м. На юго-западной его оконечности высота бархана составляет примерно 200–250 м над у. м. с максимальным перепадом высот от подножья до наивысшей точки около 150 м, на северо-восточной оконечности общая высота немного меньше 200 м над у. м. с максимальным перепадом высот от подножья до наивысшей точки около 120 м (см. рис. 1). На каждом из

концов бархана имеются массивы открытых, развеваемых, местами слабо заросших песков (рис. 3). Оба этих участка плотно населены ушастыми круглоголовками.

Северо-западный склон оказался чрезвычайно неудобным для исследования. Он достаточно заросший и вследствие плохих погодных условий 2021 и 2022 гг. стал сложно проходным. По опросам охраны заповедника и по спутниковым изображениям программы Google Earth можно заключить, что в данное время там, видимо, нет биотопов, подходящих для обитания существенного количества ушастых круглоголовок.

На юго-восточном склоне большого бархана располагается большая группа местами слабо заросших котловин выветривания с песчаной почвой, по периметру окаймленных травянистой растительностью (см. рис. 3). В этих котловинах ушастые круглоголовки встречаются, но их там немного.

Мы работали на большом бархане, изучая разные аспекты биологии ушастых круглоголовок, с 2018 г. Это позволило использовать наши более ранние данные для организа-

ции работ по учету этих ящериц. Имевшиеся в нашем распоряжении материалы дали возможность разделить площадь бархана на страты и построить план размещения круглоголовок по площади бархана (см. рис. 3).

Большая часть наших исследований проходила на северо-восточной оконечности бархана. На этой территории имелась одна котловина, в которой работы проводились наиболее подробно. В ней, как мы уже упоминали выше, в течение нескольких лет все встреченные круглоголовки отлавливались, метились, измерялись и паспортизировались. В результате мы знали всех круглоголовок, которые жили в этой котловине.

Программа Google Earth позволяла выделять участки, населенные круглоголовками, которые мы изучаем непосредственно на местности, и определять их площадь.

Используя эти возможности и полученные материалы, мы произвели соответствующие расчеты, позволившие оценить количество ушастых круглоголовок, обитающих на бархане.

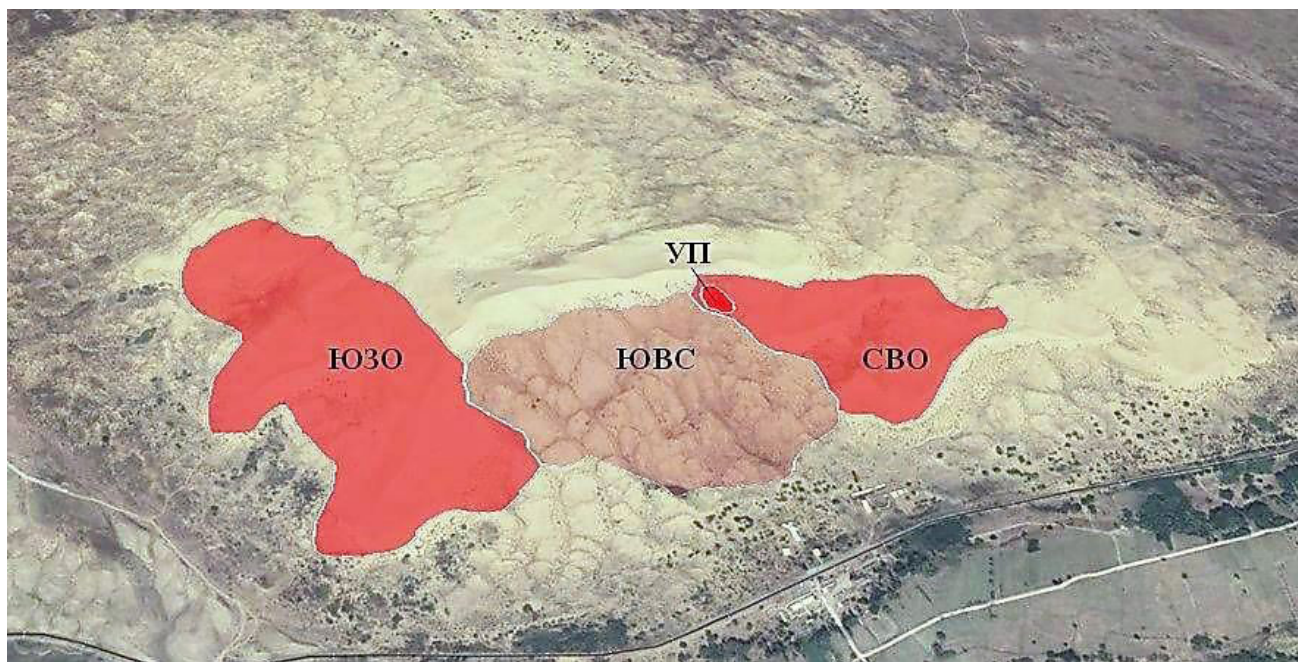


Рис. 3. Участки большого Сарыкумского бархана, пригодные для обитания ушастых круглоголовок и использованные нами в расчете численности их популяции. ЮЗО – юго-западная оконечность бархана, СВО – северо-восточная оконечность бархана, ЮВС – юго-восточный склон, УП – учетная площадка.

Рисунок построен с применением программы Google Earth

Fig. 3. Areas of the Large Sarykum dune suitable for the habitat of toad-headed agamas and used by us in counting their population. ЮЗО – the southwestern tip of the dune, СВО – the northeastern tip of the dune, ЮВС – the southeastern slope, УП – the registration site. The drawing is built using the Google Earth program

Исходные данные для расчетов:

1) площади участков, использованных в расчетах:

ЮЗО = 316699 м² (31.67 га),

СВО = 217575 м² (21.76 га),

ЮВС = 151171 м² (15.12 га),

УП = 3648 м² (0.36 га),

ЮЗО + СВО = 534274 м² (43.43 га);

2) на территории УП постоянно жили 45 круглоголовок;

3) плотность населения ушастых круглоголовок на УП сходна с таковой на участках ЮЗО и СВО.

Для расчета общего абсолютного количества ушастых круглоголовок, живущих на оконечностях большого бархана, составим и решим пропорцию:

3648 м² – 45 ос.

534274 м² – X ос.

X = 6591 ос.

Кроме того, небольшое количество ушастых круглоголовок, как мы выяснили, обитает и на территории ЮВС (по частоте встречаемости их меньше, чем на УП, примерно в 5–10 раз). Таким образом, можно оценить общее число круглоголовок на бархане Сарыкум примерно в 7–7.5 тыс. ос.

Чтобы определить максимальную абсолютную плотность населения ушастых круглоголовок на большом бархане, составим и решим новую пропорцию:

0.36 га – 45 шт.

1 га – X шт.

X = 125 ос./га.

Следовательно, абсолютная плотность популяции ушастых круглоголовок в местах их компактного обитания на большом Сарыкумском бархане может быть примерно до 125 особей/га.

Относительная объективность нашего учета ушастых круглоголовок

Скорее всего, рассчитанное нами таким образом абсолютное количество ушастых круглоголовок на бархане Сарыкум не является совершенно точным и несколько отличается от реального. Хотя нам кажется, что оно ближе к истинному, чем полученные с помощью многих других приемов, поскольку за исходную величину взято точное количество круглоголовок на определенной территории с максимальной численностью ящериц (45 шт. на учетной площадке в 3648 м²). Здесь хочется отметить большую разницу в оценке численности круглоголовок с помощью различных методик. Так, пересечение учетной площадки (по сути – трансект)

дает 10–12 встреч круглоголовок (против 45 реально обитающих на этой территории ящериц).

При этом учетная площадка реально являлась, с одной стороны, одним из самых густо населенных круглоголовками участков территории, с другой – типичным биотопом ушастых круглоголовок. То есть мы брали за основу не относительное количество ящериц, не число встреч на маршрутах, которое на самом деле зависит от множества случайных или методических причин (погоды, сезона, приемов и качества работы учетчиков, скорости и способов их передвижения, объективности выбора учетных площадок и маршрутов и т. п.), а выверенное общее количество круглоголовок на типичном, густо населенном участке. На наш взгляд, именно такая методика подсчета ушастых круглоголовок на учетной площадке является методической особенностью данного способа их учета и делает результаты такого учета наиболее приближенными к реальным цифрам, чем полученные с помощью многих других методов.

Следует также учесть два важных обстоятельства, связанных с этой методикой учета.

Во-первых, подобный учет возможно проводить далеко не со всеми видами рептилий. Ушастые круглоголовки в данном случае представляют чрезвычайно удобный объект, поскольку они хорошо заметны на территории, имеют четко очерченные и не слишком большие индивидуальные участки, ловятся легче, чем многие другие виды ящериц, легко метятся, эти метки видны на каждой ящерице с большого расстояния и долго держатся. Поэтому, пока мы считаем, что данный способ учета прежде всего подходит именно для ушастых круглоголовок или других видов со сходными указанными выше характеристиками. Учесть таким образом, например, быстрых ящурок (*Eremias velox*), обитающих на Сарыкумском бархане вместе в круглоголовками, уже не получится.

Во-вторых, время и трудозатраты на применение этого метода учета достаточно велики. То есть приехать на несколько дней и провести такой учет не получится. Не получится, скорее всего, сделать это и в рамках подвижной фаунистической, зоогеографической экспедиции. Для этого нужно достаточно длительное, стационарное, подробное, прежде всего экологическое, исследование, которое только и позволит, с одной стороны, посчитать точное количество ящериц на учетной площадке, с другой стороны, оце-

нить места плотного, более или менее однородного обитания ящериц на всей учетной территории.

При этом, признавая безусловное наличие определенной, пускай меньшей, чем в других случаях, но, тем не менее, ошибки нашего расчета, мы считаем, что использование такой методики в последующих учетах на данной территории и в других местах, превращение ее в стандартный метод учета позволит реально, достаточно объективно оценивать прежде всего динамику численности этого вида ящериц на определенных территориях, производить объективный мониторинг состояния их популяций. Ошибка методики в данном случае также будет стандартной, что позволит не столько совершенно объективно рассчитывать общее абсолютное количество ушастых круглоголовок, сколько прежде всего объективно оценивать динамику их популяций во времени, что как раз и является чрезвычайно важной природоохранной задачей.

Разноцветная ящурка

Данные о географическом распространении

Разноцветная ящурка (рис. 4) в Российской Федерации обитает в степной зоне европейской части России, включая Северный Кавказ и Поволжье (Щербак, 1974; Щербак и др., 1993). Имеются данные о биологии и распространении разноцветной ящурки в Предкавказье и Закавказье (Банников, 1951, 1954; Банников и др., 1971), непосредственно в Дагестане (Хонякина, 1964; Мазанаева, Султанова, 2001; Дунаев, Орлова, 2012; Мазанаева и др., 2011; Джамирзоев и др., 2011; Мазанаева, Аскендеров, 2014; Roitberg et al., 2000 и др.).

Данные о численности

Как и в случае с ушастой круглоголовкой, стандартизированного подхода к оценке численности (обилия) разноцветных ящурок не существует. Приведенные в публикациях данные получены разными способами и на самом деле несравнимы. В разных местах ареала численность широко варьирует от нескольких единиц до 60 и более особей на 1 гектар (Ананьева и др., 1998). В Дагестане в местах плотного обитания их численность на 100 м маршрута может составлять 12–15 особей (Мазанаева, Султанова, 2001).

Разноцветная ящурка в Дагестане является достаточно обычным видом ящериц. Состояние ее популяций на территории республики не требует специальных мер охраны.

Наш учет численности

Мы проводили учет в окрестностях малого Сарыкумского бархана на правом берегу реки Шура-озень. Мы обнаружили плотное поселение этого вида в степи западнее его песчаных гряд и вплоть до асфальтированной дороги, которая пролегла примерно в 200–250 м от склонов (рис. 5). Это не значит, что в других частях степи ящурок нет; просто мы использовали именно этот участок как наиболее для нас доступный и удобный.

Для оценки обилия разноцветных ящурок мы решили применить тот же метод, что и для ушастых круглоголовок. Сделали мы это не потому, что посчитали, что это наиболее подходящий способ, а для сравнения, понимая, что по экологии, по принципам организации сообщества и другим важным особенностям эти виды значительно различаются.

Мы решили оценить обилие разноцветных ящурок в степи около малого Сарыкумского бархана через абсолютную численность и абсолютную плотность популяции ящурок. В отличие от ситуации с ушастыми круглоголовками, население выбранного нами участка степи не было четко изолировано от ящурок, населяющих окружающие пространства степи. Этот участок был выбран произвольно, по принципу удобства и доступности.

Почва в степи, населенной разноцветными ящурками, глинистая с мелкой травянистой растительностью. В качестве убежищ ящурки использовали в основном кустики полыни с жесткими стволиками, откуда их было очень трудно достать. В такие кустки ящурки скрывались при приближении опасности, прячась между твердыми стеблями. Внутри этих кустов часто располагались их собственные норы длиной около 20–25 см и глубиной залегания примерно 5 см. В некоторых случаях мы видели отдельные норы ящурок, расположенные на открытых местах вне кустов.

Видимо, наличие таких отдельных кустиков травянистой растительности для разноцветной ящурки в данном районе критически важно, потому что на участках, где травянистая растительность более равномерная и плотных кустиков нет, ящурок мы практически не встречали.

При организации работы по оценке численности разноцветных ящурок были учтены следующие исходные положения:

1) встречи разноцветных ящурок на маршрутах, даже если маршруты проложены в местах их массового поселения, не соответ-



Рис. 4. Разноцветная ящурка на малом Сарыкумском бархане
Fig. 4. The stepperunner on the small Sarykum dune



Рис. 5. Участок территории около малого Сарыкумского бархана, на котором мы изучали разноцветную ящурку (в красном овале). Белая стрелка показывает направление течения реки. Рисунок построен с применением программы Google Earth

Fig. 5. The plot of territory near the small Sarykum dune, where we studied the stepperunners (in a red oval). The white arrow shows the direction of the river flow. The drawing is built using the Google Earth program

ствуют их абсолютной численности на этой территории, поскольку учетчикам встречается только некоторая часть обитающих тут ящериц;

2) исходя из наших наблюдений над экологией, поведением и биотопическим распределением разноцветных ящурок на данной территории мы предполагаем, что учетчики встречаются на маршрутах не более половины живущих здесь особей;

3) эта оценка, безусловно, приблизительная, доказать (уточнить) ее для нас (как, видимо, и для других исследователей) пока не представляется возможным; определение того, какая часть популяции ящериц может встречаться учетчиками на ученых маршрутах, должно являться важным, перспективным, но очень непростым направлением работы;

4) при расчете количества ящурок по материалам наших учетов нужно также принять во внимание, что ящурки распределены по всей территории неравномерно; поэтому более точные цифры будут получаться только при переносе результатов наших учетов на те участки, на которых плотность поселения ящериц примерно так же велика, как и на учетной полосе (рис. б), а при оценке численности ящурок на более обширных территориях расчетное количество ящурок, безусловно, будет меньше.

Пока придется использовать эти исходные положения, но методика нашего учета такова, что в перспективе, получив новые, более совершенные экологические материалы, наши данные можно будет пересчитать и получить более объективные цифры численности ящурок.

Мы находим обоснование такого подхода к оценке обилия разноцветных ящурок в книге Г. Коли (1979), в которой он предполагает правомочность применения в ряде случаев (при невозможности применения других, более точных методов) «прикидочной оценки», основанной на опыте исследователя и знании биологии изучаемого объекта.

Для оценки численности разноцветных ящурок мы использовали в качестве модельной учетной полосы (учетной площадки) обильно населенный ящурками участок степи, прилегающий к песчаным склонам. На нем, как было уже сказано, имелись плотные кусты полыни, служащие ящуркам убежищами от опасности. По этой территории мы проложили учетный маршрут.

Для учета численности разноцветных ящурок мы использовали следующий при-

ем. Три человека просматривали полосу степи шириной 35–40 м (примерно по 10–15 м на человека), длина этого учетного маршрута составляла 800 м. Площадь просматриваемой территории оказалась примерно 30000 м², т. е. 3 га (см. рис. б).

Площадь участка компактного проживания разноцветных ящурок, включая учетную полосу, составила примерно 65000 м². Площадь участка от асфальтированной дороги до участка компактного проживания ящурок, т. е. участка с пониженной плотностью ящурок, составила примерно 89000 м². На учетной полосе участка плотного обитания разноцветных ящурок в начале июня 2021 г. мы отметили 35 встреч разноцветных ящурок, а в конце мая – начале июня 2022 г. – 27. Таким образом, для 2021 г. плотность населения ящурок на учетной полосе составила:

$$30000 \text{ м}^2 - 35 \text{ ос.}$$

$$10000 \text{ м}^2 - X \text{ ос.}$$

$$X = 11.7 \text{ ос.}, \text{ т. е. } 11.7 \text{ ос./га.}$$

Для 2022 г.:

$$30000 \text{ м}^2 - 27 \text{ ос.}$$

$$10000 \text{ м}^2 - X \text{ ос.}$$

$$X = 9 \text{ ос.}, \text{ т. е. } 9.0 \text{ ос./га.}$$

Следовательно, по данным нашего учета, плотность населения разноцветных ящурок на учетной полосе составила 9.0–11.7 ос./га. Но, учитывая, что по нашему предположению при учете встречается только половина особей из обитающих на данной территории, реальная плотность населения ящурок на учетной полосе равняется примерно 18.0–23.4 ос./га.

Общее количество ящурок на учетной полосе, рассчитанное по числу встреч, в 2021 г.:

$$30000 \text{ м}^2 - 35 \text{ ос.}$$

$$35000 \text{ м}^2 - X \text{ ос.}$$

$$X = 40.8 \text{ ос.}$$

В 2022 г.:

$$30000 \text{ м}^2 - 27 \text{ ос.}$$

$$35000 \text{ м}^2 - X \text{ ос.}$$

$$X = 31.5 \text{ ос.}$$

Таким образом, общее количество разноцветных ящурок на учетной полосе составило 31.5–40.8 ос. Но, принимая во внимание то, что по нашему предположению при учете встречается только половина особей из обитающих на данной территории, реальное общее количество ящурок на учетной полосе могло составлять примерно 63.0–81.6 ос.

Общее количество ящурок на полосе их компактного проживания, рассчитанное по



Рис. 6. Участки, прилегающие к малому Сарыкумскому бархану, использованные нами в расчете численности популяции разноцветных ящурок. Участок плотного проживания разноцветных ящурок отмечен на рисунке ярко-красным цветом (учетная полоса) и средне-прозрачным розовым цветом; самым прозрачным розовым цветом показан участок до асфальтовой дороги, на котором ящурки встречаются, но плотности их обитания на нем ниже, чем на двух предыдущих, и к тому же распределение ящурок на нем неравномерное. Рисунок построен с применением программы Google Earth

Fig. 6. The areas adjacent to the small Sarykum dune, used by us in counting the population of stepperunners. The area of dense habitat of stepperunners is marked in the figure in bright red (the registration stripe) and in medium-transparent pink; the section we studied up to the asphalt road where stepperunners occur is shown in the most transparent pink, but the densities of their habitat on it are lower than on the previous two plots, and besides, the distribution of stepperunners on it was uneven. The drawing is built using the Google Earth program

числу встреч, в 2021 г.:

30000 м² – 35 ос.

65000 м² – X ос.

X = 75.8 ос.

В 2022 г.:

30000 м² – 27 ос.

65000 м² – X ос.

X = 58.5 ос.

Следовательно, общее количество разноцветных ящурок на полосе их компактного проживания составило 58.5–75.8 ос. Но, принимая во внимание то, что по нашему предположению учетчики на маршрутах встречают примерно половину особей из обитающих на данной территории, то реальное общее количество ящурок на учетной полосе могло составлять примерно 117.0–151.6 ос.

Примерное общее количество разноцветных ящурок на участке от асфальтированной дороги до участка компактного проживания ящурок, т. е. на участке с пониженной плотностью ящурок, можно рассчитать следующим образом. Если бы плотность населения разноцветных ящурок на этом участке была такой же, как на участке их плотного проживания, то их общее количество составило бы

30000 м² – 35 ос.

89000 м² – X ос.

X = 103.8 ос.,

т. е., принимая во внимание неполноту учета, это количество могло быть около 208 ос. Но учитывая еще и то, что на этом участке в целом мы встречали ящурок существенно реже, чем на участке их компактного проживания, эту цифру можно вполне обоснованно разделить примерно на 3. Следовательно, на этом участке могли проживать примерно 60–70 ящурок.

Таким образом, на всем исследованном нами участке от асфальтированной дороги до песчаных склонов могло проживать примерно:

117 + 60 = 177 ос.

152 + 70 = 222 ос.,

т. е. примерно 180–220 разноцветных ящурок.

В 2021 г. на всем участке от асфальтированной дороги до склонов песчаной гряды мы отметили 95 встреч разноцветных ящурок. С учетом того, что, рассчитывая общее количество ящурок на этой территории, исходя из наших предпосылок, нам следует эту цифру увеличить примерно вдвое,

приблизительное число 190 ящурок вполне укладывается в наши расчетные оценочные показатели (180–220) и в определенной мере подтверждает объективность расчетов.

Обсуждение

Методические замечания

Предложенные нами варианты учетов численности ушастых круглоголовок и разноцветных ящурок так или иначе являются разновидностями учетной площадки, совмещенной в ряде случаев с маршрутным учетом и другими подходами.

Варианты оценки численности ящериц на данной территории определенно предполагают серьезную предварительную, подготовительную исследовательскую работу, которая должна скорректировать выбор методики учетов и получение окончательных данных.

В любом случае очевидно, что в первичные результаты учетов очень важно ввести по крайней мере три поправочных коэффициента.

Первый поправочный коэффициент (K_1) – биотопический – должен скорректировать окончательные данные в связи с тем, что распределение ящериц по территории оказывается неравномерным из-за микробиотопических различий. В этой связи очень полезно произвести прикидочные маршрутные учеты численности ящериц на разных участках, чтобы оценить сравнительные плотности ящериц данного вида в различных микробиотопах. Это позволит вычислить поправочные коэффициенты K_1 для корректировки оценки плотности и количества ящериц на разных участках территории.

Второй поправочный коэффициент (K_2) – поведенческий – должен скорректировать окончательные данные в связи с тем, что каждый день на поверхности почвы могут быть активны не все живущие на данной территории ящерицы (Полынова, Бажинова, 2012). У разных видов эти коэффициенты будут различаться. Для того, чтобы определить величину этого коэффициента, необходимо провести специальную и очень непростую предварительную работу, которая, однако, должна дать много важных и полезных для описания экологии вида материалов.

Третий поправочный коэффициент (K_3) – методический – должен скорректировать окончательные данные в связи с тем, что при использовании разных методик работы

(фиксирование общего абсолютного числа ящериц на учетной площадке или учета числа встреч на учетном маршруте = учетной площадке во время учетных маршрутов, в обоих случаях отнесенные к площади, на которой производился учет) первичные данные учетов позволяют регистрировать различную долю ящериц из общего числа, населяющего данный участок.

Вариант учета численности должен быть адекватен биологии данного вида. Так, биология ушастых круглоголовок позволяет, затратив достаточно большое количество времени и сил, произвести полный учет абсолютной численности ящериц на учетной площадке. Это число, отнесенное к площади учетной площадки и скорректированное коэффициентами K_1 , K_2 и K_3 , даст наиболее приближенную к реальной величину плотности населения и возможность рассчитать абсолютную численность ящериц на любом населенном ими участке с известной площадью.

Биология разноцветных ящурок не позволяет произвести объективный учет их абсолютной численности на учетной площадке. В этом случае мы определили учетный маршрут достаточной протяженности (в нашем случае примерно 800 м) и стандартной ширины (в нашем случае 30 м), который можно также квалифицировать как учетную площадку. Но на этом учетном маршруте (учетной площадке) фиксировалось не абсолютное число ящурок, а количество встреч ящурок, отнесенное к площади охвата учетного маршрута. Для получения окончательных данных полученное число нужно было бы также скорректировать тремя описанными выше коэффициентами.

К сожалению, во время нашей работы в 2021 и 2022 гг. мы не смогли вычислить все эти коэффициенты. При расчетах мы использовали их значения, но они представляли собой лишь отчасти теоретическую, отчасти – эмпирическую, прикидочную оценку, о возможности которой писал Г. Коли (1979). Последующие исследования должны привести к разработке стандартизированных методик определения этих коэффициентов.

Заключение или выводы

В соответствии с экологическими особенностями двух видов ящериц – ушастых круглоголовок и разноцветных ящурок – мы предложили два варианта

методов оценки численности этих видов, которые соответствовали определенным особенностям поведения и структуры популяций этих ящериц. Учет ушастых круглоголовок производили на учетной площадке с известной площадью, на которой было возможно учесть абсолютное количество обитающих на ней ящериц. Произвести учет абсолютного количества разноцветных ящурок на учетной площадке (= учетном маршруте) не представляется возможным. Поэтому на учетной полосе (= учетной площадке) также с известной площадью регистрировали количество встреченных во время учетного маршрута особей. В результаты нашей работы мы поняли, что нужно ввести определенные поправки, связанные с тем, что: 1) распределение ящериц по территории оказывается неравномерным из-за микробиотопических различий; 2) каждый день на поверхности почвы могут быть активны не все живущие на данной территории ящерицы; 3) при использовании разных методик работы (фиксирование общего абсолютного числа

ящериц на учетной площадке или учет числа встреч на учетном маршруте = учетной площадке во время учетных маршрутов, в обоих случаях отнесенные к площади, на которой производился учет) первичные данные учетов позволяют регистрировать различную долю ящериц из общего числа, населяющего данный участок. После такой корректировки результатов учета можно пересчитать плотность поселения ящериц на учетной площадке (= учетном маршруте). Если предварительно разбить всю исследуемую территорию на участки (страты), на которых плотности поселений ящериц примерно одинаковы и хотя бы приблизительно сравнить эти участки по относительной плотности поселения, то тогда можно рассчитать абсолютное количество ящериц на любых отдельных участках и на всей территории в целом. Сделав такие способы оценки плотности поселения и абсолютного количества ящериц разных видов стандартными, можно организовать многолетний, достаточно объективный мониторинг состояния их популяций.

Библиография

- Ананьева Н. Б., Мазанаева Л. Ф. Ушастая круглоголовка // Красная книга Российской Федерации. М.: ФГБУ «ВНИИ Экология», 2021. С. 439–440.
- Ананьева Н. Б., Орлов Н. Л., Халиков Р. Г. и др. Атлас пресмыкающихся Северной Евразии. СПб.: Зоологический институт, 2004. 232 с.
- Аскендеров А. Д., Мазанаева Л. Ф., Гичиханова У. А. Фауна амфибий и рептилий Терско-Кумской низменности Дагестана // Вестник Дагестанского научного центра. 2017. № 66. С. 6–13.
- Банников А. Г. Материалы к познанию биологии кавказских черепах // Известия Московского городского педагогического института им. В. П. Потемкина. 1951. Т. 18. С. 129–167.
- Банников А. Г. Материалы по биологии земноводных и пресмыкающихся южного Дагестана // Ученые записки Московского городского педагогического института имени В. П. Потемкина. 1954. Т. 28, № 2. С. 75–88.
- Банников А. Г., Даревский И. С., Ищенко В. Г. и др. Определитель земноводных и пресмыкающихся фауны СССР. М.: Просвещение, 1977. 415 с.
- Банников А. Г., Даревский И. С., Рустамов А. К. Земноводные и пресмыкающиеся СССР. М.: Мысль, 1971. 303 с.
- Божанский А. Т. Ушастая круглоголовка – *Phrynoscephalus mystaceus* (Pallas, 1776) // Красная книга Астраханской области. Астрахань: Издательский дом «Астраханский университет», 2014. С. 265–266.
- Высотин А. Г., Тертышников М. Ф. Видовой состав и плотность амфибий и рептилий песков западной части Терско-Кумской низменности // Вид и его продуктивность в ареале. Вильнюс: Ин-т зоологии и паразитологии АН ЛитССР, 1988. С. 124–126.
- Джамирзоев Г. С., Яровенко Ю. А., Букреев С. А. Результаты инвентаризации фауны наземных позвоночных животных участка «Сарыкумские барханы» ГПЗ «Дагестанский» // Труды Государственного природного заповедника «Дагестанский». 2011. № 4. С. 172–179.
- Доронин И. В. Ушастая круглоголовка // Красная книга Ставропольского края. Ставрополь: ООО «Астерикс», 2013. С. 144.
- Дунаев Е. А., Орлова В. Ф. Земноводные и пресмыкающиеся России: Атлас-определитель. М.: Фитон+, 2012. 319 с.
- Дунаев Е. А., Орлова В. Ф. Земноводные и пресмыкающиеся России: Атлас-определитель. М.: Фитон XXI, 2017. 328 с.
- Коли Г. Анализ популяций позвоночных животных. М.: Мир, 1979. 364 с.
- Лотиев К. Ю., Сумачев Е. Е. Ушастая круглоголовка // Красная Книга Чеченской Республики. Ред-

- кие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и животных. Грозный, 2020. С. 340–342.
- Мазанаева Л. Ф. Ушастая круглоголовка // Красная Книга Республики Дагестан. Махачкала: Типография ИП Джамалудинов М. А., 2020. С. 521–523.
- Мазанаева Л. Ф., Аскендеров А. Д. Ландшафтно-зональное распределение рептилий во Внутригорном Дагестане // Вестник Дагестанского научного центра. 2014. № 54. С. 53–58.
- Мазанаева Л. Ф., Султанова З. С. Земноводные и пресмыкающиеся острова Чечень (Каспийское море) // Вопросы герпетологии. 2001. № 2. С. 180–181.
- Мазанаева Л. Ф., Аскендеров А. Д., Султанова З. С. Фауна рептилий сухих юго-восточных предгорий Дагестана // Вопросы герпетологии: Материалы Четвертого съезда Герпетол. о-ва им. А. М. Никольского. СПб., 2011. № 3. С. 162.
- Никольский А. М. Амфибии и рептилии. Пг.: Кавказ, 1913. 322 с.
- Полынова Г. В., Бажина А. В. Учет особенностей активности при оценке численности популяции круглоголовки-вертихвостки (*Phrynocephalus guttatus guttatus*) // Зоологический журнал. 2012. Т. 91, № 11. С. 1411–1414.
- Тертышников М. Ф. Ушастая круглоголовка // Красная Книга Ставропольского края. Ставрополь: ОАО «Полиграфсервис», 2002. С. 315–319.
- Хонякина З. П. Динамика численности ушастой круглоголовки в районе Кумторкалы ДАССР // Зоологический журнал. 1962. Т. XLI, вып. 5. С. 778–780.
- Хонякина З. П. Материалы по размножению и линьке ушастой круглоголовки (*Phrynocephalus mystaceus* Pall) в Дагестане // Ученые записки Дагестанского государственного университета. 1961. Т. VII, ч. II. С. 105–133.
- Хонякина З. П. Продолжительность жизни и динамика популяций ушастых круглоголовок в Дагестане // Вопросы физиологии, биохимии, зоологии и паразитологии. Вып. 2. Махачкала, 1967. С. 94–96.
- Хонякина З. П. Ящерицы Дагестана : Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Махачкала: Дагестанский гос. ун-т, 1964. 20 с.
- Щербак Н. Н. Ящурки Палеарктики. Киев: Наукова Думка, 1974. 292 с.
- Щербак Н. Н., Котенко Т. И., Тертышников М. Ф. и др. Разноцветная ящурка. Киев: Наукова думка, 1993. 257 с.
- Roitberg E. S., Mazanaeva L. F., Ilyina E. V., Orlova V. F. Die Echsen Dagestan (Nordkaukasus, Russland): Artenliste und aktuelle Verbreitungsdaten (Reptilia: Sauria: Agamidae, Anguinae, Gekkonidae, Lacertidae, Scincidae) // Faunistische Abhandlungen, Staatliches Museum für Tierkunde. Bd. 22, Hf. 8. Dresden, 2000. S. 97–118.

Благодарности

Выражаем искреннюю благодарность заведующему кафедрой зоологии и физиологии Дагестанского государственного университета Л. Ф. Мазанаевой, профессору Петрозаводского государственного университета А. В. Коросову за ценные замечания по сути нашей работы, заместителю директора Государственного природного заповедника «Дагестанский» Г. С. Джамирзоеву за возможность организовать и провести подробные исследования на территории заповедника.

ESTIMATION OF THE NUMBER OF THE TOAD-HEADED AGAMA (*PHRYNOCEPHALUS MYSTACEUS*) AND THE STEPPERUNNER (*EREMIAS ARGUTA*) ON THE SARYKUM DUNES AND THEIR SURROUNDINGS (DAGESTAN REPUBLIC, RUSSIAN FEDERATION)

CHERLIN
Vladimir Aleksandrovich *PhD, Dagestan state university, cherlin51@mail.ru*

OKSHTEIN
Igor Leonidovich *Institute for Theoretical and Experimental Physics of the National Research Center of Kurchatov Institute, okstain@mail.ru*

ALIEVA
Saida Zamruttinovna *Dagestan state university, 05ru16ouo2.gmail.com@mail.ru*

MAGOMEDOVA
Albina Magomedovna *Dagestan state university, magomedova.albina.2001@mail.ru*

Keywords:
toad-headed agama
stepperunner
methods and results of
population accounting

Summary: Variants of estimating the number of different lizard species in natural populations are proposed. In one sense or another, we are talking about an accounting site of a known area. But depending on the biological features of different lizard species, the accounting indicators may be different: either it is a fixation of the total number of lizards living on the accounting site (which is possible for the toad-headed agama *Phrynocephalus mystaceus*), or it is a fixation of the number of lizards encounters on accounting routes of a certain length and width, i.e. a certain area (which is possible for the stepperunner *Eremias arguta*). Correction coefficients should be introduced into the accounting results, which should take into account that: 1) the distribution of lizards across the territory is uneven due to microbiotopic differences (K1), 2) not all lizards that live in the this territory may be active on the surface every day (K2), 3) when using different registration methods, primary accounting data allow registering a different proportions of lizards from their total number inhabiting this site (K3). After such an adjustment of the accounting results, it is possible to calculate the density of lizard settlements and the absolute number of lizards for any separate sections of entire territories. As a result of our work, we have so far determined the composition of these coefficients. Subsequent studies should lead to the development of standardized methods for determining these coefficients. According to our calculations, the density of the population of toad-headed agamas in the area of their most compact habitat on the large Sarykum dune can be up to 125 individuals/ha, and their total number can be estimated at about 7000-7500 individuals. For stepper runners, their population density in places of compact habitat in the vicinity of the small Sarykum dune can be 18.0-23.4 ind./ha, and their total number in the area of about 9 ha, where we carried out our research work, could be 180-220 individuals. By standardizing the methods of evaluating different species of lizards, it is possible to organize correct long-term monitoring of the state of their populations.

Received on: 11 November 2022

Published on: 30 December 2022

References

- Anan'eva N. B. Mazanaeva L. F. Toad-headed agama, Krasnaya kniga Rossiyskoy Federacii. M.: FGBU «VNIIEkologiya», 2021. P. 439–440.
- Anan'eva N. B. Orlov N. L. Halikov R. G. Atlas of Reptiles of Northern Eurasia. SPb.: Zoologicheskiiy institut, 2004. 232 p.
- Askenderov A. D. Mazanaeva L. F. Gichihanova U. A. Fauna of amphibians and reptiles of the Tersk-Kuma lowland of Dagestan, Vestnik Dagestanskogo nauchnogo centra. 2017. No. 66. P. 6–13.
- Bannikov A. G. Materials for the knowledge of the biology of Caucasian turtles, Izvestiya Moskovskogo gorodskogo pedagogicheskogo instituta im. V. P. Potemkina. 1951. T. 18. P. 129–167.
- Bannikov A. G. Darevskiy I. S. Ischenko V. G. Determination key of amphibians and reptiles of the fauna of the USSR. M.: Prosveschenie, 1977. 415 p.
- Bannikov A. G. Darevskiy I. S. Rustamov A. K. Amphibians and reptiles of the USSR. M.: Mysl', 1971. 303 p.
- Bannikov A. G. Materials on the biology of amphibians and reptiles of southern Dagestan, Uchenye zapiski Moskovskogo gorodskogo pedagogicheskogo instituta imeni V. P. Potemkina. 1954. T. 28, No. 2. P. 75–88.
- Bozhanskiy A. T. Toad-headed agama – *Phrynocephalus mystaceus* (Pallas, 1776), Krasnaya kniga Astrahanskoy oblasti. Astrahan': Izdatel'skiy dom «Astrahanskiy universitet», 2014. P. 265–266.
- Doronin I. V. Toad-headed agama, Krasnaya kniga Stavropol'skogo kraya. Stavropol': OOO «Asteriks», 2013 P. 144.
- Dunaev E. A. Orlova V. F. Amphibians and reptiles of Russia: Atlas-determinant. M.: Fiton XXI, 2017. 328 p.
- Dunaev E. A. Orlova V. F. Amphibians and reptiles of Russia: Atlas-detrminant. M.: Fiton+, 2012. 319 p.
- Dzhamirzoev G. P., Yarovenko Yu. A., Bukreev P. A. Rezul'taty inventarizacii fauny nazemnyh pozvonochnyh zhivotnyh uchastka «Sarykumskie barhany» GPZ «Dagestanskiy», Trudy Gosudarstvennogo prirodno go zapovednika «Dagestanskiy». 2011. No. 4. P. 172–179.
- Honyakina Z. P. Dynamics of the toad-headed agama population in the Kumtorkaly region of DASSR, Zoologicheskiiy zhurnal. 1962. T. XLI, vyp. 5. P. 778–780.
- Honyakina Z. P. Life expectancy and population dynamics of toad-headed agamas in Dagestan, Voprosy fiziologii, biohimii, zoologii i parazitologii. Vyp. 2. Mahachkala, 1967. P. 94–96.
- Honyakina Z. P. Lizards of Dagestan: Avtoref. dip. ... kand. biol. nauk. Mahachkala: Dagestanskiy gop. un-t, 1964. 20 p.
- Honyakina Z. P. Materials on reproduction and molting of the toad-headed agama (*Phrynocephalus mystaceus* Pall) in Dagestan, Uchenye zapiski Dagestanskogo gosudarstvennogo universiteta. 1961. T. VII, ch. II. P. 105–133.
- Koli G. Analysis of vertebrate populations. M.: Mir, 1979. 364 p.
- Lotiev K. Yu. Sumachev E. E. The toad-headed agama, Krasnaya Kniga Chechenskoy Respubliki. Redkie i nahodyaschiesya pod ugrozoy ischeznoveniya vidy rasteniy i zhivotnyh. Groznyy, 2020. P. 340–342.
- Mazanaeva L. F. Askenderov A. D. Sultanova Z. S. Fauna of reptiles of the dry southeastern foothills of Dagestan, Voprosy gerpetologii: Materialy Chetvertogo s'ezda Gerpetol. o-va im. A. M. Nikol'skogo. SPb., 2011. No. 3. P. 162.
- Mazanaeva L. F. Askenderov A. D. Landscape-zonal distribution of reptiles in Intramountainous Dagestan, Vestnik Dagestanskogo nauchnogo centra. 2014. No. 54. P. 53–58.
- Mazanaeva L. F. Sultanova Z. S. Amphibians and reptiles of the Chechen island (The Caspian sea), Voprosy gerpetologii. 2001. No. 2. P. 180–181.
- Mazanaeva L. F. The Toad-headed agama, Krasnaya Kniga Respubliki Dagestan. Mahachkala: Tipografiya IP Dzhamaludinov M. A., 2020. P. 521–523.
- Nicol'skiy A. M. Amphibians and reptiles. Pg.: Kavkaz, 1913. 322 p.
- Polynova G. V. Bazhinova A. V. Taking into account the peculiarities of activity when assessing the number of the population of the spotted toad agama (*Phrynocephalus guttatus guttatus*), Zoologicheskiiy zhurnal. 2012. T. 91, No. 11. P. 1411–1414.
- Roitberg E. S., Mazanaeva L. F., Ilyina E. V., Orlova V. F. Die Ehsen Dagestan (Nordkaukasus, Russland): Artenliste und aktuelle Verbreitungsdaten (Reptilia: Sauria: Agamidae, Anguidae, Gekkonidae, Lacertidae, Scincidae), Faunistische Abhandlungen, Staatliches Museum fur Tierkunde. Bd. 22, Hf. 8. Dresden, 2000. S. 97–118.
- Scherbak N. N. Kotenko T. I. Tertyshnikov M. F. Stepperunner. Kiev: Naukova dumka, 1993. 257 p.
- Scherbak N. N. Racerunners of Palearctic. Kiev: Naukova Dumka, 1974. 292 p.
- Tertyshnikov M. F. The toad-headed agama, Krasnaya Kniga Stavropol'skogo kraya. Stavropol': OAO «Poligrafservis», 2002. P. 315–319.
- Vysotin A. G. Tertyshnikov M. F. Species composition and density of amphibians and reptiles of the sands of the western part of the Tersk-Kuma lowland, Vid i ego produktivnost' v areale. Vil'nyus: In-t zoologii i parazitologii AN LitSSR, 1988. P. 124–126.



КАЛЕНДАРЬ ЭКОЛОГИИ

РОЗЕНБЕРГ
Геннадий Самуилович

*д. б. н., Институт экологии Волжского бассейна РАН - филиал Самарского федерального исследовательского центра РАН,
genarozenberg@yandex.ru*

Получена: 28 декабря 2022 года

Подписана к печати: 28 декабря 2022 года

Рассмотрены юбилейные и «круглые» даты экологических событий, которые следует отмечать в 2023 году.



Библиография

Розенберг Г.С. [Из истории экологии](#). Тольятти: ИЭВБ РАН, 2023. 96 с.

ECOLOGY CALENDAR

ROZENBERG
Gennady Samuilovich

*D.Sc., Institute of Ecology of the Volga River Basin of the RAS – branch of
the Samara Federal Research Center of the RAS,
genarozenberg@yandex.ru*

Received on: 28 December 2022

Published on: 28 December 2022

References

Rozenberg G.S. From the History of Ecology. Tol'yatti: IEVB RAN, 2023. 96 p.