



### Издатель

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

Научный электронный журнал

# ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИИ

<http://ecopri.ru>

## № 3 (53). Сентябрь, 2024

### 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](mailto:ecopri@psu.karelia.ru)

<http://ecopri.ru>





## Содержание № 3. 2024

### От редакции

№ 3

3

### Оригинальные исследования

- Ивантер Э. В. *Особенности строения и теплозащитные свойства волосяного покрова мелких млекопитающих таежного севера в связи с условиями существования* 4 – 26
- Ивичева К. Н.,  
Филиппов Д. А.,  
Макарёноква Н. Н.,  
Зайцева В. Л.,  
Филоненко И. В.,  
Зуев Ю. А. *Влияние урбанизации на сообщества макрофитов, фито-, зоопланктона и макрозообентоса рек бассейна р. Сухоны* 27 – 45
- Майстренко Т. А.,  
Рыбак А. В. *Цитотоксическое действие техногенно загрязненной тяжелыми металлами и радионуклидами почвы на дождевых червей *E. fetida** 46 – 60
- Носова М. В.,  
Середина В. П.,  
Стовбунник С. А. *Опыт проведения локальных рекультивационных мероприятий по восстановлению техногенно-засоленных почв* 61 – 71
- Рафиков Р. Р. *Фенотипическое разнообразие чужеродных видов при разных механизмах вселения в бассейн р. Вычегда* 72 – 82
- Сиротин А. Л.,  
Сиротина М. В. *Средообразующее влияние *Castor fiber L.* на сообщества зоопланктона малых рек на территории государственного природного заповедника «Кологривский лес» им. М. Г. Суницына* 83 – 95

### Методы экологических исследований

- Коросов А. В. *Решение задачи классификации с помощью нечеткой логики* 96 – 116

### Рецензия

- Розенберг Г. С. *Петров К. М. Морская экология: экосистемы и подводные ландшафты: учебное пособие для бакалавров. М.: Ай Пи Ар Медиа, 2023. 190 с.* 117 – 121



Выпуск № 3

От редакции

## № 3

*Уважаемые читатели, авторы и рецензенты!*

Необходимо сообщить об одной проблеме, значимость которой постепенно растет: потенциальные рецензенты не отвечают на письма.

В прошлые времена достаточно было написать два-три письма, и рецензенты откликнулись, читали работы и составляли на них рецензии. Крайне редко отказывались из-за занятости или резкой негативной оценки статьи.

В этом году для некоторых статей пришлось писать до восьми писем, прежде чем какой-нибудь респондент откликнулся. И дело не в том, что нынешние ученые перестали вежливо отказываться от этой работы и просто игнорируют «лишнюю» почту. Главную причину мы видим в «улучшении» работы роботов-сортировщиков электронных писем. Вероятно, многие наши письма с просьбой составить рецензию попадают в СПАМ.

В этой связи обращаемся к вам, уважаемые коллеги, с просьбой иногда проверять СПАМ-хранилища своих почтовых ящиков и откликаться на письма с пометкой «О рецензии для ЭНЖ «Принципы экологии»».

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



УДК 591.478

# ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ И ТЕПЛОЗАЩИТНЫЕ СВОЙСТВА ВОЛОСЯНОГО ПОКРОВА МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ ТАЕЖНОГО СЕВЕРА В СВЯЗИ С УСЛОВИЯМИ СУЩЕСТВОВАНИЯ

**ИВАНТЕР**  
Эрнест Викторович

*доктор биологических наук, Карельский научный центр РАН, Петрозаводск, ул. Пушкинская, 11, [ivanter@petsu.ru](mailto:ivanter@petsu.ru)*

**Ключевые слова:**  
волосяной покров  
микроструктура волосяного стержня  
кутикула и сердцевинный слой  
толщина  
длина и плотность волос  
теплопроводность покровов

**Аннотация:** На основании подробного сравнительно-экологического анализа строения и теплозащитных свойств волосяного покрова 8 фоновых видов мелких млекопитающих таежного Севера – европейского крота, обыкновенной, малой и средней бурозубок, водяной куторы, лесной мышовки, полевки-экономки и европейской рыжей полевки – вскрываются основные его адаптивные особенности, позволяющие мелким зверькам успешно компенсировать характерное для них несовершенство терморегуляции, в том числе посредством включения наиболее эффективных приспособительных механизмов физической терморегуляции. В их числе сегментное строение волос, их дифференцировка на категории, утончение и переход к универсализму и мультифункциональности, приспособительная перестройка микроструктуры волоса к соответствующей среде и экологическим условиям, топография волосяного покрова. В эколого-эволюционном плане подробно анализируются все основные размерные и структурные показатели шерсти зверьков, в том числе позволяющие оценить географическую, популяционную и сезонную их изменчивость.

© Петрозаводский государственный университет

**Подписана к печати:** 22 сентября 2024 года

## Введение

Изучение и подробный экологический анализ приспособительных особенностей волосяного покрова мелких млекопитающих представляет большой научный интерес, и прежде всего с позиций эволюционной морфологии, экологической физиологии и таксономии этой весьма распространенной и многочисленной в природе группы животных. Массовое обитание их в лесной подстилке и ходах неглубоких нор в условиях постоянных термических дефицитов, как и свойственное им общее несовершенство терморегуляции, способствовали выработке в процессе их эволюции целого комплекса экологических и морфофизиологических приспособлений, направленных на

сохранение оптимального энергетического баланса организма со средой при низких и крайне неустойчивых окружающих температурах. Отсюда важность углубленного исследования таких адаптивных механизмов физической терморегуляции мелких зверьков, как строение и теплозащитные свойства шерсти, микроструктура волос, географическая, сезонно-возрастная и популяционная изменчивость этих показателей, выявление особенностей строения шерстного покрова, связанных с обитанием в специфических температурных условиях приземного слоя воздуха, и т. п.

Надо учитывать также и общую относительно слабую изученность данного вопроса, тем более что имеющиеся в отечествен-

ной и зарубежной литературе сведения о строении и функционировании волосяного покрова мелких млекопитающих не только далеко не полны, но и во многом противоречивы. Так, если Н. С. Гудкова-Аксенова (1951), одна из первых осмелившаяся взяться за изучение волосяного покрова землероек-бурозубок, выделяет у этих зверьков только две категории волос, то В. Е. Соколов и О. Ф. Чернова (Соколов, 1973; Соколов, Чернова, 1998; Чернова, Целикова, 2004) – четыре, а П. Фогель и Б. Кепхен (Vogel, Körchen, 1978) и Р. Хуттерер и Т. Хёртер (Hutterer, Hurter, 1981) – три, то, по мнению С. Боровского (Borowski, 1973) и У. Скарена (Scaren, 1973), у землероек-бурозубок волосы одного и того же типа способны принимать разный вид в зависимости от конфигурации расширенной апикальной части стержня (концевой гранны). Отрицая дифференцировку волос у землероек-бурозубок на направляющие, остевые и пуховые, С. Боровский обращает внимание на различную степень их сегментации и в связи с этим выделяет «следующие 3 типа волос: 1) летние волосы (S) с четырьмя сегментами, иногда с коротким кончиком (пятый короткий сегмент); 2) весенние волосы (Sp) с пятью сегментами, но иногда с шестым сегментом (около 5 % волосков); 3) зимние волосы (W) – шестисегментные, иногда с дополнительным седьмым концевым сегментом» (Borowski, 1973, с. 249). В действительности же, как убедительно показали и наши исследования, выполненные на обыкновенной бурозубке (Ивантер, 2021), летняя, весенняя и зимняя шерсть землероек состоит из направляющих, остевых и пуховых волос, а волосы с «дополнительным коротким концевым сегментом» есть не что иное, как пуховые.

Что же касается характерной для мелких насекомоядных млекопитающих сегментации волос, то в отличие от С. Боровского мы склонны считать это не примитивным атавистическим признаком, а важной, выработанной в процессе эволюции адаптацией к специфическим условиям существования. Здесь вполне уместно вспомнить замечание, содержащееся в давней статье И. С. Башкирова и И. В. Жаркова (1934), которые, говоря о пережимах на стержнях остевых и пуховых волос, свойственных представителям семейств *Talpidae* и *Soricidae*, не без оснований предполагают, что эти структурные особенности имеют большое приспособительное значение. Благодаря такой сегментации волосы насекомоядных могут сгибаться в

разные стороны, не ломаясь и не свойлачиваясь, что позволяет зверькам легко передвигаться в норах не только головой вперед, но и пятиться назад. Кроме того, такая структура шерсти обуславливает удержание в ее толще так называемого инертного воздуха, придающего волосяному покрову зверьков наилучшие теплозащитные свойства.

## Материалы

Материалом для наших исследований послужили шкурки зверьков, отловленных в разные сезоны 1972–2018 гг. преимущественно в центральных и южных районах Карелии.

## Методы

Изучение расположения волос на шкурке, строение микроструктуры стержня отдельного волоса, его толщины, плотности и высоты (длины), дифференцировки и топографии шерсти проводили по общепринятым методикам (Кузнецов, 1932, 1952; Церевиных, 1951; Borowski, 1952; Соколов, 1973; Соколов и др., 1986; Чернова, Целикова, 2004). Микроструктуру волоса исследовали под оптическим микроскопом при увеличении 15 x 90 (иммерсионный объектив). Отпечатки кутикулярного слоя волос делали на парфюмерном лаке №1 (Хмелевская, 1965). 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 непосредственным измерением.

Завершая описание примененных методик, следует особо остановиться на правомерности или, скорее, уместности использования при описании архитектоники волос насекомоядных терминов «сегмент» и «перетяжка». Дело в том, что, хотя в световом микроскопе волосы землероек и кротов выглядят сегментированными, т.е. состоящими из более широких участков – сегментов и узких участков – перетяжек, в действительности это только кажущийся, чисто зрительный эффект. Если при изготовлении препарата волос случайно раскручивается, то хорошо видно, что он представляет собой сплошную

постепенно расширяющуюся ленту, которая в нескольких местах поворачивается вдоль оси на 180°. Число таких поворотов строго определенное для каждой категории волос и изменяется посезонно. Впечатление же сегментированности создается за счет закономерно повторяющихся при поворотах расширений и сужений сердцевинного канала и неравномерности распределения в нем пигмента. Упоминание об этом мы находим и в ряде предшествующих публикаций (Keller, 1978; Hutterer, Hurter, 1981; Kapischke, Muhle, 1988; Соколов, Чернова, 1998).

## Результаты

### *Общие и видовые особенности волосяного покрова*

Как показали многолетние исследования, выполненные нами на отдельных фоновых видах мелких млекопитающих тайги, и в частности обыкновенной, малой и средней бурозубках (*Sorex araneus* L., *S. caecutiens* Laxm. и *S. minutus* L.), европейском кроте (*Talpa europea* L.), водяной куторе (*Neomys fodiens* Penn.), лесной мышовке (*Sicista betulina* Pall.), европейской рыжей полевке (*Microtus glareolus* Schr.) и полевке-экономке (*Microtus oeconomus* Pall.) (Ивантер, Левина, 1980, 1981; Ивантер и др., 1985; Ивантер, 2021; Ивантер, Моисеева, 2022), их волосяной покров характеризуется не только общими, характерными для всех представителей этой группы животных свойствами (дифференциация волос на три или четыре категории, трехслойность стержня, относительно небольшая длина и толщина волос, зональность окраски, своеобразие сезонной изменчивости соотношения слоев волоса и других морфологических показателей волосяного покрова), но и специфическими особенностями, имеющими важное приспособительное значение и представляющими поэтому особый интерес для сравнительно-экологических исследований. Несмотря на внешнее, во многом кажущееся сходство, в строении волосяного покрова у различных видов мелких млекопитающих обнаруживаются существенные отличия и в морфологии отдельного волосяного стержня, и в характере расположения в нем пигмента, и в густоте, длине и толщине волос.

Например, у всех насекомоядных волосы имеют сегментированное строение, обеспечивающие укладку волос в любую сторону, тогда как у грызунов такая сегментация отсутствует и волосы образуют «потoki» в направлении от головы к хвосту. Кроме того,

если у насекомоядных волосы растут перпендикулярно к поверхности кожи и расположены поодиночке, то у грызунов они лежат наклонно и образуют группы – «пучки». Имеются отличия и в морфологии отдельного волоса, и в характере расположения в нем пигмента, и в густоте, длине и толщине волос.

Обнаруживаются характерные особенности и в микроструктуре стержня волос. Так, на концевых сегментах (граннах) остевых волос насекомоядных (в отличие от грызунов) имеются характерные продольные желобки, отчего в поперечнике волосы приобретают вид двутаврового среза. Если у насекомоядных сердцевина волоса прерывистая и однорядная, то у грызунов она сплошная и в границе 3–4-рядная.

Окраска покрова определяется наличием и различной концентрацией меланина и липохрома (черного и рыжего пигментов). При этом липохром располагается в граннах, а меланин – в остальных участках волос. Общей же для всех исследованных видов особенностью является темная, с преобладанием бурых тонов окраска дорсальной стороны тела и светлая, грязно-белая (за исключением крота) вентральной. У большинства представителей имеется хорошо выраженная переходная зона на боках, однако у некоторых (кутора, крот) она отсутствует. В группе мелких грызунов особняком стоит лесная мышовка. Этот самый северный представитель впадающих у нас в зимнюю спячку тушканчиков выделяется особой окраской шкурки с отчетливой черной полоской на хребте, одиночным расположением волос на шкурке, а также хорошо выраженной сегментацией пуховых волос и сравнительно небольшой (наименьшей среди грызунов) толщиной волос всех категорий.

Предположение С. Боровского (Borowski, 1973) об отсутствии у мелких насекомоядных деления волос на направляющие, остевых и пуховые наши исследования не подтвердили. Отрицая у них дифференцировку волос по функционально-морфологическому принципу, С. Боровский классифицирует их по длине и степени сегментации стержня и выделяет на этой основе три типа волос: 1) летние, четырехсеменные, иногда с коротким кончиком (с пятым сильно укороченным сегментом); 2) весенние, с пятью, реже шестью сегментами; 3) зимние, шестисегментные, иногда с дополнительным седьмым концевым сегментом. Как уже указывалось (Ивантер, 2021), такую класси-

фикацию нельзя признать удачной. Волосы с «дополнительным коротким сегментом» в действительности представляют собой не что иное, как пуховые, которые по достижении нормальных размеров, подобно волосам всех других категорий, приобретают постоянное количество сегментов. Не исследуя специально луковицу волоса, вряд ли можно утверждать, как это делает С. Боровский, что пятисегментные волосы – обязательно весенние. Эти «весенние» волосы вполне могут превратиться в семисегментные «зимние»; их с таким же основанием можно назвать и «осенними», тем более что именно осенью идет увеличение числа сегментов растущих волос. Кстати, о том, из каких волос состоит осенний мех землероек, С. Боровский вообще не упоминает. Разъясняя этот вопрос, следует учитывать, что С. Боровский имел дело со сбритыми, а не с выпавшими волосами, а светлая мездра еще не доказательство того, что рост волоса уже успешно завершился. При микроскопировании такой мездры часто можно увидеть еще имеющиеся скопления пигмента в функционирующих фолликулах и открытый сердцевинный канал в прикорневой части волоса, что явно свидетельствует о росте волос. Кроме того, на шкурке одной и той же особи в межсезонные периоды (весна, осень) могут одновременно присутствовать (если пользоваться классификацией С. Боровского) и зимние, и весенние, и летние волосы: одни еще не выпали, другие на стадии роста, а третьи закончили рост.

Линейные размеры, число сегментов,

форма и микроструктура позволяют выделить у исследованных насекомоядных (крота, куторы, землероек-бурозубок) четыре категории волос: направляющие, остевые I и II типов и пуховые, а у грызунов (лесной мышовки, рыжей полевки и полевки-экономки) – три: направляющие, остевые и пуховые.

Направляющий волос – самый длинный, толстый и упругий, возвышающийся над остальными и хорошо заметный даже невооруженным глазом при рассматривании шкурки на свет (рис. 1). Стержень у него почти прямой, веретенообразный, в поперечном сечении округлый, основание его не извитое, сегменты и перетяжки отсутствуют, концевая гранна хорошо развита и сильно растянута вдоль всего волоса, занимая более половины его длины. К вершине направляющий волос постепенно утончается и образует заостренный нитевидный и почти бесцветный кончик; уменьшается толщина стержня и по направлению к корню. Благодаря проходящим по обеим или одной из сторон грани продольным желобкам (первое характерно для насекомоядных, второе – для грызунов) поперечный срез направляющего волоса имеет либо вид двутаврового рельса (крот, землеройки), либо форму овала с отчетливым боковым углублением (полевки). Окраска волос рассматриваемого типа темная, однотонная, прикорневая часть и кончик бесцветны. Количество направляющих волос в мехе насекомоядных незначительное: 1–2 на 200–300 остевых и пуховых. У грызунов их несколько больше: 3–4 % от общего числа волос.

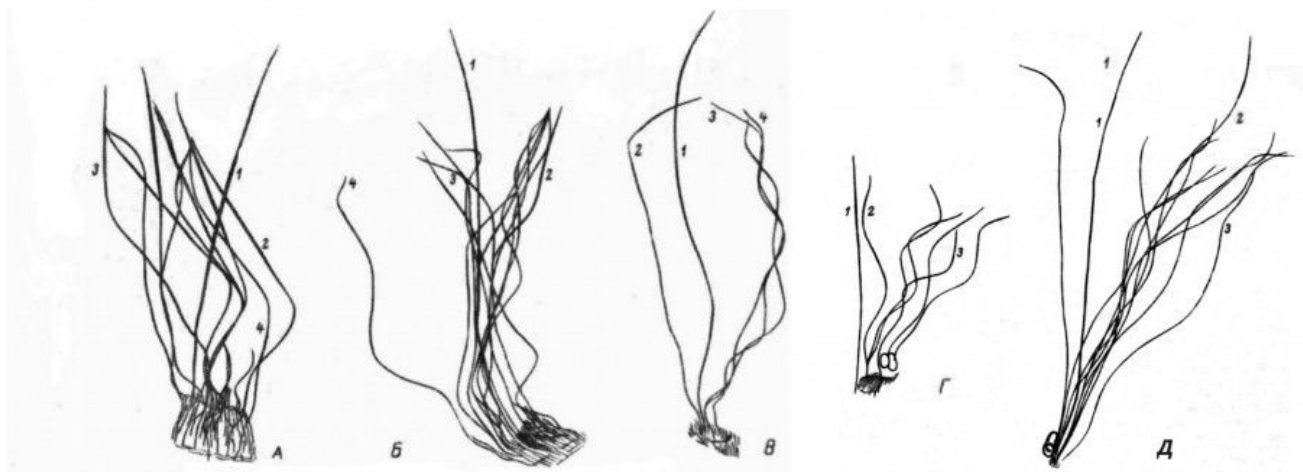


Рис. 1. Летние волосы мелких насекомоядных млекопитающих: обыкновенной бурозубки (А), куторы (Б), крота (В), лесной мышовки (Г) и европейской рыжей полевки (Д); 1 – направляющий; 2 – остевой I; 3 – пуховой; 4 – остевой II

Fig. 1. Summer hair of small insectivorous mammals: common brown-toothed (A), cooter (Б), mole (B), forest mouse (Г) and European red vole (Д); 1 – guide; 2 – guard I; 3 – down; 4 – guard II

В функциональном отношении направляющие волосы, очевидно, связаны с осязанием. Как указывает Б. Ф. Церевитинов (1951), «сумки направляющих волос по сравнению с сумками других волос залегают в более глубоких слоях дермы, где сильнее развито нервное сплетение. Поэтому малейшее давление на стержень направляющего волоса как на длинный и упругий рычаг передается корню и оплетающим волосяную сумку нервным окончаниям. Прямая неизогнутая форма направляющего волоса способствует лучшему восприятию различных раздражений. Но их нельзя сравнить с настоящими осязательными волосами – вибриссами, сумки которых снабжены нервными окончаниями и окружены венозными синусами» (Церевитинов, 1951, с. 8). Соглашаясь с тем, что направляющие волосы участвуют в осязании животного, Б. А. Кузнецов (1952) считает, что они выполняют также и защитную функцию: вместе с остевыми поддерживают массу пуховых волос, образуя как бы каркас мехового покрова и предохраняя его от свойлачивания.

Остевые волосы несколько короче и тоньше направляющих и характеризуются ланцетовидной формой с хорошо развитой уплощенной гранной. У насекомоядных млекопитающих стержень ости отчетливо сегментирован, имеет вид ленты, продольно повернутой в местах сужения сердцевинного канала на  $180^\circ$ , и состоит из нескольких расширенных сегментов, разграниченных «перетяжками», образующими изгибы ости под тупым углом. Наиболее развит концевой сегмент (гранна), он длиннее и шире остальных и имеет по бокам две продольные бороздки, благодаря чему остевой волос очень напоминает по форме сплюснутый и продольно повернутый в нескольких местах железнодорожный рельс. В кончике волоса и в местах сгиба и поворота эти бороздки замкнуты. Как выяснилось, такое строение характерно для остевых волос всех изученных видов насекомоядных млекопитающих и может служить достаточно четким таксономическим признаком данного отряда. Напомним, что у грызунов продольных желобков или вовсе нет, или имеется лишь один, придающий поперечному срезу остевого волоса характерную бобовидную форму с глубокой выемкой на одной из сторон.

Окраска остевых волос зональная. В концевой гранне сконцентрирован относительно светлый ржаво-коричневый пигмент, в нижележащих частях темный, черно-бурый,

а в перетяжках он или почти совсем отсутствует (насекомоядные), или темно-серого, почти черного цвета (полевки).

У грызунов мы выделяем один тип остевых волос, а у насекомоядных – два, отличающиеся друг от друга линейными размерами и числом сегментов. У грызунов сегментации волос нет, но перед гранной и в основании волоса имеется сужение сердцевинки, правда, обычно без нарушения ее клеточной структуры (клетки лишь вытягиваются), столь типичного для представителей насекомоядных. Бесцветный (депигментированный) кончик остевого волоса как у насекомоядных, так и у грызунов гораздо короче, чем направляющих. Отличаются они и по количеству: на  $4 \text{ мм}^2$  шкурки у различных видов мелких млекопитающих насчитываются от 50–100 до 300–400 остевых, т.е. в несколько десятков раз больше, чем направляющих.

Основная функция остевых волос сводится к защите более нежных пуховых от механических повреждений, предохранению их от свойлачивания и амортизации меха в целом. Кроме того, отгибаясь и прикрывая подпушь, утолщенные концевые сегменты остевых волос способствуют образованию в мехе теплозащитной воздушной прослойки и тем самым обеспечивают животному более совершенную терморегуляцию.

Пуховые волосы – самые тонкие и короткие и выполняют в основном термоизоляционную функцию. У насекомоядных они отчетливо сегментированы, а у грызунов лишь волнообразно изогнуты. Их цилиндрические стержни обычно имеют примерно одинаковую толщину по всей длине волоса и в отличие от остевых характеризуются слабо развитой, укороченной и тонкой концевой гранной. Зато характер распределения пигмента точно такой же, как у остевых волос: концевые гранны окрашены светлее остальных и в более рыжие тона, нижележащие участки содержат окисленный меланин и имеют более темный, черно-бурый цвет, в перетяжках же пигмент или отсутствует, тогда они бесцветны (у землероек и крота), или, наоборот, сконцентрирован в том же количестве, что и в ножке волоса, что придает этим участкам интенсивный, почти черный цвет (грызуны). В количественном отношении пуховые волосы – самые многочисленные: на  $4 \text{ мм}^2$  шкурки их насчитывается от 200 до 350, что составляет 60–90 % от общего числа волос всех категорий.

Завершая общую характеристику выделяемых нами трех основных типов волос,



следует подчеркнуть, что они крайне неоднородны и сильно варьируют в пределах каждого типа. Особенно изменчив остевой волос насекомоядных млекопитающих, в нем отчетливо выделяются по длине, толщине и числу сегментов две морфологические категории: ости I и II порядка. Несколько меньше подвержен вариации пуховой волос, а самые однородные – направляющие. Что же касается соотношения волос разных категорий, то оно существенно различается не только у разных видов животных, но и у одной и той же особи на разных участках шкурки и в разные сезоны.

Вместе с тем в сравнении с другими млекопитающими, особенно хищными, зайцеобразными и некоторыми крупными видами грызунов, дифференциация волосяного покрова выражена у мелких насекомоядных и полевок в гораздо меньшей степени. Это, очевидно, объясняется не только их более древним происхождением и приспособлением к подземному образу жизни, но и приобретенной в процессе эволюции адаптивной универсализацией (совмещением) функций волос разных категорий (все они в более или менее равной степени участвуют и в механической, и в тепловой защите тела). Полифункциональность волос привела к улучшению теплоизоляционных и механических качеств меха, но без увеличения его толщины и общей массы, совершенно не

совместимого с активным передвижением мелких животных.

В микроструктуре стержня волоса выявляется три четко отграниченных концентрических слоя: кутикулярный (или чешуйчатый), корковый и сердцевинный (рис. 2). Образующая наружную оболочку волоса кутикула построена из одного слоя ороговевших чешуйчатых клеток неколецевидного типа со свободным краем, направленным к вершине волоса. Лишенные пигмента полупрозрачные чешуйки кутикулы на протяжении волоса закономерно меняются по форме и размерам. В прикорневой зоне и в местах перетяжек стержня они сильно удлинены, имеют у насекомоядных ровные, округлые, а у грызунов – зубчатые края и, относительно неплотно налегая друг на друга, обеспечивают необходимую гибкость волоса. По мере расширения стержня в грану клетки кутикулы становятся короче и на концевой гранне превращаются в очень короткие и широкие чешуйки, зазубренные по краям и так плотно охватывающие стержень волоса, что не позволяют ему сгибаться. Чем толще гранна, тем шире и короче чешуйки и лучше выражена зазубренность края. У грызунов чешуйчатые клетки в области гранны приобретают вид узких, слегка волнистых лент, плотно опоясывающих стержень и придающих ему своеобразную поперечную исчерченность.

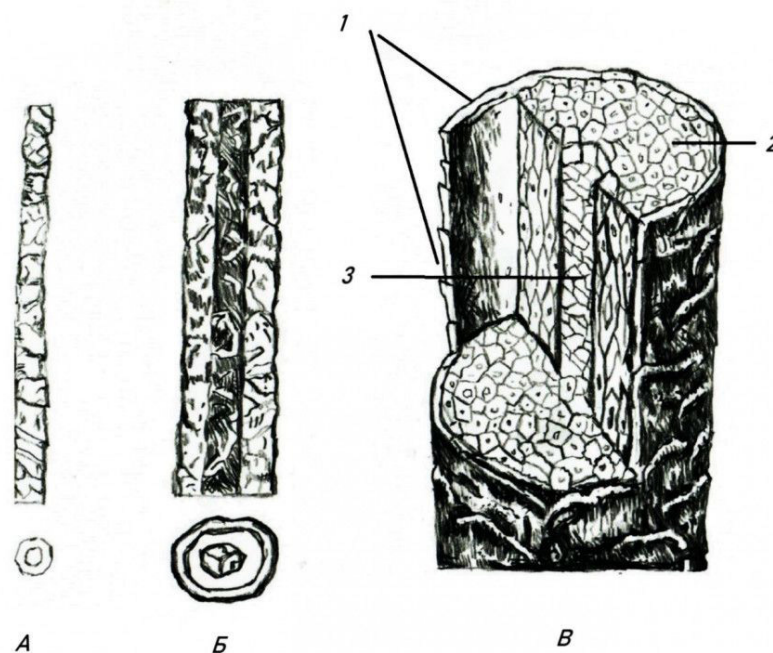


Рис. 2. Схема гистологической структуры волос мелких млекопитающих: А – пух, Б – ость, В – общее строение волосяного стержня: 1 – чешуйчатый слой; 2 – корковый слой; 3 – сердцевина

Fig. 2. Diagram of the histological structure of the hair of small mammals: А – fluff, Б – awn, В – the general structure of the hair shaft: 1 – scaly layer; 2 – cortical layer; 3 – core

Как показали проведенные исследования, в пределах одного вида характер рисунка кутикулы зимнего и летнего волоса отличается большим постоянством. Здесь надо помнить о том, что для мелких млекопитающих, выбранных нами в качестве объекта изучения, сезонная изменчивость показателей является одновременно и возрастной (в связи с коротким жизненным циклом зверьков). Сравняя кутикулу летних и зимних волос насекомых и грызунов, удалось отметить лишь некоторые сезонные отличия в форме и размерах чешуек при сохранении общего типа рисунка. Чешуйки кутикулы зимних волос землероек несколько менее однородны, чем у летних, имеется значительное количество удлиненных чешуек. На более короткие чешуйки летних волос у ондатры указывает Е. А. Павлова (1955), у нутрии – Е. В. Фадеев (1955), у белки – Н. В. Хмелевская (1965). Видимо, сезонные изменения в строении кутикулы можно обнаружить у видов с довольно резкими сезонными различиями в общем характере всего волосяного покрова. Однако и в этих случаях тип строения кутикулы остается неизменным, варьирует главным образом лишь длина чешуек.

Аналогичный характер имеет возрастная изменчивость кутикулы. Она также невелика по масштабам и сводится в основном к различиям в размерах чешуйчатых клеток. Так, К. Люринг (Lihring, 1928) при сопоставлении кутикулы волос взрослой и новорожденной белки вообще не нашел отличий. В то же время у ондатры и нутрии молодые животные имеют более короткие чешуйки кутикулы, чем взрослые (Павлова, 1955; Фадеев, 1955). По Б. Бергерсену (Bergersen, 1931), кутикула волос новорожденных тюленей значительно отличается от таковой взрослых: свободные края чешуек у них более гладкие и высота клеток несколько больше, чем у взрослых.

Сравнивая кутикулу волос представителей разных систематических групп, обитающих в близких условиях, мы не находим каких-либо общих черт, характерных для того или иного экологического (адаптивного) типа. В то же время значительно отличающиеся по биологии, но близкие в систематическом отношении роды и виды имеют сходное строение кутикулы. Например, рисунок кутикулы волос типичных наземных животных, землероек-бурозубок и лесных полевок, во многом различен, тогда как при сравнении кутикулы крота, ведущего подземный образ жизни, куторы – типичного полуводного

животного и любого вида бурозубок прежде всего заметны общие для всех насекомоядных черты рисунка, в частности правильная форма чешуек с округлым, ровным свободным краем.

Согласно Н. В. Хмелевской (1965), рисунок кутикулы волос водных грызунов – ондатры и бобра – совершенно различен, тогда как кутикула волос ондатры и относящейся к тому же подсемейству серой полевки имеет общие для полевок черты рисунка. Точно так же не удалось обнаружить сходства в строении кутикулы волос у далеких в систематическом отношении, но близких по образу жизни пустынных и подземных грызунов. Это говорит о том, что строение кутикулы волоса, по-видимому, не имеет непосредственного приспособительного значения и находится в коррелятивной зависимости от каких-то общих морфологических особенностей.

Многие авторы считают, что строение кутикулы специфично в основном не для вида, а для рода (Brown, 1942; Williamson, 1951; Benedict, 1957) или даже семейства (Cole, 1924). Ж. Вильямсон (Williamson, 1951), исследуя волосы оленей, выяснил, что отдельные виды по строению кутикулы не отличаются, но представители каждого рода имеют вполне определенный рисунок кутикулярных чешуй. А. Бенедикт (Benedict, 1957) при изучении волос летучих мышей всей мировой фауны установил, что 14 видов космополитически распространенного рода *Myotis* имеют сходное строение волос, тогда как виды разных родов, обитающих в одних и тех же условиях, отличаются по строению кутикулы. И. В. Назарова (1958) не нашла видовых отличий в строении кутикулы волос серых полевок и считает, что разные виды рода *Microtus* можно отличить по особенностям строения сердцевинного слоя и по характеру пигментации.

Вместе с тем выполнен целый ряд исследований, доказывающих возможность видовой диагностики млекопитающих по рисунку кутикулы. Это, в частности, работы Смита (Smith, 1933) по землеройкам, Г. Я. Содолевской (1957) по мышам, Л. Н. Скурат (1980), В. Е. Соколова, Л. Н. Скурат и Ж. М. Никифоровой (1981) по семействам летяг и белых, Х. Аппельта (Appelt, 1979) по летучим мышам, А. Келлера (Keller, 1981) по семействам мышинных и хомяковых. Г. Я. Содолевская, дифференцируя два близких вида мышей рода *Arodemus*, выяснила, что у желтогорлой мыши ромбовидные чешуйки кутикулы прикорневой зоны остевых волос

расположены по спирали, а у лесной мыши волнообразно. Однако этот вывод опровергается исследованиями Н. В. Хмелевской (1965), показавшей, что у обоих видов можно обнаружить тот и другой тип расположения чешуек даже на одном волосе в зависимости от того, по какой линии соединять вершины чешуек.

В обстоятельной работе В. Е. Соколова, Л. Н. Скурата и Ж. М. Никифоровой (1981) рассмотрены возможности использования микроструктуры кутикулы и формы поперечных срезов остевых волос для идентификации представителей семейств Pteromyidae и Sciuridae и предлагается ключ к определению животных до рода (сурки и суслики) или до вида (летяга, белка, бурундук и тонкопалый суслик). При этом авторы обращают особое внимание на то, что для более точного определения видовой принадлежности волос необходимо учитывать комплекс признаков, в частности, помимо рисунка кутикулы и формы поперечных срезов, рекомендуется использовать для этой цели промеры волос и тип сердцевин. К близким выводам приходит и А. Келлер (Keller, 1981). По морфологии, форме чешуек и рисунку поперечных срезов кутикулы им составлен видовой определитель для 16 представителей семейств Cricetidae и Muridae, в том числе рыжей, обыкновенной и темной полевых, водяной крысы, ондатры, желтогорлой, лесной и домовых мышей, серой и черной крыс, мыши-малютки и др.

Заслуживают внимания публикации, касающиеся строения волос домашних животных и их ближайших родственников. Согласно исследованию М. Сауэра (Sauer, 1922), у домашних животных корковый слой волоса шире, сердцевина уже, а чешуйки кутикулы гуще расположены, чем у их диких сородичей. Аурин (Aurin, 1933) нашел отличия в строении кутикулы не только у зайца и кролика, но и у диких и домашних кроликов. Полученные результаты свидетельствуют о том, что под влиянием одомашнивания, наряду с общим увеличением пластичности и изменчивости всего организма животного, очевидно, увеличивается и степень изменчивости тонкого строения волоса.

Как уже указывалось, мы не обнаружили достаточно четких отличий в строении кутикулярного слоя волос у видов рода *Sorex*. Все они имеют вполне определенный, но очень схожий рисунок кутикулы, не позволяющий с уверенностью дифференцировать их до вида. К аналогичному выводу относи-

тельно родов *Citellus* и *Ochotona* приходит Н. В. Хмелевская (1965). Тем не менее это не противоречит рассмотренным выше исследованиям, констатирующим возможность видовой диагностики представителей одного и того же рода млекопитающих по строению кутикулы. Просто то, что нереально для очень близких, морфологически и экологически сходных форм, относящихся к слабо дивергирующему роду, оказывается вполне возможным, когда требуется разграничить виды, более далекие и хорошо различающиеся по строению и образу жизни. Зато представители разных родов, а тем более семейств и отрядов дифференцируются по морфологии волос достаточно четко. Правда, и здесь для более точного выявления отличий необходимо, наряду с микроструктурой кутикулы, учитывать и другие особенности строения волос: их форму, размеры, характер сегментации, дифференциацию на категории, расположение на шкурке, соотношение слоев стержня, распределение пигмента, тип сердцевин и т.д.

Между кутикулярным и сердцевинным слоями располагается довольно мощный корковый слой, состоящий из веретеновидных, плотно соединенных между собой кератинизированных клеток и обеспечивающий прочность волоса на разрыв. Он хорошо просматривается по всей длине волоса и образует трубчатый футляр центрального канала. У насекомоядных млекопитающих корковый слой лишен пигмента, а у грызунов содержит гранулы меланина и наряду с сердцевинной определяет окраску волос. Кроме того, у грызунов он относительно более тонкий и равномернее распределен по длине стержня.

Окраска и толщина волоса зависят в основном от развития и строения сердцевинного слоя: от размеров и расположения слагающих его чечевицеобразных клеток, наличия пигмента, внутри- и межклеточных воздушных полостей и т.д. Диаметр сердцевинной сердцевины меняется по мере созревания волоса и неодинаков в различных его частях. Наибольшего развития этот слой достигает в верхних гранях, где рыхло расположенные клетки сердцевинной сердцевины содержат многочисленные пигментные зерна, лежащие в виде монетных столбиков и обуславливающие окраску волос. В самой широкой части концевой грани клетки сердцевинной сердцевины расположены в 2–3 (у насекомоядных) или даже 4–6 рядов (у грызунов), а по направлению к вершине и основанию волоса (и ближе к

перетяжке) сердцевина постепенно переходит в двухрядную и затем однорядную. В тонких, изогнутых и покрытых самыми длинными чешуйками частях волоса насекомоядных (между сегментами и в прикорневой части растущего волоса) сердцевина очень узкая, нитевидная, местами прерывистая и с диффузным распределением пигмента. В то же время у грызунов она обычно сохраняет клеточную структуру и в области шейки, хотя, конечно, и здесь сильно истончена и состоит из одного ряда клеток. В самом кончике и прикорневой части зрелого волоса сердцевина и пигмент практически отсутствуют, и, наоборот, сердцевинный слой очень хорошо развит и богат пигментом в корне и прикорневой части растущего волоса, особенно в начальный период роста, когда волосы находятся еще в толще кожи. Появившийся в основании волоса нитевидный, постепенно расширяющийся сердцевинный канал сначала не имеет четкой клеточной структуры и характеризуется диффузным распределением пигментных зерен, а затем в нем становится все более заметно строгое чередование воздушных полостей и заполненных пигментом клеток, достигающих наибольшего развития в концевых гранях волоса.

Таковы наиболее характерные особенности микроструктуры стержня волос млекопитающих. Однако в рамках этой общей схемы наблюдаются многочисленные вариации и отклонения, связанные, в частности, с типом (категорией) волоса, степенью его зрелости, местоположением на шкурке, сезоном года, видом животного. При этом наиболее изменчиво строение сердцевины. Так, если у направляющих и остевых волос она одно-двухрядная в наиболее тонкой части и многорядная в гранне, то у пуховых либо вовсе не выражена, либо прерывиста и однорядна на всем протяжении стержня и, кроме того, содержит большое количество воздуха. Различно у волос разных категорий и соотношение коркового и сердцевинного слоев. По развитию коркового слоя на первом месте стоят остевые, затем следуют направляющие и пуховые, сердцевина же, наоборот, лучше выражена у пуховых. Еще заметнее сезонные изменения. Как правило, для зимних волос по сравнению с летними характерны относительно более толстая сердцевина и более тонкий корковый слой. При этом зимнее утолщение сердцевинного канала происходит в основном за счет увеличения воздушных полостей, что ведет к улучшению

термозащитных качеств шерсти.

О возможностях использования рисунка кутикулы для определения видов и родов млекопитающих достаточно подробно говорилось выше. Что же касается сердцевинного слоя, то его строение менее видоспецифично и для диагностических целей вряд ли пригодно. Тем не менее выявляются достаточно четкие отличия между представителями разных отрядов. Например, для остевых волос грызунов характерна многорядность сердцевины в гранях и сохранение ее клеточной структуры в перетяжках, тогда как для насекомоядных – однорядность сердцевины, а в местах сужений – нарушение структуры вплоть до исчезновения центрального канала (прерывистая сердцевина).

Один из наиболее изменчивых показателей структуры меха – плотность или густота волос. По этому признаку четко дифференцируются как отдельные группы, так и различные виды одной и той же группы животных (табл. 1). Мех насекомоядных как зимой, так и летом гуще, чем у грызунов. Среди *Insectivora* наиболее густым мехом обладает крот, плотность волос у которого (летом – 369–521, зимой – 538–729 на 4 мм<sup>2</sup>) в 1.5 раза больше, чем у малой бурозубки (соответственно 266–364 и 396–463). Наиболее редкий мех оказался у рыжей полевки – 225–300 летом и 284–422 зимой, зато лесная мышовка по густоте летнего меха превосходит даже крота – 382–576 на 4 мм<sup>2</sup>.

Несмотря на относительную равномерность распределения волос по телу зверька, густота их на различных участках шкурки неодинакова (см. табл. 1). При этом у большинства изученных видов наибольшей густотой отличается мех на спине. Что же касается топографии плотности меха на остальных частях тела, то она зависит от экологии вида и, прежде всего, от условий обитания: у крота наиболее редкие волосы растут на боках, у бурозубок и полевок – на брюшке, у куторы существенных отличий в опушении боков и брюшка не обнаружено.

Более заметны сезонные изменения, в частности, изменения зимнего покрова: он в 1.2–1.4 раза гуще летнего, причем плотность его варьирует в основном за счет пуховых волос, тогда как количество остевых и направляющих более постоянно. Наибольшей густотой отличается мех линяющих животных, у которых еще не выпавшие прочно удерживающиеся в коже старые волосы соседствуют с интенсивно подрастающими новыми. Зависит плотность меха и от возраста

Таблица 1. Плотность волосяного покрова мелких млекопитающих Карелии

Вид	Сезон	<i>n</i>	Спина	Бок	Брюшко
Обыкновенная бурозубка	Лето	25	442.7 ± 7.3	395.6 ± 7.9	479.8 ± 4.6
	Зима	25	523.1 ± 7.2	429.6 ± 4.4	565.4 ± 9.0
Средняя бурозубка	Лето	25	389.9 ± 6.8	376.3 ± 7.7	332.8 ± 7.6
	Зима	25	538.5 ± 8.9	432.7 ± 8.7	460.9 ± 9.1
Малая бурозубка	Лето	14	364.0 ± 6.7	328.3 ± 6.0	266.4 ± 4.3
	Зима	15	463.4 ± 5.0	413.1 ± 5.1	395.9 ± 4.7
Обыкновенная кутора	Лето	18	467.4 ± 6.1	350.9 ± 5.3	368.1 ± 5.0
Европейский крот	Лето	16	521.0 ± 9.6	368.9 ± 9.2	457.9 ± 5.9
	Зима	15	728.7 ± 9.8	538.1 ± 9.1	572.0 ± 9.2
Лесная мышовка	Лето	18	576.3 ± 8.3	495.7 ± 3.1	381.9 ± 7.0
Рыжая полевка	Лето	15	299.9 ± 3.0	288.8 ± 3.1	225.4 ± 1.8
	Зима	13	422.5 ± 4.6	399.2 ± 4.1	284.7 ± 2.1
Полевка-экономка	Лето	15	334.0 ± 2.9	288.0 ± 1.9	317.6 ± 2.1
	Зима	15	478.7 ± 6.1	453.6 ± 5.6	460.2 ± 5.8

животных. Подтверждение этому – обратная связь между рассматриваемым показателем и размерами тела зверьков, говорящая об уменьшении густоты волос с ростом особи.

Толщина волоса (табл. 2), соотношение его слоев и общие особенности строения стержня у разных видов животных неодинаковы (рис. 3). Наиболее толстые и грубые волосы характерны для полевок (см. табл. 2). Они у них к тому же наиболее непрочные на разрыв, что объясняется относительно слабым развитием коркового слоя, составляющего вместе с кутикулой 6.5–14.3 % от общей толщины стержня. У насекомоядных этот показатель возрастает до 17–25 %. Самые тонкие остевые волосы у лесной мышовки (17.4 мкм), причем на долю сердцевинки у нее приходится 79.9 % общей толщины стержня. У грызунов обращает внимание относительное постоянство диаметра сердцевинного канала при значительной сезонной изменчивости общей толщины волоса. Между тем у насекомоядных в разные сезоны года изменение этих показателей происходит асинхронно. Так, летом с увеличением общей толщины волоса в нем наблюдается сужение сердцевинки, а зимой, наоборот, утончение стержня сопровождается относительным утолщением мозгового слоя.

У большинства исследованных видов наиболее толстые волосы встречаются на спине, а наиболее тонкие – на брюшке. Исключение составляют кутора и крот: у них на брюшке волосы несколько толще, чем на боках и спине, что объясняется, видимо, спецификой их образа жизни. Из отдельных категорий волос наибольшей толщиной обладают

направляющие. Несколько уступают им по этому показателю остевые, а самые тонкие – пуховые волосы. В то же время диаметр сердцевинного канала изменяется в обратном порядке: максимальной относительной величины он достигает у пуховых, средней – у остевых, минимальной – у направляющих. Таким образом, чем тоньше волос, тем относительно большую долю занимает в нем сердцевинный слой и меньшую корковый.

Длина летних остевых волос рассматриваемых видов мелких млекопитающих (табл. 3) колеблется от 3.3 (малая бурозубка) до 12.2 мм (полевка-экономка). Наибольшей длиной характеризуются волосы полевок, их мех в 2 раза выше, чем у бурозубок, в 1.4 раза превосходит мех куторы и в 1.2 раза крота. Неодинакова длина волос и на отдельных участках шкурки. Согласно номенклатуре Б. Ф. Церевитинова (1958), изученные нами виды насекомоядных и грызунов по степени опушенности отдельных частей тела могут быть отнесены к следующим пяти типам топографии волосяного покрова: сакральному (полевка-экономка), дорсальному (рыжая полевка и лесная мышовка), сакро-эквальному (бурозубки), эквалатеральному (кутора) и эквальному (крот). Для первого из них, присущего в основном наземным млекопитающим, типично уменьшение длины волос от крестца к передней части тела. При дорсальном типе наиболее высокий мех расположен на спине, откуда его длина уменьшается в направлении головы, брюшка и крестца; это свойственно большинству настоящих норных животных. Сакро-эквальный тип характеризуется более

Таблица 2. Толщина волос спины мелких млекопитающих Карелии

Вид	Сезон	n	Остевые			Пуховые	
			толщина волоса, мкм	относительная толщина сердцевины, % от общей толщины волоса	n	толщина волоса, мкм	относительная толщина сердцевины, % от общей толщины волоса
Обыкновенная бурозубка	Лето	25	40.0 ± 0.4	58	25	12.6 ± 0.1	63
	Зима	20	30.1 ± 0.6	63	24	7.2 ± 0.3	77
Средняя бурозубка	Лето	50	31.1 ± 0.6	64	28	11.0 ± 0.8	62
	Зима	28	27.0 ± 0.4	62	26	7.9 ± 0.3	79
Малая бурозубка	Лето	25	27.6 ± 0.4	55	29	10.0 ± 0.3	61
	Зима	24	23.8 ± 0.2	65	33	6.1 ± 0.3	80
Обыкновенная кутора	Лето	16	27.6 ± 0.5	50	18	9.8 ± 0.1	72
Обыкновенный крот	Лето	25	32.4 ± 0.3	51	19	10.9 ± 0.2	54
	Зима	17	27.8 ± 0.5	66	25	9.7 ± 0.2	70
Лесная мышовка	Лето	20	17.4 ± 0.2	80	18	15.8 ± 0.2	81
Рыжая полевка	Лето	22	49.1 ± 0.3	80	20	28.1 ± 0.2	78
	Зима	18	20.1 ± 0.2	71	18	11.9 ± 0.2	80
Полевка-экономка	Лето	10	49.1 ± 0.6	87	10	22.8 ± 0.7	54
	Зима	9	48.6 ± 0.6	88	9	16.4 ± 0.3	82

Примечание. У насекомоядных сравниваются остевые I порядка.

или менее равномерным распределением волос по телу зверька с некоторым увеличением их длины в области крестца, а экваторальный – постепенным уменьшением высоты меха с крестца и боков на спину и брюшко (последнее типично для полуводных млекопитающих). Наконец, эквальный тип волосяного покрова, свойственный подземным формам, отличается относительно равномерной высотой меха по всему телу.

Хорошо выражены сезонные изменения данного показателя: зимний мех по всем категориям волос на 1.5–3.5 мм длиннее летнего (см. табл. 3). У направляющих волос этот прирост составляет на разных участках шкурки и у разных видов зверьков 0.9–3.8, в среднем 2.3 мм, или 7.4–80.9 %, в среднем 30 % от летних показателей, у остевых – 1.6–3.7, в среднем 2.7 мм (21.3–92.5, в среднем 42.4 %), у пуховых – 0.7–3.8, в среднем 2.0 мм (12.8–74.5, в среднем 36.6 %). Таким образом, от лета к зиме длина направляющих волос увеличивается в среднем почти на треть, остевых – на 42, а пуховых – на 37 %. Что же касается видовых особенностей этого процесса, то они сводятся в основном к его большей интенсивности у насекомоядных (особенно крота и обыкновенной бурозубки) по сравнению с полевыми.

#### *Теплозащитные свойства покровов и механизмы терморегуляции*

В процессе эволюции и освоения среды обитания мелкие млекопитающие таежного Севера приобрели целый ряд адаптаций, направленных в первую очередь на наиболее целесообразное, с наименьшими энергетическими затратами поддержание теплового баланса организма со средой. Поскольку сохранение тепла за счет физической терморегуляции не требует дополнительных пищевых ресурсов, оно является основным способом экономии энергетических затрат (Jansky, 1967). В связи с этим эволюция терморегуляции идет в направлении замены химических механизмов физическими (Слоим, 1952, 1964, 1971; Шилов, 1962), о чем говорит и более отчетливая выраженность физической терморегуляции у типичных субарктических и высокогорных видов (Шварц и др., 1968; Большаков, 1972).

Как известно, в системе приспособления млекопитающих к пониженным температурам важное место занимают реакции волосяного покрова. Многочисленными исследованиями показано, что теплоизоляция пропорциональна густоте и толщине мехового покрова и у мелких млекопитающих она ниже, чем у более крупных (Vonsma,

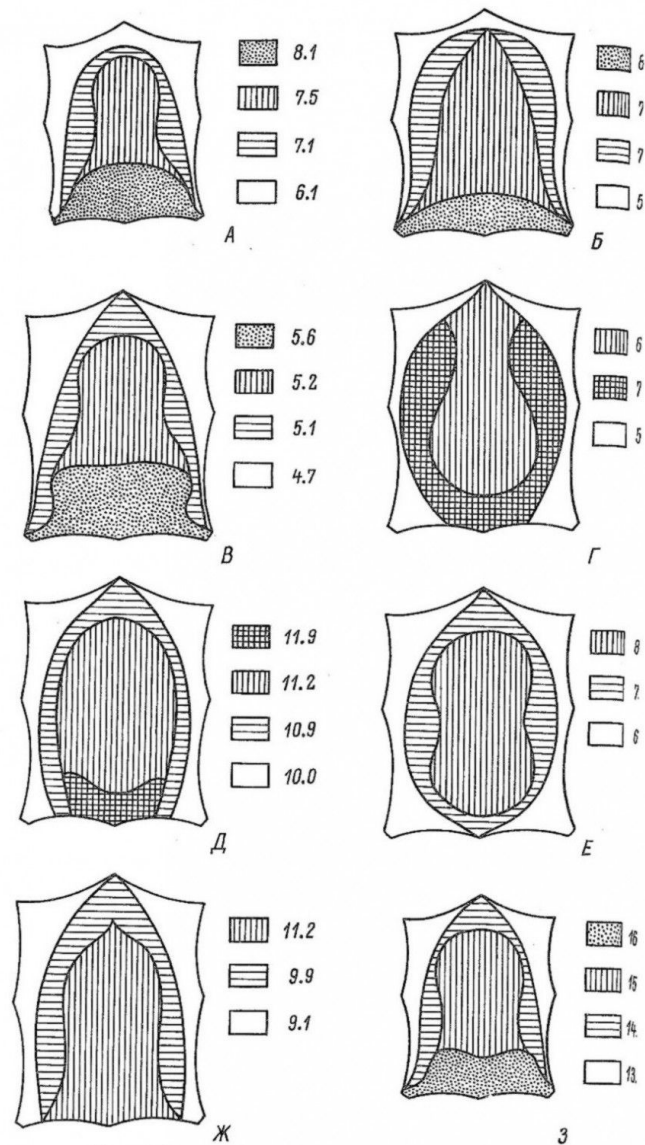


Рис. 3. Топография высоты волосяного покрова мелких млекопитающих (мм); А – обыкновенная бурозубка; Б – средняя бурозубка; В – малая бурозубка; Г – кутора; Д – крот; Е – лесная мышовка; Ж – рыжая полевка; З – полевка-экономка

Fig. 3. Topography of the hairline height of small mammals (mm); А – common shrew; Б – masked shrew; В – pygmy shrew; Г – kutora; Д – mole; Е – northern birch mouse; Ж – red-backed vole; З – root vole

Pretorins, 1943; Калабухов, 1951, 1957, 1969; Слоним, 1952; Марвин, 1966а, 1966б; Прасолова и др., 1967; Большаков, Некрасов, 1968; Уманцева, 1980; Давыдов, 1982). Чтобы иметь возможность передвигаться, мелкие животные должны обладать тонким и легким шерстным покровом, а то, что волосы у них по необходимости короче, снижает их теплоизоляционные свойства (Шмидт-Нильсен, 1982).

Согласно современным представлениям, термозащитные качества волосяного покрова зависят главным образом от образующегося в его толще слоя «неподвижного» и «инертного» воздуха, исключая конвекционные токи и создающего эффектив-

ную тепловую изоляцию (Соколов, 1973). Чем пышнее и выше мех, гуще и тоньше волосы, тем больше воздушная прослойка между волосками и, следовательно, лучше сохраняется тепло. Теплопроводность зависит также от воздуха, находящегося в сердцевине волос (она тем меньше, чем сильнее развита сердцевина) и в порах кожной ткани, а значит, от толщины и плотности кожи. Имеют значение и особенности строения волос – наличие продольных бороздок на стержне, его конфигурация, число сегментов, способ укладки и т.п.

Связь термоизоляционных свойств меха с морфологией и общим состоянием наружных покровов млекопитающих подтверж-

Таблица 3. Длина волос мелких млекопитающих Карелии

Вид	Сезон	Направляющие		
		спина	бок	брюшко
Обыкновенная бурозубка	Лето	5.1 ± 0.06 (17)	4.7 ± 0.03 (16)	4.4 ± 0.04 (18)
	Зима	8.5 ± 0.09 (16)	8.5 ± 0.06 (15)	7.9 ± 0.09 (17)
Средняя бурозубка	Лето	5.9 ± 0.03 (67)	5.4 ± 0.02 (50)	4.9 ± 0.01 (25)
	Зима	8.5 ± 0.09 (25)	8.0 ± 0.06 (20)	7.9 ± 0.04 (18)
Малая бурозубка	Лето	4.0 ± 0.02 (18)	4.5 ± 0.02 (16)	3.5 ± 0.02 (17)
	Зима	5.5 ± 0.01 (17)	5.7 ± 0.01 (16)	4.9 ± 0.01 (19)
Обыкновенная кутора	Лето	8.0 ± 0.02 (17)	8.5 ± 0.08 (16)	7.5 ± 0.08 (14)
Обыкновенный крот	Лето	8.5 ± 0.04 (18)	8.3 ± 0.06 (16)	7.1 ± 0.03 (15)
	Зима	11.8 ± 0.07 (16)	11.2 ± 0.06 (14)	10.9 ± 0.08 (15)
Лесная мышовка	Лето	9.0 ± 0.02 (26)	8.5 ± 0.12 (25)	7.8 ± 0.03 (25)
Рыжая полевка	Лето	12.2 ± 0.04 (18)	11.8 ± 0.02 (16)	10.2 ± 0.03 (18)
	Зима	13.1 ± 0.02 (20)	12.7 ± 0.04 (20)	11.4 ± 0.02 (22)
Полевка-экономка	Лето	14.6 ± 0.04 (9)	13.3 ± 0.06 (10)	12.3 ± 0.08 (9)
	Зима	17.4 ± 0.07 (10)	15.8 ± 0.04 (10)	14.9 ± 0.06 (10)
Остевые				
Обыкновенная бурозубка	Лето	4.2 ± 0.01 (25)	4.3 ± 0.04 (24)	3.8 ± 0.04 (25)
	Зима	7.5 ± 0.08 (20)	7.1 ± 0.05 (16)	6.3 ± 0.07 (24)
Средняя бурозубка	Лето	4.0 ± 0.05 (50)	4.0 ± 0.04 (60)	3.7 ± 0.03 (50)
	Зима	7.5 ± 0.07 (28)	7.7 ± 0.04 (29)	5.2 ± 0.05 (26)
Малая бурозубка	Лето	3.3 ± 0.01 (25)	3.2 ± 0.01 (25)	2.9 ± 0.01 (24)
	Зима	5.2 ± 0.02 (24)	5.1 ± 0.01 (25)	4.7 ± 0.01 (25)
Обыкновенная кутора	Лето	6.5 ± 0.11 (25)	7.0 ± 0.06 (25)	5.9 ± 0.07 (18)
Обыкновенный крот	Лето	7.9 ± 0.02 (25)	7.7 ± 0.01 (18)	6.4 ± 0.04 (18)
	Зима	11.2 ± 0.05 (19)	10.9 ± 0.04 (18)	10.0 ± 0.06 (19)
Лесная мышовка	Лето	8.1 ± 0.09 (25)	7.1 ± 0.09 (25)	6.7 ± 0.04 (25)



Таблица 3. Продолжение

Вид	Сезон	Остевые		
		спина	бок	брюшко
Рыжая полевка	Лето	8.4 ± 0.03 (22)	8.0 ± 0.03 (26)	7.5 ± 0.02 (28)
	Зима	11.2 ± 0.03 (18)	9.9 ± 0.03 (22)	9.1 ± 0.03 (26)
Полевка-экономка	Лето	12.2 ± 0.05 (14)	11.9 ± 0.05 (11)	10.1 ± 0.06 (9)
	Зима	15.1 ± 0.05 (9)	14.7 ± 0.05 (10)	13.8 ± 0.06 (16)
		Пуховые		
		спина	бок	брюшко
Обыкновенная бурозубка	Лето	3.6 ± 0.02 (25)	3.4 ± 0.01 (26)	3.3 ± 0.01 (23)
	Зима	6.2 ± 0.03 (24)	5.9 ± 0.02 (21)	4.6 ± 0.02 (22)
Средняя бурозубка	Лето	3.5 ± 0.02 (25)	3.3 ± 0.01 (25)	3.1 ± 0.01 (40)
	Зима	5.2 ± 0.03 (26)	5.0 ± 0.01 (25)	3.8 ± 0.02 (23)
Малая бурозубка	Лето	2.8 ± 0.04 (29)	2.8 ± 0.04 (27)	2.4 ± 0.01 (25)
	Зима	4.2 ± 0.02 (33)	4.0 ± 0.04 (25)	3.6 ± 0.05 (27)
Обыкновенная кутора	Лето	6.0 ± 0.02 (18)	6.2 ± 0.03 (24)	5.3 ± 0.02 (25)
Обыкновенный крот	Лето	6.5 ± 0.02 (29)	6.3 ± 0.03 (25)	5.1 ± 0.01 (25)
	Зима	10.1 ± 0.02 (25)	10 ± 0.01 (20)	8.9 ± 0.02 (25)
Лесная мышовка	Лето	7.5 ± 0.11 (27)	6.5 ± 0.08 (25)	5.7 ± 0.04 (24)
Рыжая полевка	Лето	7.3 ± 0.02 (20)	7.0 ± 0.04 (22)	6.6 ± 0.02 (32)
	Зима	9.4 ± 0.03 (18)	9.1 ± 0.03 (28)	7.9 ± 0.02 (24)
Полевка-экономка	Лето	10.9 ± 0.04 (16)	10.1 ± 0.03 (15)	8.6 ± 0.06 (10)
	Зима	12.3 ± 0.07 (9)	11.9 ± 0.05 (10)	11.0 ± 0.02 (14)

дается экспериментальным определением коэффициента теплопроводности сухих коллекционных шкурок зверьков, добытых в разные сезоны года (табл. 4). Согласно этим данным, интегральная теплопроводность меха имеет достаточно четкие таксономические и сезонные различия, обусловленные структурными особенностями волосяного покрова. Чем длиннее, тоньше и гуще волосы и чем толще кожа, тем ниже коэффициент теплопроводности и, следовательно, выше термоизоляционные свойства шкурки. При этом шкурка с наиболее длинными и наиболее густыми волосами не обязательно обладает наименьшим коэффициентом теплопроводности (при межвидовом сравнении).

Зато каждый вид в отдельности демонстрирует отчетливую сезонную изменчивость и зависимость коэффициента теплопроводности от длины, толщины и густоты волос. Мех насекомоядных млекопитающих значительно уступает меху грызунов по высоте, но превосходит его по плотности. Кроме того, характерное для насекомоядных сегментированное строение волос, предотвращая сминание и обеспечивая укладку меха в любом направлении, способствует удержанию в нем неподвижного воздуха, что положительно сказывается на термоизолирующих свойствах шкурки в целом. У куторы и крота, обладающих к тому же наиболее длинным и густым мехом, теплозащитные качества

шкурки лучше, чем у бурозубок, почти в 2 раза. Среди изученных нами грызунов наиболее «теплую» шкурку имеет полевка-экономка (см. табл. 4), затем следуют лесная мышовка и рыжая полевка. В той же последовательности изменяются у названных видов показатели длины и густоты волос.

Таблица 4. Коэффициент теплопроводности (10–3 Вт/м • °К) сухих шкурок мелких млекопитающих Карелии

Вид	Сезон	<i>n</i>	Пределы	<i>M ± m</i>
Обыкновенная бурозубка	Лето	16	38.2–50.0	47.6 ± 0.8
	Зима	15	35.0–46.4	37.4 ± 0.6
	Осень	12	33.1–41.2	34.7 ± 0.5
Средняя бурозубка	Лето	16	50.0–60.0	54.0 ± 1.2
	Зима	15	38.3–42.6	40.1 ± 0.5
	Осень	13	37.1–44.8	39.4 ± 0.3
Малая бурозубка	Лето	15	49.0–57.2	53.5 ± 0.9
	Зима	14	38.0–49.0	42.2 ± 0.5
	Осень	9	36.0–45.0	39.0 ± 0.4
Обыкновенная кутора	Лето	18	30.0–42.1	32.5 ± 0.9
	Осень	14	28.0–39.0	30.3 ± 0.8
Обыкновенный крот	Лето	9	24.2–30.0	26.7 ± 0.3
	Зима	8	19.0–22.4	20.5 ± 0.3
	Осень	8	18.9–21.0	19.1 ± 0.3
Лесная мышовка	Лето	22	48.0–50.3	48.6 ± 0.3
	Осень	4	37.9–38.2	38.1 ± 0.4
Рыжая полевка	Лето	20	45.2–53.1	49.8 ± 0.9
	Зима	16	37.0–50.0	41.0 ± 0.8
	Осень	14	36.1–42.1	38.7 ± 0.8
Полевка-экономка	Лето	11	46.7–53.2	47.8 ± 0.4
	Зима	5	34.1–38.4	36.5 ± 0.4
	Осень	8	34.1–40.9	36.1 ± 0.6

Хорошо известно, что структура волосяного покрова млекопитающих зависит от сезона года: зимний мех гуще и длиннее и, как правило, лучше сохраняет тепло, чем более легкий (редкий и короткий) летний мех. Это сказывается на уровне энергетического обмена. Тем не менее более совершенная термоизоляция организма «зимних» зверьков определяет специфику их адаптации к холоду: последняя обычно сопровождается не повышением теплопродукции, а значительным ограничением теплоотдачи (Слоним, 1964; Смирнов, 1968). Таким образом, улучшение теплоизоляционных свойств покровов млекопитающих под воздействием холода и обусловленное им снижение химической терморегуляции представляют собой общую закономерность (Слоним, 1961). И хотя это больше свойственно крупным животным, улучшение термозащитных качеств зимней шерсти и соответствующие сезонные изменения уровня теплоотдачи отме-

чены и у мелких млекопитающих (Марвин, 1966а, 1974; Большаков, Некрасов, 1968; Калабухов, 1969; Соколов, 1973 и др.).

Согласно нашим измерениям (см. табл. 4), коэффициент теплопроводности летнего волосяного покрова по отношению к зимнему увеличивается (а теплоизоляция снижается) у обыкновенной бурозубки на 28.2 %, средней – на 34.6, малой – на 26.8, у крота – на 30.2, у рыжей полевки – на 21.5, у полевки-экономки – на 30.9 %. Это соответствует отмеченным выше сезонным изменениям длины и густоты меха. Показатель ранговой корреляции Спирмена (*r<sub>s</sub>*) между длиной волос и удельной теплопроводностью шкурки составил (по всему материалу) –0.41 (*t* = 2.3; *p* > 0.95), что говорит о средней по силе, но статистически вполне достоверной связи. Еще теснее зависимость коэффициента теплопроводности от густоты меха: *r<sub>s</sub>* = –0.66 (при *t* = 3.6; *p* > 0.99). Коэффициент общей (совокупной) корреляции, оцениваю-

щей связь теплозащитных свойств шкурки с длиной и густотой волос составил  $0/90 \{p > 0.999\}$ .

Проведенные исследования убедительно показывают, что шкурки зверьков в разгар линьки не только не уступают зимним по теплоизоляционным качествам, но даже превосходят их, о чем свидетельствует низкий коэффициент теплопроводности (см. табл. 4). Как уже говорилось, это объясняется значительным утолщением кожи и увеличением густоты меха за счет совмещения невыпавших еще старых волос с подрастающими новыми. Таким образом, вопреки распространенному мнению во время линьки механизмы физической терморегуляции у мелких млекопитающих не только не утрачивают своего значения, а напротив, служат важным звеном в цепи гомеостатических реакций, направленных на снижение непродуцируемых затрат энергии и потери тепла в сложные для жизни зверьков переходные периоды. Более глубокая, чем в другие сезоны, реакция газообмена на воздействие холода указывает на то, что осенью грызуны и землеройки еще сохраняют определенные черты физиологической адаптации к высоким летним температурам, и в условиях низких температур, усиленных повышенной влажностью воздуха, вызывает у них обостренную реакцию химической терморегуляции (Смирнов, 1968). Как считает П. К. Смирнов, такая реакция требует повышенных затрат энергии на избыточную теплопродукцию, необходимую для покрытия увеличенной потери тепла и, следовательно, для поддержания теплового баланса на уровне, обеспечивающем нормальную жизнедеятельность. Улучшение теплоизоляционных свойств наружных покровов в период линьки в значительной мере компенсирует несовершенство химической терморегуляции и служит важным приспособлением для более рационального теплообмена организма при его физиологической перестройке в условиях неустойчивого температурного режима среды.

## Обсуждение

Среди изученных нами видов мелких млекопитающих имеются представители различных адаптивных типов, приспособившихся к норно-наземному (землеройки-бурозубки и грызуны, причем среди последних один вид – лесная мышовка – зимоспящий), подземному (крот) и полуводному (кутора) образу жизни. Это позволяет, рассмотрев их в срав-

нении, выявить наиболее характерные, носящие явно адаптивный характер видовые особенности в строении волосяного покрова и оценить их с экологических позиций.

К группе норно-наземных млекопитающих мы относим в основном так называемых «полунорников» – мелких грызунов и насекомоядных, обитающих в лесной подстилке и ходах неглубоких нор, но нередко появляющихся и на поверхности почвы. По образу жизни, среде обитания, а значит, и по строению меха, они совмещают в себе многие черты, характерные как для настоящих наземных, так и для специализированных норных млекопитающих, и представляют собой переходный адаптивный тип. Обитая в умеренной и особенно холодной климатических зонах, в условиях постоянных термических дефицитов, эти зверьки приобрели легкий, не мешающий движениям, но достаточно «теплый», с высокими теплоизоляционными свойствами, меховой покров, характеризующийся умеренной густотой и длиной волос, неравномерностью опушения отдельных частей тела, булавовидной формой концевой гранны, слабой извитостью основания волоса и несколько более сильным, чем у других групп, развитием сердцевинного канала.

Сами по себе волосы, как известно, не могут быть хорошим теплоизолятором из-за относительно высокой теплопроводности слагающего их рогового вещества. Решающее значение в теплозащите, помимо «инертного» воздуха, заключенного в сердцевине волоса, имеет так называемый «неподвижный» воздух, образующийся в шерстном покрове между волосами благодаря максимальному исключению конвекционных токов (Соколов, 1973). У землероек-бурозубок удержанию теплозащитного слоя воздуха способствует сама структура меха – одиночное, перпендикулярное к поверхности кожи расположение волос, их сегментация, извитость, дифференциация на категории. Разделяя пух и прикрывая его сверху, остевые и направляющие волосы не только предохраняют мех от сминания и свойлачивания, но и препятствуют выдуванию воздуха. Следовательно, обладая сравнительно слабо (в сравнении с грызунами) развитой сердцевинной волос, но зато гораздо большей их прочностью (за счет утолщения коркового слоя), насекомоядные компенсируют недостаточное количество «инертного» воздуха в сердцевине повышенным содержанием «неподвижного» воздуха в толще меха. В результате коэф-

фициент теплопроводности их шкурок даже меньше, чем у грызунов. С другой стороны, более низкие, чем у землероек, теплозащитные свойства меха грызунов не сказываются отрицательно на их жизнедеятельности, поскольку эти животные занимают более «теплую» экологическую нишу (более постоянные ходы и норы с относительно стабильным микроклиматом, утепленные гнезда и т.д.), да и химическая терморегуляция у них, как известно, более совершенная.

Характерная для норно-наземных млекопитающих неравномерность опушения отдельных участков тела служит важным дополнительным компонентом физической терморегуляции. Область спины, подвергаясь у этих животных наибольшему охлаждению, покрыта самым высоким и густым мехом, а на более скрытой и, следовательно, лучше защищенной от холода брюшной стороне тела волосяной покров значительно реже и ниже, чем на хребте и боках. Целесообразность такой топографии становится очевидной, если вспомнить характерную позу, принимаемую зверьком во время сна: свертываясь в клубок, он предохраняет нижнюю часть тела от охлаждения и, кроме того, создает условия, способствующие уменьшению теплоотдачи с единицы поверхности.

У рассматриваемой группы млекопитающих волосяной покров выполняет также важную функцию защиты кожи от механических повреждений. Являясь хорошим амортизатором, он смягчает давление окружающего субстрата, которое постоянно приходится испытывать мелким зверькам при продвижении в узких ходах нор, лесной подстилке, переплетении трав. При этом функция механической защиты волосяного покрова вступает отчасти в противоречие с функцией термоизоляции (Соколов, 1973). Наибольшей прочностью обладают волосы со слабо развитой сердцевинкой, однако с ее уменьшением ухудшаются их термоизоляционные свойства. Разрешается это противоречие несколькими путями. Один из них заключается в увеличении густоты таких тонкосердцевинных волос, что улучшает термозащитные качества волосяного покрова без ущерба для его механических свойств. Второй путь – дифференциация волос, при которой функцию механической защиты берут на себя направляющие и остевые волосы, а терморегуляционную – пуховые. Наконец, третий путь связан с неравномерностью строения волоса по его длине. При этом особое зна-

чение для защиты меха от вытирания имеют бессердцевинные кончики волос, обладающие более высокими механическими свойствами благодаря хорошо развитому корковому слою. Большой прочностью на излом отличаются и другие зауженные участки волоса с отсутствием или слабым развитием сердцевинки. В этих местах стержень, не ломаясь, легко сгибается в любую сторону, обеспечивая волосу эластичность и предохраняя его от повреждений. У остевых волос грызунов таких участков (их называют передтяжками) обычно два – у основания и перед гранной, а у землероек больше – от 3 до 9 в зависимости от вида и сезона года.

Группа подземных млекопитающих представлена в нашем исследовании обыкновенным кротом. Этот зверек великолепно приспособлен к роющему образу жизни, что находит отражение и в строении его волосяного покрова. Как и у других типичных представителей данного адаптивного типа, мех у крота относительно низкий, ровный и густой, со слабо выраженным ворсом и почти без наклона к хвосту. Такая своеобразная структура меха позволяет зверьку свободно двигаться в узких ходах нор как головой вперед, так и пятясь назад. Весьма характерна относительная выравненность волосяного покрова. Это проявляется и в однообразии опушения отдельных частей тела (эквальный тип топографии по высоте и густоте меха), и в сближении волос разных категорий по линейным размерам.

Явно адаптивный характер имеют и некоторые особенности микроструктуры волоса. Специфичное для крота относительно слабое развитие сердцевинного (и соответственно, более сильное коркового) слоя волос способствует улучшению их механических свойств. А то, что это касается преимущественно лишь категорий кроющих волос и почти не затрагивает пуховых (у последних сердцевина толще, чем у остевых и направляющих), способствует сохранению теплозащитных качеств меха. Прикрытый сверху направляющими и остевыми волосами пух испытывает незначительные механические воздействия, поэтому ухудшение механических свойств пуха за счет значительного повышения теплозащитных качеств вполне оправданно (Соколов, 1973). Если учесть, что шкурка крота обладает к тому же и более густым, высоким мехом и кожа у него толще, чем у близких в систематическом отношении наземных животных (землероек-бурозубок), то не приходится удивляться более

высоким теплозащитным свойствам его наружных покровов.

Несмотря на обильную жировую смазку, повышенную прочность волос и их способность сгибаться и укладываться в любом направлении, мех крота от постоянного соприкосновения с почвой довольно быстро вытирается. Восстанавливается он в процессе особой компенсационной линьки – важной адаптивной особенности, характерной только для подземных млекопитающих.

В строении волосяного покрова полуводных (земноводных) млекопитающих (обыкновенная кутора) прежде всего обращают внимание признаки, общие с таковыми родственными форм, ведущих наземный и подземный образ жизни. Так, волосы куторы, подобно волосам других насекомоядных, располагаются поодиночке, перпендикулярно к поверхности кожи, делятся на четыре категории (направляющие, остевые I и II порядка и пуховые) и имеют сегментное строение с определенным числом сужений и продольных поворотов. Из других общих признаков можно указать на зональность окраски волос, трехслойность стержня, правильную форму кутикулярных чешуек и т. д. Вместе с тем имеются и некоторые специфические черты, обусловленные приспособлением животных к водной среде обитания.

В отличие от других насекомоядных у куторы наиболее длинные волосы растут на боках, что, по-видимому, способствует удержанию тела на поверхности и в толще воды. Такие морфологические особенности ее мехового покрова, как наличие на боковых сторонах уплощенных остевых волос глубоких продольных желобков, относительно слабое (в сравнении с другими представителями отряда) развитие сердцевинки в граннах кроющих волос, утончение и удлинение волос всех категорий (последнее за счет большего числа сегментов), а также увеличенная густота и пышность шерсти, обеспечивают при плавании сохранение воздушной прослойки в подпуши, несмачиваемость меха и отсюда более совершенные теплоизоляционные его качества. Своеобразен и характер линьки: сезонная смена меха проходит у куторы постепенно и несколько растянута во времени. Наконец, кутора имеет типичную для большинства водных животных контрастную окраску тела – серебристый низ и темный верх без переходной зоны на боках. Согласно Котту (Cott, 1950), это связано с характерным для обитателей поверхностных слоев воды оптическим эффектом, призванным

закамуфлировать контуры тела с помощью скрадывающей противотени.

Из других признаков, характеризующих кутору как типичного представителя полуводных (земноводных) млекопитающих, можно назвать более четкую дифференциацию волос на категории, эквалатеральный (равносторонний) тип топографии волосяного покрова, а также некоторые особенности в строении и форме волос. Для кроющих (направляющих и остевых) волос куторы характерна более расширенная и уплощенная, чем у наземных форм, концевая гранна. Возвышаясь над пухом и прикрывая его сверху, широкие и плоские гранны остевых волос образуют черепицеобразный покров и благодаря поверхностному натяжению воды сохраняют термоизолирующую воздушную прослойку в подпуши (Гудкова, Аксенова, 1951; Соколов, 1973). Этой же цели служит большая густота пуховых волос, волнистость их стержней и относительно сильное по сравнению с остевыми и направляющими волосами развитие сердцевинного слоя (72–73 % против 49–50 % у кроющих). Характерное для остевых волос куторы более плотное, чем у бурозубок, прилегание кутикулярных чешуек к стержню волоса и друг к другу обеспечивает более гладкую поверхность волос, их лучшую сомкнутость и более эффективную защиту подпуши от намочания.

## Заключение

Итак, в Карелии в условиях северной периферии видовых ареалов волосяной покров изученных видов мелких мышевидных грызунов и насекомоядных млекопитающих, обитающих здесь в условиях постоянных термических дефицитов, как и свойственное им общее несовершенство терморегуляции, выработало у них целый комплекс экологических и морфофизиологических приспособлений, направленных на всемерное сохранение и усовершенствование оптимального энергетического баланса организма со средой при низких и крайне неустойчивых температурах севера. Особенно значимы соответствующие адаптивные особенности покровов, обнаруженные у них на всех показателях физической терморегуляции, в т.ч. и таких важнейших ее механизмах, как строение и теплозащитные свойства волосяного покрова и тонкая микроструктура волос и кожи, с их приспособительной сезонно-возрастной и популяционной изменчивостью, тесно связанной с обитанием в весьма спец-

ифических условиях приземного слоя воздуха. Проведенное нами исследование нельзя, конечно, считать исчерпывающим во всех аспектах затронутой проблемы, однако, как мы надеемся, оно позволит значительно активизировать продолжение работ в этой весьма перспективной области наук.

## Библиография

- Башкиров И. С., Жарков И. В. Биология и промысел крота в Татарии // Ученые записки Казанского государственного университета. 1934. Т. 94, вып. 3. С. 18–31.
- Большаков В. Н. Пути приспособления мелких млекопитающих к горным условиям . М.: Наука, 1972. 199 с.
- Большаков В. Н., Некрасов Е. С. О теплозащитных свойствах наружных покровов горных грызунов // Научные доклады высшей школы. Сер.: Биол. наук. 1968. № 10. С. 23–27.
- Гудкова-Аксенова Н. С. Среда обитания и ее влияние на организацию некоторых водных насекомоядных и грызунов // Ученые записки Горьковского государственного университета. 1951. Вып. 19. С. 135–174.
- Давыдов А. Ф. Гомойотермные организмы бореальной климатической зоны // Экологическая физиология животных. Л.: Наука, 1982. Ч. 3. С. 110–130.
- Ивантер Э. В. Строение, теплозащитные свойства и линька волосяного покрова обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus*) // Зоологический журнал. 2021. Т. 100, № 4. С. 419–433.
- 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., Левина Р. В. Морфологическая характеристика и теплозащитные свойства шерстного покрова насекомоядных млекопитающих // Вид и его продуктивность в ареале: Материалы III Всесоюзного совещания. Вильнюс, 1980. С. 67–68.
- Ивантер Э. В., Левина Р. В. Структура и теплоизоляционные свойства волосяного покрова средней бурозубки (*Sorex caecutiense* Laxm.) // Экология наземных позвоночных Северо-Запада СССР. Петрозаводск, 1981. С. 110–119.
- Ивантер Э. В., Моисеева Е. А. Строение, теплозащитные свойства и линька волосяного покрова европейского крота (*Talpa europaea*) // Труды КарНЦ РАН. 2022. № 3. С. 844–853.
- Калабухов Н. И. Методика экспериментальных исследований по экологии наземных позвоночных . М., 1951. 177 с.
- Калабухов Н. И. Предпочитаемая температура млекопитающих и ее связь с другими особенностями их терморегуляции // Грызуны и борьба с ними. Саратов, 1957. Т. 5.
- Калабухов Н. И. Периодические (сезонные и годовые) изменения в организме грызунов, их причины и последствия . Л.: Наука, 1969. 248 с.
- Кузнецов Б. А. Товароведение пушно-мехового сырья СССР . М.: Заготиздат, 1932. 464 с.
- Кузнецов Б. А. Основы товароведения пушно-мехового сырья . М.: Заготиздат, 1952. 508 с.
- Марвин М. Я. Строение волосяного покрова полевок рода *Microtus* Среднего Урала // Ученые записки Уральского государственного университета. Сер.: биол. Свердловск, 1966а. Вып. 3. С. 52–57.
- Марвин М. Я. Влияние внешней среды на строение меха млекопитающих // Ученые записки Уральского государственного университета. Сер.: биол. Свердловск, 1966б.
- Марвин М. Я. Строение волосяного покрова грызунов Урала // Научные труды Свердловского государственного педагогического института. 1974. Сб. 235. С. 11–22.
- Назарова И. В. Эколого-морфологический очерк серых полевок Волжско-Камского края // Известия Казанского филиала АН СССР. Сер.: биол. 1958. № 6. С. 27–41.
- Павлова Е. А. Возрастная и сезонная изменчивость меха ондатры // Труды ВНИО. М., 1955. Вып. 15. С. 59–93.
- Прасолова Л. А., Киселев Ю. А., Выставной А. И., Уманцева Н. Д. Межпородные различия в термоизолирующих свойствах шерстного покрова крупного рогатого скота // Видовые и природно-климатические адаптации организма животных. Новосибирск, 1967. С. 273–276.
- Скурат Л. Н. Строение волосяного покрова грызунов семейства Беличьих // Грызуны. М., 1980. С. 111–113.
- Слоним А. Д. Животная теплота и ее регуляция в организме млекопитающих . М.; Л.: Госиздат, 1952. 327 с.
- Слоним А. Д. Основы общей экологической физиологии млекопитающих . М.; Л.: Биомедгиз, 1961. 432 с.
- Слоним А. Д. О физиологических механизмах адаптаций животных и человека . Л., 1964. 64 с.
- Слоним А. Д. Экологическая физиология животных . М.: Наука, 1971. 448 с.
- Смирнов П. К. Эколого-физиологическое исследование некоторых видов грызунов . Л., 1968. 135 с.
- Содолевская Г. Я. О строении чешуйчатого слоя волос у близких видов мышей // Доклады и со-

- общения Ужгородского университета. 1957. № 1. С. 35–37.
- Соколов В. Е. Кожный покров млекопитающих . М.: Наука, 1973. 487 с.
- Соколов В. Е., Скурат Л. Н., Никифорова Ж. М. Морфологическая характеристика волос грызунов семейства летяг (Pteromyidae) и беличьих (Sciuridae) // Зоологический журнал. 1981. Т. 60, вып. 7. С. 1058–1069.
- Соколов В. Е., Скурат Л. Н., Степанова Л. В. и др. Руководство по изучению кожного покрова млекопитающих . М.: Наука, 1986. 279 с.
- Соколов В. Е., Чернова О. Ф. Новые данные об архитектонике волос землероек и кротов (Insectivora: Soricidae, Talpidae) // Доклады Академии наук. 1998. Т. 360, № 5. С. 717–720.
- Уманцева Н. Д. Адаптивные особенности терморегуляции полевок тундровой зоны : Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1980. 23 с.
- Фадеев Е. В. Строение меха нутрии // Труды ВНИО. М., 1955. Вып. 15. С. 93–104.
- Хмелевская Н. В. Строение кутикулы волос грызунов, ее изменчивость и значение для систематики // Зоологический журнал. 1965. Т. 44, вып. 7. С. 1064–1074.
- Церевитинов Б. Ф. Дифференцировка волосяного покрова пушных зверей // Труды ВНИО. М., 1951. Вып. 10. С. 6–17.
- Церевитинов Б. Ф. Топографические особенности волосяного покрова пушных зверей // Труды ВНИИЖП. М., 1958. Вып. 17. С. 256–307.
- Чернова О. Ф., Целикова Т. Н. Атлас волос млекопитающих . М.: Товарищество научных изданий КМК, 2004. 429 с.
- Шварц С. С., Смирнов В. С., Добринский Л. Н. Метод морфо-физиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных . Свердловск, 1968. 387 с.
- Шилов И. А. О некоторых понятиях, связанных с изучением проблемы терморегуляции // Зоологический журнал. 1962. Т. 41, вып. 4. С. 491–497.
- Шмидт-Ниельсен К. Физиология животных. Приспособление и среда: В 2 кн. . М.: Мир, 1982. 785 с.
- Appelt H. Lichtmikroskopische untersuchungen an fledermaushaaren // Abh. Und Ber. Naturk. Mus "Mauritanuym", Altenburg. 1979. Bd. 10, No 3. P. 279–295.
- Aurin W. Ist die Unterschridung von Hasen- und Kaninchenhaaren durch Untersuchungder Cuticula und der Marksulsanz moglich // Dtsch. Ges. Gerichtgl. Med. 1933. Bd. 20, No 4. P. 54-58.
- Benedict A. F. Hair structure as a generic character in bats // Univ. Calif. Publ. Zoolk. 1957. Vol. 59. P. 285–548.
- Bergersen B. Beitrage zur Kenntnis der Haut einiger Pinnipedien. Oslo, 1931. 146 p.
- Bonsma J., Pretorins A. Influence of colour and cover adaptability of cattle // Farming in South Africa. 1943. Vol. 18. P. 101–120.
- Borowski S. Sezonowe zmiany uwlosienienia Soricidae // Ann. Univ. M. Curie Sklod. Sect. C. 1952. Vol. 7, No 2. S. 65–117.
- Borowski S. Variations in coat and colour in representatives of the genera Sorex L. and Neomys Kaaup. // Acta theriol. 1973. Vol. 18, No 14. P. 247–279.
- Brown T. M. The microscopy of mammalian hair for Antropologist // Proc. Amer. Philos. Soc. 1942. Vol. 3. P. 250–274.
- Cole H. J. Taxonomic value of hair in Chiroptera // Philippine J. Sci. 1924. Vol. 24, No 1. P. 117–121.
- Hutterer R. H., Hurter T. Adaptiue Hair Structures bei Wasserspitzmausen (Insectivora, Soricidae) // Z. Saquetierk. 1981. Bd. 46. S. 1–11.
- Kapischke I. J., Muhkle H.-J. Zur Morphologie der Waldspitzmaus (Sorex araneus) // Staatl. Mus. Tierk. Dresden. 1988. Bd. 44, No 1. S. 71–74.
- Keller A. Determination des mammiferes de la Suisse par leur pelage: Talpidae et Soricidae // Revue Suisse Zool. 1978. No 85, Fasc. 4. P. 758–761.
- Keller A. Determination des mammiferes de la suisse par leur pelage. IV Cricetidae et Muridae // Rev. suisse zool. 1981. Vol. 88, No 2. P. 463–473.
- Liihring K. Das Haarkleid von Sciurus vulgaris L. und die Verteilung seiner Farivarianten in Deutachland // 8 Z. Morphol. Okol. Tiere. 1928. Bd. 11, H. 5. S. 668–762.
- Sauer M. Die Bedeutung der Oberhautzeichnung fur die Unterscheidung von Haaren vershidener Herkunft und eine Farbung zur Darstellung dieser Zeichnung // Disch. Z. Gerichil.-Med. Berlin, 1922. S. 98–107.
- Scaren U. Spring moult and onset of the breeding season jn the common shrew (Sorex Araneus L.) in Central Finland // Acta theriol. 1973. Vol. 18, No 23. P. 443–458.
- Smith H. The relationships of themedullae and cuticular scales of the hair shafis of the Soricidae // J. Morphol. 1933. Vol. 55, No 1. P. 137–149.
- Vogel P., Köpchen B. Besondere Haarstrukturen der Soricidae (Mammalia, Instctivora), und ihre taxonomishe Deutung // Zoomorphologia. 1978. Bd. 89. S. 47–56.
- Williamson J. Determination of hairs by impressions // J. Mammals. 1951. Vol. 32, No 1. P. 80–84.

# STRUCTURAL FEATURES AND HEAT-PROTECTION PROPERTIES OF THE PELAGE OF SMALL MAMMALS IN CONNECTION WITH THE CONDITIONS OF EXISTENCE IN THE NORTHERN TAIGA

**IVANTER**  
Ernest Viktorovich

*DSc, KarSC RAS, Petrozavodsk, Pushkinskaya st., 11, ivanter@petsu.ru*

## Keywords:

hair cover  
microstructure of hair shaft  
cuticle and medulla  
thickness  
hair length and density  
thermal conductivity of the covers

**Summary:** We conducted a detailed comparative ecological analysis of the structure and heat-protective properties of the hair of eight dominant species of small mammals of the boreal taiga: european mole (*Talpa europaea*), eurasian shrew (*Sorex araneus*), eurasian pygmy shrew (*Sorex minutus*), masked shrew (*Sorex caecutiens*), eurasian water shrew (*Neomys fodiens*), northern birch mouse (*Sicista betulina*), tundra vole (*Microtus oeconomus*) and common red-backed vole (*Myodes glareolus*). Based on the obtained results, the main adaptive features of these small animals were revealed. This adaptation allows them to successfully compensate for their characteristic imperfections in thermoregulation, in particular by including the most effective mechanisms of physical thermoregulation. The segmental structure of hair, its differentiation into categories, thinning and transition to universalism and multifunctionality, adaptive restructuring of the microstructure of the hair corresponding to the environment and to the topography of the pelage were studied. In the ecological and evolutionary plan, all the main dimensional and structural indicators of the fur of animals were analyzed in detail, including those that allow us to assess their geographical, population and seasonal variability.

**Published on:** 22 September 2024

## References

- Brown T. M. The microscopy of mammalian hair for Antropologist, Proc. Amer. Philos. Soc. 1942. Vol. 3. P. 250–274.
- Aksenova N. S. Habitat and its influence on the organization of some aquatic insectivores and rodents, Uchenye zapiski Gor'kovskogo gosudarstvennogo universiteta. 1951. Vyp. 19. P. 135–174.
- Appelt H. Lichtmikroskopische untersuchungen an fledermaushaapen, Abh. Und Ber. Naturk. Mus "Mauritianuym", Altenburg. 1979. Bd. 10, No 3. P. 279–295.
- Aurin W. Ist die Unterschridung von Hasen- und Kaninchenhauren durch Untersuchungder Cuticula und der Marksulsanz moglich, Dtsch. Ges. Gerichtgl. Med. 1933. Bd. 20, No 4. P. 54–58.
- Bashkirov I. S. Zharkov I. V. Biology and the mole fishery in Tatarstan, Uchenye zapiski Kazanskogo gosudarstvennogo universiteta. 1934. T. 94, vyp. 3. P. 18–31.
- Benedict A. F. Hair structure as a generic character in bats, Univ. Calif. Publ. Zoolk. 1957. Vol. 59. P. 285–548.
- Bergersen B. Beitrage zur Kenntnis der Haut einiger Pinnipedien. Oslo, 1931. 146 p.
- Bol'shakov V. N. Nekrasov E. S. On the heat-protective properties of the outer coverings of mountain rodents, Nauchnye doklady vysshey shkoly. Ser.: Biol. nauk. 1968. No. 10. P. 23–27.
- Bol'shakov V. N. Ways of adaptation of small mammals to mountain conditions. M.: Nauka, 1972. 199 p.
- Bonsma J., Pretorins A. Influence of colour and cover adaptability of cattle, Farming in South Africa. 1943. Vol. 18. P. 101–120.
- Borowski S. Sezonowe zmiany uwlosienia Soricidae, Ann. Univ. M. Curie Sklod. Sect. C. 1952. Vol. 7, No 2. S. 65–117.
- 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.
- Cerevitinov B. F. Differentiation of the hairline of fur-bearing animals, Trudy VNIIO. M., 1951. Vyp. 10. P. 6–17.



- Cerevitinov B. F. Topographical features of the hair cover of fur-bearing animals, Trudy VNIIZhP. M., 1958. Vyp. 17. P. 256–307.
- Chernova O. F. Celikova T. N. Atlas of mammalian hair. M.: Tovarischestvo nauchnyh izdaniy KMK, 2004. 429 p.
- Cole H. J. Taxonomic value of hair in Chiroptera, Philippine J. Sci. 1924. Vol. 24, No 1. P. 117–121.
- Davydov A. F. Homoiothermic organisms of the boreal climatic zone, Ekologicheskaya fiziologiya zhivotnyh. L.: Nauka, 1982. Ch. 3. P. 110–130.
- Fadeev E. V. The structure of nutria fur, Trudy VNIO. M., 1955. Vyp. 15. P. 93–104.
- Hmelevskaya N. V. The structure of the rodent hair cuticle, its variability and significance for taxonomy, Zoologicheskij zhurnal. 1965. T. 44, vyp. 7. P. 1064–1074.
- Hutterer R. H., Hurter T. Adaptive Hair Structures bei Wasserspitzmausen (Insectivora, Soricidae), Z. Saquetierk. 1981. Bd. 46. S. 1–11.
- 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. Levina R. V. Morphological characteristics and heat-protective properties of the coat of insectivorous mammals, Vid i ego produktivnost' v areale: Materialy III Vsesoyuznogo soveschaniya. Vil'nyus, 1980. P. 67–68.
- Ivanter E. V. Levina R. V. Structure and thermal insulation properties of the hair cover of the masked shrew (*Sorex caecutiens* Laxm.), Ekologiya nazemnyh pozvonochnyh Severo-Zapada SSSR. Petrozavodsk, 1981. P. 110–119.
- Ivanter E. V. Moiseeva E. A. Structure, heat-protective properties and shedding of the hair of the European mole (*Talpa europaea*), Trudy KarNC RAN. 2022. No. 3. P. 844–853.
- Ivanter E. V. Structure, heat-protective properties and shedding of the hair of the common shrew (*Sorex araneus*), Zoologicheskij zhurnal. 2021. T. 100, No. 4. P. 419–433.
- Kalabuhov N. I. Methods of experimental research on the ecology of terrestrial vertebrates. M., 1951. 177 p.
- Kalabuhov N. I. Periodic (seasonal and annual) changes in the body of rodents, their causes and consequences. L.: Nauka, 1969. 248 p.
- Kalabuhov N. I. Preferred temperature of mammals and its relation to other features of their thermoregulation, Gryzuny i bor'ba s nimi. Saratov, 1957. T. 5.
- Kapischke I. J., Muhle H., J. Zur Morphologie der Waldspitzmaus (*Sorex araneus*), Staatl. Mus. Tierk. Dresden. 1988. Bd. 44, No 1. S. 71–74.
- Keller A. Determination des mammiferes de la Suisse par leur pelage: Talpidae et Soricidae, Revue Suisse Zool. 1978. No 85, Fasc. 4. P. 758–761.
- Keller A. Determination des mammiferes de la suisse par leur pelage. IV Cricetidae et Muridae, Rev. suisse zool. 1981. Vol. 88, No 2. P. 463–473.
- Kuznecov B. A. Commodity science of fur and fur raw materials of the USSR. M.: Zagotizdat, 1932. 464 p.
- Kuznecov B. A. Fundamentals of commodity science of fur and fur raw materials. M.: Zagotizdat, 1952. 508 p.
- Liihring K. Das Haarkleid von *Sciurus vulgaris* L. und die Verteilung seiner Farivarianten in Deutchland, 8 Z. Morphol. Okol. Tiere. 1928. Bd. 11, H. 5. S. 668–762.
- Marvin M. Ya. The influence of the external environment on the structure of mammalian fur, Uchenye zapiski Ural'skogo gosudarstvennogo universiteta. Ser.: biol. Sverdlovsk, 1966b.
- Marvin M. Ya. The structure of the hair of rodents of the Urals, Nauchnye trudy Sverdlovskogo gosudarstvennogo pedagogicheskogo instituta. 1974. Sb. 235. P. 11–22.
- Marvin M. Ya. The structure of the hair of voles of the genus *Microtus* of the Middle Urals, Uchenye zapiski Ural'skogo gosudarstvennogo universiteta. Ser.: biol. Sverdlovsk, 1966a. Vyp. 3. P. 52–57.
- Nazarova I. V. Ecological and morphological sketch of gray voles of the Volga-Kama region, Izvestiya Kazanskogo filiala AN SSSR. Ser.: biol. 1958. No. 6. P. 27–41.
- Niel'sen K. Physiology of animals. Adaptation and environment. M.: Mir, 1982. 785 p.
- Pavlova E. A. Age and seasonal variability of muskrat fur, Trudy VNIO. M., 1955. Vyp. 15. P. 59–93.
- Prasolova L. A. Kiselev Yu. A. Vystavnoj A. I. Umanceva N. D. Interbreed differences in the thermal insulating properties of the woolen coat of cattle, Vidovye i prirodno-klimaticheskie adaptacii organizma zhivotnyh. Novosibirsk, 1967. P. 273–276.
- Sauer M. Die Bedeutung der Oberhautzeichnung fur die Unterscheidung von Haaren verschidener Herkunft und eine Farbung zur Darstellung dieser Zeichnung, Disch. Z. Gerichil, Med. Berlin, 1922. S. 98–107.
- Scaren U. Spring moult and onset of the breeding season in the common shrew (*Sorex Araneus* L.) in Central Finland, Acta theriol. 1973. Vol. 18, No 23. P. 443–458.
- Shilov I. A. On some concepts related to the study of the problem of thermoregulation, Zoologicheskij zhurnal. 1962. T. 41, vyp. 4. P. 491–497.
- Shvarc S. S. Smirnov V. S. Dobrinskiy L. N. The method of morpho-physiological indicators in the ecology of terrestrial vertebrates. Sverdlovsk, 1968. 387 p.

- Skurat L. N. The structure of the hair of rodents of the Squirrel family, Gryzuny. M., 1980. P. 111–113.
- Slonim A. D. Animal heat and its regulation in the mammalian body. M.; L.: Gosizdat, 1952. 327 p.
- Slonim A. D. Ecological physiology of animals. M.: Nauka, 1971. 448 p.
- Slonim A. D. Fundamentals of the general ecological physiology of mammals. M.; L.: Biomedgiz, 1961. 432 p.
- Slonim A. D. On the physiological mechanisms of animal and human adaptations. L., 1964. 64 p.
- Smirnov P. K. Ecological and physiological study of some rodent species. L., 1968. 135 p.
- Smith H. The relationships of the medullae and cuticular scales of the hair shafts of the Soricidae, J. Morphol. 1933. Vol. 55, No 1. P. 137–149.
- Sodolevskaya G. Ya. On the structure of the scaly layer of hair in close mouse species, Doklady i soobscheniya Uzhgorodskogo universiteta. 1957. No. 1. P. 35–37.
- Sokolov V. E. Chernova O. F. New data on the architectonics of the hair of shrews and moles (Insectivora: Soricidae, Talpidae), Doklady Akademii nauk. 1998. T. 360, No. 5. P. 717–720.
- Sokolov V. E. Skurat L. N. Nikiforova Zh. M. Morphological characteristics of the hair of rodents of the family of flying squirrels (Pteromyidae) and squirrels (Sciuridae), Zoologicheskij zhurnal. 1981. T. 60, vyp. 7. P. 1058–1069.
- Sokolov V. E. Skurat L. N. Stepanova L. V. A guide to the study of the mammalian skin. M.: Nauka, 1986. 279 p.
- Sokolov V. E. The skin of mammals. M.: Nauka, 1973. 487 p.
- Umanceva N. D. Adaptive features of thermoregulation of voles of the tundra zone: Avtoref. dip. ... kand. biol. nauk. M., 1980. 23 p.
- Vogel P., Köpchen B. Besondere Haarstrukturen der Soricidae (Mammalia, Insectivora), und ihre taxonomische Deutung, Zoomorphologia. 1978. Bd. 89. S. 47–56.
- Williamson J. Determination of hairs by impressions, J. Mammals. 1951. Vol. 32, No 1. P. 80–84.



УДК 574.5(470.12)

## ВЛИЯНИЕ УРБАНИЗАЦИИ НА СООБЩЕСТВА МАКРОФИТОВ, ФИТО-, ЗООПЛАНКТОНА И МАКРОЗООБЕНТОСА РЕК БАСЕЙНА Р. СУХОНЫ

**ИВИЧЕВА**  
Ксения Николаевна

кандидат биологических наук, Санкт-Петербургский филиал  
ФГБНУ «ВНИРО», г. Санкт-Петербург, наб. Макарова, д. 26,  
[ksenya.ivicheva@gmail.com](mailto:ksenya.ivicheva@gmail.com)

**ФИЛИППОВ**  
Дмитрий Андреевич

кандидат биологических наук, Институт биологии внутренних вод  
им. И. Д. Папанина Российской академии наук, Ярославская обл.,  
Некоузский р-н, п. Борок, 109, [philippov\\_d@mail.ru](mailto:philippov_d@mail.ru)

**МАКАРЁНKOVA**  
Надежда Николаевна

Вологодский филиал ФГБНУ «ВНИРО», г. Вологда, ул. Левичева,  
д. 5, [tsackarenkova@yandex.ru](mailto:tsackarenkova@yandex.ru)

**ЗАЙЦЕВА**  
Вера Леонидовна

Вологодский филиал ФГБНУ «ВНИРО», г. Вологда, ул. Левичева,  
д. 5, [Zayceva\\_v@inbox.ru](mailto:Zayceva_v@inbox.ru)

**ФИЛОНЕНКО**  
Игорь Владимирович

кандидат биологических наук, Вологодская лаборатория ФГБНУ  
ГосНИОРХ, Вологда, ул. Левичева, 5, [igorfilonenko@gmail.com](mailto:igorfilonenko@gmail.com)

**ЗУЕВ**  
Юрий Алексеевич

кандидат биологических наук, Санкт-Петербургский филиал  
ФГБНУ «ВНИРО», г. Санкт-Петербург, наб. Макарова, д. 26,  
[yzuyev@ya.ru](mailto:yzuyev@ya.ru)

**Ключевые слова:**  
макрофиты  
фитопланктон  
зоопланктон  
зообентос  
водосбор  
доля населенных  
пунктов  
плотность населения

**Аннотация:** На примере равнинных водотоков рассмотрено влияние урбанизации водосбора и плотности населения на качество вод, оцененное по гидрохимическим и гидробиологическим показателям. На примере шести водотоков – притоков р. Сухоны (бассейн Белого моря) оценивалось качество вод по четырем группам гидробионтов: макрофиты, фитопланктон, зоопланктон, зообентос. Для каждой из 10 станций производилось построение водосбора, в пределах которого рассчитывалась степень урбанизации водосбора, плотность населения, распаханность. Индекс загрязнения вод (оцененный по гидрохимическим показателям) увеличивается при увеличении урбанизации водосбора. Состав водной флоры и фауны водотоков определяется их территориальной близостью, гидрологическими условиями и антропогенной нагрузкой. Количественные показатели и видовое богатство планктонных организмов определяются в первую очередь размером рек и не зависят от антропогенной нагрузки на водосбор. Видовое разнообразие и сапробность, оцененные по планктонным организмам, для всех станций находятся на одном уровне и также не зависят от антропогенной нагрузки. Среди

макрофитов при увеличении урбанизации водосбора снижается только количество видов-гидрофитов. Видовое богатство и разнообразие зообентоса достоверно снижается с увеличением на водосборе доли населенных пунктов и плотности населения. Качество вод, оцененное по зообентосу, также ухудшается при увеличении урбанизации водосбора.

© Петрозаводский государственный университет

**Рецензент:** Д. М. Безматерных

**Получена:** 09 июля 2024 года

**Подписана к печати:** 22 сентября 2024

## **Введение**

Существуют различные классификации антропогенных факторов: по видам загрязнителей, по пространственной локализации и пр. Одна из классификаций глобальных угроз на биоразнообразие рек предложена Vörösmarty et al. (2010) и включает в себя четыре группы факторов: прямое загрязнение вод (сбросы сточных вод), изменение гидрологического режима (создание водохранилищ, системы мелиорации и пр.), биологическое загрязнение (инвазии) и преобразование водосборов (Vörösmarty et al., 2010). Любой водный объект необходимо рассматривать совместно с его водосбором. Деятельность человека на водосборах напрямую влияет на качество вод водных объектов (Flotemersch et al., 2015). Любое преобразование территории водосборов напрямую угрожает гидробионтам, обитающим в водных объектах (Vörösmarty et al., 2010). Биоразнообразие водных экосистем является одним из важнейших критериев оценки качества вод в водных объектах. Городские территории всегда являются источником прямых сбросов, причем абсолютно различного качественного состава. Именно городские территории благодаря большим площадям непроницаемых для стока покрытий являются самыми преобразованными водосборами. Вблизи городов также происходит вырубка лесов и использование территории для сельскохозяйственных угодий. Негативным фактором помимо усиления эрозии является внесение минеральных удобрений. Все эти процессы можно обозначить одним термином «урбанизация». Поэтому говорят о комплексном воздействии урбанизированных территорий (Grizzetti et al., 2017). С урбанизацией также тесно связан показатель плотности населения (Luck, 2007). Негативное влияние урбанизации водосбора на биоразнообразие различных групп гидробионтов и качество вод описано в многочисленных работах (Carle et al., 2005; Smith, Lamp, 2008; Kuzmanović et al., 2016; Kuzmanovic et al., 2017).

Водосборный подход к анализу качества

вод широко применяется в мировой практике. Так, связь водных макробеспозвоночных со степенью урбанизации, распаханности и лесистости водосборов приведена в работах (Wang, Kanehl, 2003; Davies et al., 2010; Cuffney et al., 2010; Beixin et al., 2012; Gao et al., 2014; Lakew, Moog, 2015), фитопланктона – в работе (Kim et al., 2016). В то же время вопрос влияния водосборов на сообщества гидробионтов в нашей стране изучен слабо. Для таежной зоны, например, показано влияние вырубок на сообщества гидробионтов (Батурина и др., 2020). При этом именно таежная зона занимает существенную площадь нашей страны и благодаря избыточному увлажнению богата реками и озерами.

Оценка экологического состояния водных объектов осуществляется на основе данных о биоразнообразии и количественных показателей гидробионтов разных уровней: от бактерий до рыб. Широко используются такие экологические группы, как высшая водная растительность, фитопланктон, зоопланктон, зообентос, как по отдельности, так и совместно (Zueva, Bobrov, 2018; Springe et al., 2006; Paggi et al., 2006; Angeler, Goedkoop, 2010; Collier et al., 2013; Eikenberry et al., 2016; Wu et al., 2017; Chagas et al., 2017; Hoang et al., 2018; Зуева и др., 2021). Фито- и зоопланктон характеризуются короткими жизненными циклами и связаны главным образом с водной массой. Планктонные организмы характеризуют качество вод в конкретный момент времени. Макрофиты и зообентос обладают длительными жизненными циклами и связаны с субстратом. Они отражают хроническое воздействие и могут охарактеризовать общее экологическое состояние водоема. Для оценки экологического состояния рек чаще всего используют зообентос. Европейская рамочная директива закрепляет использование макрофитов и зообентоса для оценки экологического состояния рек на территории Евросоюза (Directive, 2000; Семенченко, 2004).

Вологодская область, как и вся таежная зона Европейской части России в целом, характеризуется низкой степенью урбани-

зации. Городская застройка незначительна, преобладают сельские населенные пункты. Сельскохозяйственные угодья также сосредоточены вокруг крупных населенных пунктов. Район бассейна Верхней Сухоны является наиболее населенной территорией в пределах Вологодской области (Природа..., 2007). Очистка сточных вод от индивидуальных хозяйств практически отсутствует. По данным мониторинговых служб, водотоки, протекающие по данной территории, по гидрохимическим показателям являются наиболее загрязненными реками Вологодской области. Ранее для территории региона авторами уже была проведена оценка хозяйственной деятельности на водосборе на сообщества зообентоса (Ивичева, Филоненко, 2012, 2019), химический состав вод (Ивичева, Филоненко, 2013, 2017), а также показано изменение биоразнообразия фитопланктона, зоопланктона, зообентоса и высшей водной растительности под действием различных антропогенных факторов (Ivicheva et al., 2018).

В настоящей работе рассмотрено влияние урбанизации водосборов на качество вод водотоков, оцененное по химическим и гидробиологическим показателям (высшая водная растительность, фитопланктон, зоопланктон, зообентос) на примере таежной зоны. В качестве модельной территории выбраны притоки р. Сухоны.

## Материалы

Территория исследований расположена на юге центральной части Вологодской области в подзоне южной тайги. Исследования проводились на реках – притоках р. Сухоны разного порядка (бассейн Белого моря). Равнинный рельеф и подпор от р. Сухоны влияют на гидрологические характеристики расположенных на данной территории водотоков: в межень период течения отсутствует (Природа..., 2007). Исследования проводили на 10 станциях шести рек (рис. 1): пять станций в разных течениях р. Вологда, по одной станции на пяти малых реках. На каждой станции проводили измерение глубины и скорости течения (табл. 1).

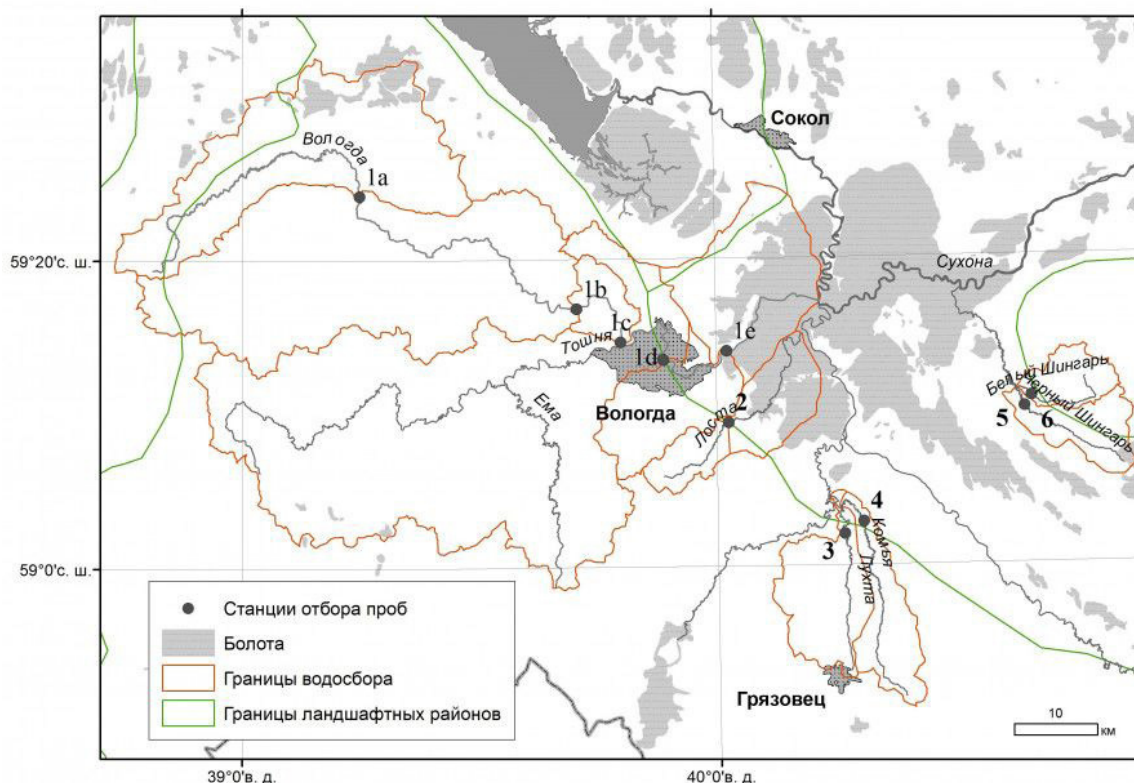


Рис. 1. Станции отбора проб: р. Вологда: 1а – верховья, 1b – водохранилище, 1с – ниже плотины, 1d – центр города, 1е – ниже города; 2 – Лоста; 3 – Лухта; 4 – Комья; 5 – Черный Шингарь; 6 – Белый Шингарь

Fig. 1. Sampling stations: Vologda River: 1a – upper stream, 1b – water resevoir, 1c - below the dam, 1d – city centre, 1e – below the city; 2 – Losta River; 3 – Luhta River; 4 – Komya River; 5 – Chyornyj Shingary River, 6 – Belyj Shingary River

Построение водосборов и классификация их территории проводились в программе ArcGIS. Подробное описание методики и результатов классификации представлено авторами ранее (Ивичева, Филоненко, 2017). Водосборы исследованных рек характеризуются разной степенью антропогенной нагрузки (см. табл. 1): от практически неосвоенных (Черный Шингарь) до распаханых более чем на 60 % (р. Вологда в нижнем течении). Лесистость водосбора изменяется с 77 (Черный Шингарь) до 35 % (Лоста). Доля

населенных пунктов – с 0.4 (Черный Шингарь) до 7.7 % (Вологда ниже города). Плотность населения увеличивается с 0.8 до 130 чел./км<sup>2</sup>. Бассейн Верхней Сухоны характеризуется заболоченностью 14.2 %. Из исследованных рек наибольшая заболоченность характерна для водосбора р. Лоста (38 %) (Филоненко, Филиппов, 2013). Однако не все исследованные водосборы в створах имеют болота, поэтому данный показатель в дальнейшем не учитывается.

Таблица 1. Характеристики пунктов отбора проб

№	Координаты	Р	Н	V	Грунт	Л	Р	НП	ПН
1a	59°24'18" с.ш., 39°14'54" в.д.	101.2	0.3–1	0.4	крупный песок, гравий, валуны	65.82	19.40	1.19	1.76
1b	59°16'47" с.ш., 39°42'21" в.д.	57.8	0.5–5	0.01	заиленный песок	64.42	24.13	2.52	11.04
1c	59°14'25" с.ш., 39°47'56" в.д.	46	0.5–3.5	0.01	заиленный песок	62.71	25.43	3.1	13.44
1d	59°13'28" с.ш., 39°53'23" в.д.	32.4	0.5–4	0.01	песок, детрит	60.41	25.91	5.46	78.18
1e	59°13'59" с.ш., 40°01'28" в.д.	16.3	0.5–3	0.01	ил, детрит	57.25	26.35	7.67	130.53
2	59°09'20" с.ш., 40°01'25" в.д.	23.4	0.5–1.2	0.01	ил, детрит	35.02	57.40	5.96	29.91
3	59°01'56" с.ш., 40°15'51" в.д.	10	0.2–1	0.01	песок, детрит	45.76	46.11	4.59	30.62
4	59°02'49" с.ш., 40°18'28" в.д.	7.8	0.3–1	0.01	песок, детрит	59.34	35.33	0.97	0.98
5	59°10'13" с.ш., 40°38'47" в.д.	3.8	1–1.5	0.01	ил, детрит	76.74	11.75	0.37	0.81
6	59°10'42" с.ш., 40°39'53" в.д.	3.2	0.2–0.6	0.4	песок	57.49	29.94	2.96	5.36

Примечание: Здесь и далее номера станций соответствуют таковым на рис. 1. Р – расстояние до устья, км; Н – глубина, м; V – скорость течения в период межени, м/с; Л – доля лесов на водосборе, %; П – доля полей на водосборе, %; НП – доля населенных пунктов на водосборе, %; ПН – плотность населения на водосборе, чел./км<sup>2</sup>.

## Методы

Отбор проб планктона и зообентоса проводили в 2013 г. в течение вегетационного периода. Всего было отобрано 32 пробы фитопланктона (май, июль, август), 42 – зоопланктона (май, июль, август, октябрь), 292 – зообентоса (ежемесячно с апреля по октябрь). Камеральная обработка проб выполнена авторами статьи. В августе проводили описание высшей водной растительности. В частности, выполнены флористические и геоботанические описания пробных площадей в естественных контурах, собран гербарный материал (~70 листов), который

после идентификации передан в гербарий MIRE. Отбор и обработку проб осуществляли по стандартным методикам и программам (Садчиков, 2003; Лобуничева и др., 2013).

Для фитопланктона, зоопланктона и зообентоса в программе Past v.4.03 проводили расчет индексов Шеннона и Симпсона. Для всех групп гидробионтов рассчитывали также сапробность по индексу Пантле – Букка в модификации Сладечека (Шитиков и др., 2005). Для определения индикаторного значения отдельных видов макрофитов использовали работы (Marvan et al., 2005), фитопланктона – (Sládeček, 1973; Wegl,

1983; Барина и др., 2006), зоопланктона – (Sládeček, 1973), зообентоса – (Sládeček, 1973; Wegl, 1983; Щербина, 2010). Для зообентоса также рассчитывали индексы Trent Biotic Index (TBI), Belgian Biotic Index (BBI) (Семенченко, 2004).

Параллельно с отбором гидробиологических проб на каждой станции измеряли pH и содержание кислорода, а также отбирали гидрохимические пробы для последующего лабораторного анализа, который проводили в Аккредитованной испытательной лаборатории Федерального государственного учреждения Государственного центра агрохимической службы «Вологодский» (аттестат аккредитации № РОСС RU.0001.21ПЧ08). Рассчитывали индекс загрязнения вод (ИЗВ) по шести показателям: сульфаты, фосфаты, нитрит-ион, азот аммонийный, БПК<sub>5</sub>, нефтепродукты.

Для каждой станции рассчитывались следующие показатели: ИЗВ – индекс загрязнения вод, N – численность, B – биомасса, n – количество видов, n<sub>1</sub> – количество водных видов макрофитов, n<sub>пр</sub> – среднее число видов в пробе, C<sub>N</sub> – сапробность по численности, C<sub>Ni</sub> – сапробность по водным видам макрофитов, C<sub>B</sub> – сапробность по биомассе, H<sub>N</sub> – индекс Шеннона по численности, бит./экз., H<sub>B</sub> – индекс Шеннона по биомассе, бит./г, S<sub>N</sub> – индекс Симпсона по численности, S<sub>B</sub> – индекс Симпсона по биомассе, Г–У – индекс Гуднайт – Уитли, TBI – Trent Biotic Index, BBI – Belgian Biotic Index. Где возможно, значения приводятся в виде средней ± стандартная ошибка.

Ординацию данных проводили с помощью многомерного шкалирования (MDS). Матрицы по обилию макрофитов, численности фитопланктона, численности зоопланктона и численности и биомассе бентоса предварительно трансформировали через квадратный корень (Clarke, Warwick, 2001). В качестве меры сходства использовали коэффициент Чекановского – Сьеренсена (Шитиков и др., 2005), что обусловлено высоким вниманием последнего как к массовым, так и к редким видам. Для нанесения факторных нагрузок значения факторов нормировали.

Достоверность различий между выделенными группами станций оценивали с помощью процедуры ANOSIM. Вклад отдельных

видов в это различие между выделенными группами станций оценивался с помощью процедуры Simper. Для визуализации интенсивности влияния внешних абиотических факторов среды была проведена ординация матрицы факторов методом многомерного шкалирования. Для этого исходная матрица факторов была нормирована. Для анализа характера грунтов каждому типу грунта присвоено бальное значение: детрит – 0, ил – 1, заиленный песок – 1.5, песок – 2, крупный песок, гравий, валуны – 3. Полученная матрица была группирована в многомерном пространстве, мерой сходства для нее была выбрана Евклидова метрика.

Большинство вычислений и построение графиков выполняли в табличном редакторе Microsoft Excel. Расчет индексов видового разнообразия, ординацию, кластеризацию и сопутствующую обработку данных проводили в статистическом пакете Past v.4.03. Связь между показателями определяли с помощью коэффициента корреляции Пирсона, сила связи оценивалась по шкале Чеддока.

## Результаты

### Водосборы

Группировка станций методом многомерного шкалирования достоверно делит все водосборы по степени освоенности на три группы (рис. 2).

К первой группе относятся водосборы со слабой антропогенной нагрузкой: водосборы рек Вологда (в верховьях (1a), в водохранилище (1b), и ниже плотины (1c)), Комья (4), Белый Шингарь (6). Водосбор р. Черный Шингарь (5) является наименее освоенным и расположен отдельно. Плотность населения от 0.8 до 13.4 чел./км<sup>2</sup>, доля лесов от 57.5 до 76.7 %, доля сельхозугодий от 11.8 до 35.3 %.

Во вторую группу попали нарушенные водосборы с сельскохозяйственной нагрузкой: Лоста (2) и Лухта (3). Доля сельхозугодий 46–57 %.

Третья группа водосборов – нарушенные водосборы с высокой степенью урбанизации: р. Вологда в центре (1d) и ниже города (1e). Доля населенных пунктов 5.5–7.7 % (представлены преимущественно городской территорией), плотность населения 78.2–130.5 чел./км<sup>2</sup>.

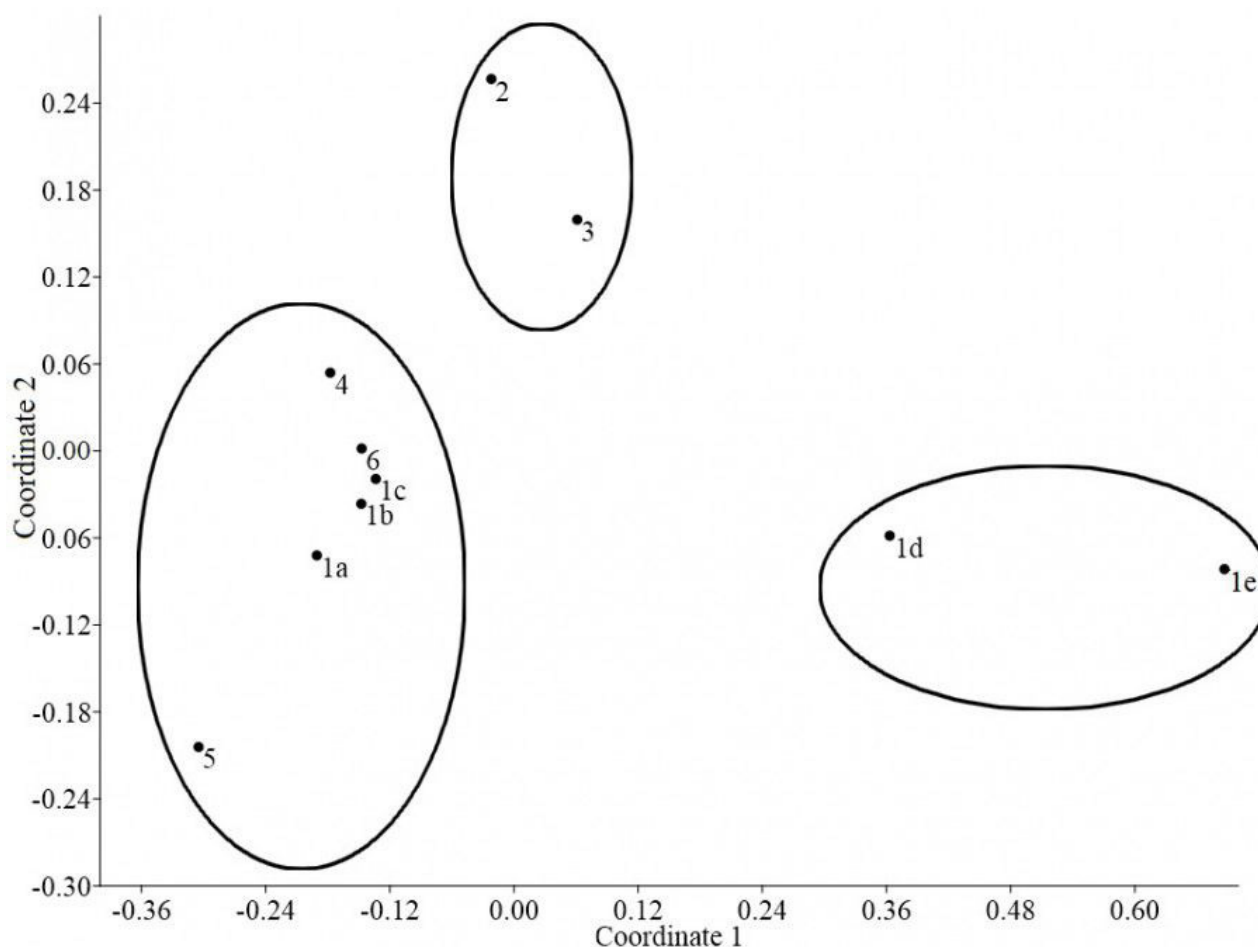


Рис. 2. Группировка станций методом многомерного шкалирования (MDS) на основании матрицы антропогенной нагрузки на водосборы (stress = 0.02). Здесь и далее номера станций соответствуют таковым на рис. 1

Fig. 2. Grouping of stations by multidimensional scaling (MDS) based on the matrix of anthropogenic load on catchments (stress = 0.02). Hereafter the station numbers correspond to those in Fig. 1

### Гидрохимия

Подробная характеристика гидрохимических показателей представлена ранее (Ивичева, Филоненко, 2017). Все изученные водотоки характеризуются сезонными колебаниями состава воды (мутность, цветность, щелочность, жесткость). Природным генезисом территории определяется высокое содержание железа, меди и цинка. Влияние антропогенного загрязнения наиболее сильно проявляется в период зимней и летне-осенней межени, когда уровни в водотоках достигают минимальных значений (Воробьев, 2007). Воды в исследованных реках относятся к гидрокарбонатному классу группы кальция сильной минерализации. В анионном комплексе преобладают гидрокарбонаты, что является характерной чертой

таежной зоны. Отмечается тенденция увеличения концентрации следующих веществ в р. Вологде вниз по течению и в малых реках при приближении к областному центру: хлоридов, перманганатной окисляемости, ХПК, БПК<sub>5</sub>, фосфатов, нитрит-ионов, нитрат-ионов, нефтепродуктов, взвешенных веществ.

Значения ИЗВ в р. Вологде увеличиваются вниз по течению (табл. 2). Наиболее высокое качество отмечается в верховьях (1а), воды характеризуются как чистые. На станциях 1b и 1d воды характеризуются уже как умеренно загрязненные. На станции 1e отмечено самое плохое качество вод – загрязненные. В малых реках лучшее качество вод зафиксировано в р. Черный Шингарь, худшее – в р. Лухта. Во всех реках (кроме р. Лухта) воды характеризуются как чистые.



Таблица 2. ИЗВ, количественные характеристики, индексы видового разнообразия и экологические индексы разных групп гидробионтов в притоках Верхней Сухоны (начало)

Показатель	1а	1б	1с	1д	1е
ИЗВ	0.66	1.26	0.90	1.91	2.89
Макрофиты					
n/n <sub>1</sub>	33/11	25/9	32/8	10/2	14/1
C <sub>N</sub> <sup>N</sup>	1.75	1.76	1.89	1.56	1.29
C <sub>Ni</sub> <sup>N</sup>	1.78	2.09	2.05	1.80	–
Фитопланктон					
N	0.36±0.17	1.01±0.59	0.30±0.13	0.51±0.28	0.16±0.09
B	0.15±0.04	1.22±0.56	0.14±0.06	0.18±0.07	0.07±0.01
n	32	46	16	18	11
C <sub>N</sub> <sup>N</sup>	1.46±0.17	1.71±0.14	1.72±0.01	1.82±0.18	2.05±0.05
C <sub>B</sub> <sup>N</sup>	1.60±0.01	1.58±0.09	1.67±0.01	1.65±0.16	2.09±0.01
H <sub>N</sub> <sup>B</sup>	1.06±0.32	1.80±0.36	1.23±0.51	1.70±0.33	1.56±0.41
H <sub>N</sub> <sup>N</sup>	1.42±0.63	1.77±0.33	0.93±0.59	1.91±0.04	1.62±0.34
S <sub>B</sub> <sup>B</sup>	0.52±0.09	0.27±0.09	0.44±0.17	0.33±0.12	0.29±0.10
S <sub>B</sub> <sup>N</sup>	0.40±0.24	0.22±0.05	0.61±0.23	0.20±0.01	0.23±0.06
Зоопланктон					
N	1.66±0.49	30.00±11.20	8.32±3.44	37.25±34.72	76.82±48.77
B	54.61±47.82	227.41±76.12	23.13±10.21	190.01±181.40	808.91±667.62
n	19	33	27	28	25
C <sub>N</sub> <sup>N</sup>	1.41±0.07	1.91±0.15	1.46±0.06	1.67±0.11	1.79±0.14
C <sub>B</sub> <sup>N</sup>	1.59±0.12	1.78±0.1	1.51±0.06	1.60±0.09	1.76±0.08
n	5.60±1.29	12.00±3.94	9.75±2.87	8.80±2.35	10.00±2.63
H <sub>N</sub> <sup>IP</sup>	1.10±0.17	1.55±0.47	1.37±0.23	1.11±0.16	1.28±0.21
H <sub>N</sub> <sup>N</sup>	1.10±0.20	1.16±0.19	1.43±0.30	1.20±0.29	1.07±0.21
S <sub>B</sub> <sup>B</sup>	0.61±0.05	0.63±0.17	0.64±0.05	0.54±0.05	0.62±0.09
S <sub>B</sub> <sup>N</sup>	0.61±0.07	0.54±0.09	0.65±0.11	0.45±0.16	0.51±0.11
Зообентос					
N	13.27±3.60	2.12±0.57	5.88±1.56	3.51±0.69	2.43±0.68
B	14.48±3.46	13.13±7.02	43.52±20.23	26.29±10.32	3.27±1.44
n	94	65	78	68	13
Г-У	6.87±1.10	22.11±2.61	38.5±6.51	61.59±4.54	91.83±6.28
n	14.90±1.40	8.10±1.00	9.80±1.30	8.80±2.00	1.90±0.30
H <sub>N</sub> <sup>IP</sup>	2.14±0.09	1.64±0.12	1.78±0.10	1.41±0.25	0.26±0.09
S <sub>N</sub> <sup>N</sup>	0.82±0.02	0.73±0.03	0.78±0.02	0.63±0.07	0.14±0.05
C <sub>N</sub> <sup>N</sup>	1.59±0.15	3.22±0.09	3.31±0.14	3.43±0.14	3.60±0.01
TBI	10	8	8	3	2
BBI	9	7	8	5	3
Показатель	2	3	4	5	6
ИЗВ	0.94	1.17	0.49	0.38	0.61
Макрофиты					
n/n <sub>1</sub>	10/2	10/2	9/6	11/5	12/5
C <sub>N</sub> <sup>N</sup>	1.82	1.84	1.81	1.74	1.80
C <sub>Ni</sub> <sup>N</sup>	2.16	2.20	2.04	2.00	1.74
Фитопланктон					
N	0.03±0.01	0.06±0.02	0.70±0.43	0.12±0.08	0.12±0.03
B	0.03±0.01	0.08±0.04	0.12±0.05	0.08±0.03	0.44±0.15
n	8	9	15	25	19
C <sub>N</sub> <sup>N</sup>	1.88±0.08	2.00±0.24	1.96±0.11	1.75±0.21	1.77±0.20
C <sub>B</sub> <sup>N</sup>	1.74±0.08	1.82±0.29	2.05±0.09	1.85±0.20	1.70±0.06
H <sub>N</sub> <sup>B</sup>	1.07±0.31	1.20±0.64	0.69±0.37	1.02±0.31	2.01±0.16
H <sub>N</sub> <sup>N</sup>	0.61±0.32	0.80±0.68	0.82±0.42	1.33±0.23	1.72±0.58
S <sub>B</sub> <sup>B</sup>	0.45±0.12	0.40±0.23	0.68±0.17	0.55±0.14	0.17±0.05
S <sub>B</sub> <sup>N</sup>	0.72±0.15	0.61±0.33	0.63±0.18	0.36±0.07	0.30±0.18
Зоопланктон					
N	1.42±0.10	1.97±0.16	1.66±0.68	0.545±0.13	2.55±1.70
B	9.20±4.13	34.22±2.71	18.50±12.23	9.54±7.30	7.41±2.90
n	15	15	19	14	19
C <sub>N</sub> <sup>N</sup>	1.46±0.13	1.44±0.09	1.37±0.07	1.33±0.03	1.48±0.04
C <sub>B</sub> <sup>N</sup>	1.69±0.03	1.48±0.07	1.55±0.18	1.59±0.08	1.53±0.18
n	5.25±1.49	5.67±1.86	7.25±1.25	5.33±1.86	5.75±0.75
H <sub>N</sub> <sup>IP</sup>	1.04±0.16	0.90±0.37	1.30±0.26	0.96±0.32	0.88±0.25
H <sub>N</sub> <sup>N</sup>	0.90±0.32	0.74±0.28	1.09±0.29	0.88±0.14	1.20±1.89
S <sub>B</sub> <sup>B</sup>	0.56±0.04	0.46±0.19	0.61±0.12	0.35±0.16	0.52±0.13
S <sub>B</sub> <sup>N</sup>	0.47±0.16	0.37±0.15	0.52±0.13	0.35±0.12	0.62±0.08

Таблица 2. Продолжение

Показатель	2	3	4	5	6
Зообентос					
N	5.34±0.98	7.47±0.86	5.60±1.11	3.13±0.51	8.06±2.41
B	24.39±7.63	36.90±6.77	43.95±10.38	19.51±3.20	10.98±3.90
n	44	78	59	65	89
G-U	43.1±8.06	36.03±4.51	12.50±3.60	14.88±3.75	11.05±2.80
n <sub>p</sub>	9.90±1.30	14.00±1.40	10.70±1.90	10.2±1.00	12.00±1.30
H <sup>sp</sup>	1.62±0.12	1.91±0.16	1.52±0.17	1.85±0.13	1.80±0.22
S <sup>N</sup>	0.70±0.03	0.77±0.04	0.66±0.05	0.78±0.02	0.66±0.08
C <sup>N</sup>	3.33±0.09	2.95±0.15	2.92±0.11	2.29±0.05	2.12±0.11
TBI	6	8	8	9	10
BVI	5	7	8	7	9

### Макрофиты и фитопланктон

При расчете индекса сапробности по относительному обилию макрофитов все водотоки относятся к β-мезосапробным. При этом на территории города (ст. 1e и 1d) индекс сапробности ниже, что связано с низкой плотностью зарослей и небольшим числом видов на данном участке.

По количественным показателям фитопланктона все станции делятся на две группы: р. Вологда, где численность и биомасса выше, и малые реки, где количественные показатели ниже (см. табл. 2). Наибольшие количественные показатели отмечены в р. Вологде в зоне подпора плотины (1b). В пределах участка водохранилища активно вегетируют диатомовые, криптофитовые и эвгленовые водоросли. Наименьшие количественные показатели в р. Вологде отмечены на станции ниже города (1e), где антропогенная нагрузка максимальная. Минимальные среднесезонные численность и биомасса отмечены в р. Лоста (2), где фитопланктон формируется сравнительно бедным диатомовым комплексом.

Значения индексов Шеннона и Симпсона по численности и биомассе демонстрируют высокую корреляционную связь между собой. В р. Вологде значения индекса Шеннона выше, чем в малых реках. Значение индекса Симпсона на разных станциях находится на одном уровне. Наибольшие значения индексов видового разнообразия зафиксированы в р. Вологде на станциях в водохранилище (1b) и в центре города (1d). На станции ниже города, где антропогенная нагрузка максимальна, значение индекса Шеннона выше, чем в верховьях. На видовое разнообразие фитопланктона р. Вологды влияет в первую очередь скорость течения, а не антропогенная нагрузка. Из числа малых рек, наоборот, наибольшее видовое разнообразие отмечено в р. Белый Шингарь, где течение сохраняется весь год (6). Практически

все станции относятся к β-мезосапробной зоне. Исключение составляет р. Вологда в верховьях (олигосапробная). Увеличение индекса сапробности при увеличении антропогенной нагрузки незначительно.

### Зоопланктон

По количественным показателям зоопланктона все станции можно разделить на две группы. К первую группу относятся малые реки и станция в верховьях р. Вологды. Они характеризуются низкими показателями численности и биомассы, меньшим количеством видов (см. табл. 2). На остальных станциях численность, биомасса и количество видов значительно выше. Наибольшие значения отмечены на станции в водохранилище (1b), что связано с гидрологическим режимом и большими концентрациями питательных веществ. Наименьшие значения – в р. Лухта (3). Доминирование в наибольшей степени выражено в р. Черный Шингарь (5). Река Вологда в верховьях (1a) и реки Лухта (3), Комья (4), Черный Шингарь (5) и Белый Шингарь (6) относятся к олигосапробной зоне, остальные станции – к β-мезосапробной. Наибольшие значения индекса сапробности отмечены в водохранилище, где зафиксированы также наибольшие количественные показатели.

### Зообентос

Подробное описание сообществ зообентоса исследованных водотоков приведено в (Ивичева, 2016, 2017). Численность зообентоса, количество видов в целом и среднее число видов в пробе выше на станциях, где течение сохраняется на протяжении всего вегетационного периода (1a, 6) (см. табл. 2). Основу сообществ составляют реофильные виды насекомых (поденок, ручейников, двукрылых). Численность и число видов этих групп показывают высокую корреляционную связь между собой и со скоростью течения. Биомасса зообентоса на разных станциях различалась. Наибольшие значения биомас-

сы были отмечены на станциях 1с (преобладали олигохеты) и 4 (преобладали двустворчатые моллюски), наименьшие – на станции 1е. Индексы Гуднайта – Уитли и сапробности увеличиваются в р. Вологде вниз по течению и в малых реках при приближении к городу. Это говорит об ухудшении экологического состояния водотоков в указанной последовательности. Наименьшие значения обоих индексов отмечены в верховьях р. Вологды (1а). В малых реках примерно одинаковые значения индексов отмечаются на станциях 4, 5 и 6 – наиболее удаленных от города. При этом на станциях 4 и 5 течение в меженный период отсутствует. Наибольшие значения индексов Гуднайта – Уитли и сапробности отмечены на станциях 1d и 1е, испытывающих наибольшую антропогенную нагрузку. Индексы ТВИ и ВВИ, наоборот, уменьшаются в обозначенном выше ряду. Наибольшие значения индексов отмечаются на станциях 1а и 6, наименьшие – 1d и 1е. Индексы видового разнообразия (Шеннона и Симп-

сона) уменьшаются в р. Вологде вниз по течению и в малых реках при приближении к г. Вологде. Наибольшие значения обоих индексов отмечены на станции 1а (верховья р. Вологды), наименьшие – на станции 1е (ниже города). Из малых рек наибольшие значения индексов отмечены на станциях 3 и 5. Индекс Шеннона имеет высокую корреляционную связь с четырьмя индексами экологического состояния. Таким образом, наилучшее экологическое состояние отмечается в р. Вологде в верховьях (1а). Из малых рек хорошее экологическое состояние зафиксировано в реках Комья (4), Черный Шингарь (5) и Белый Шингарь (6).

#### Влияние водосбора на ИЗВ

Связь антропогенной нагрузки на водосборе и ИЗВ приведена на рис. 3А. Качество вод на водосборе ухудшается как с увеличением плотности населения, так и с увеличением на водосборе доли населенных пунктов.

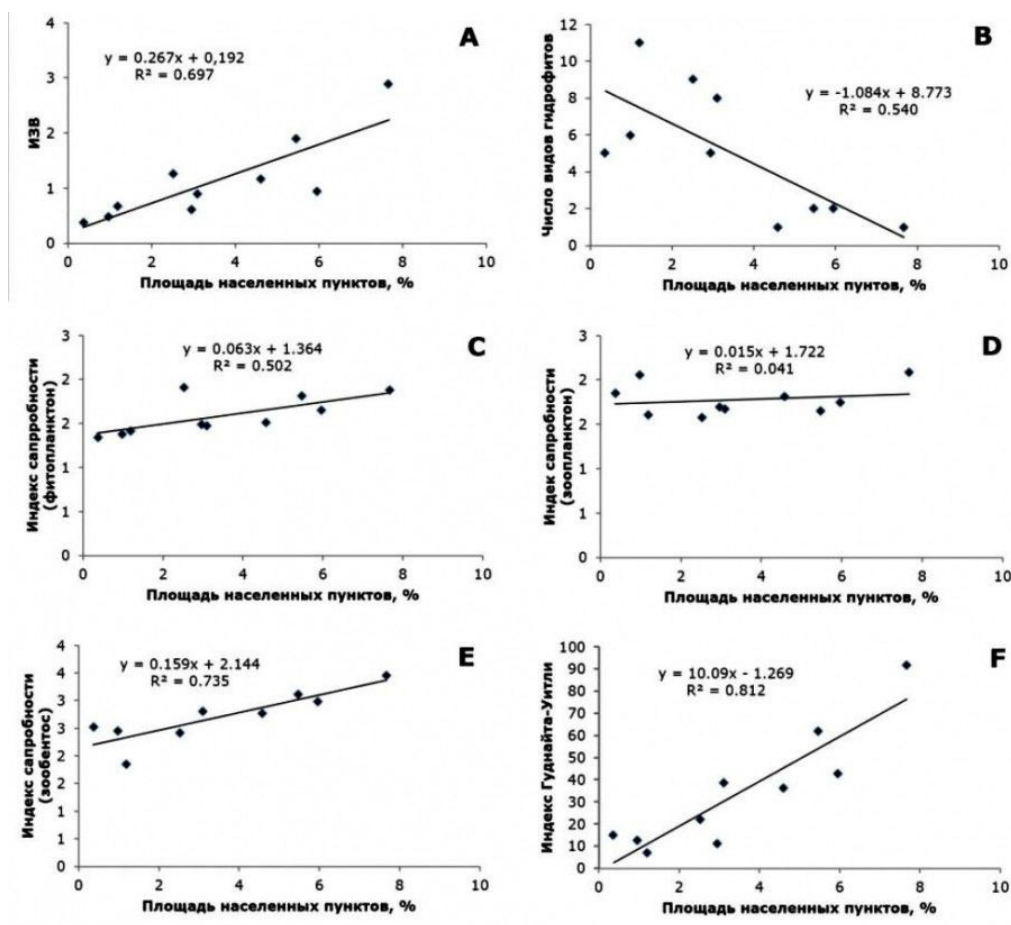


Рис. 3. Связь степени урбанизации водосбора с: ИЗВ (А), количеством видов гидрофитов (В), сапробностью по биомассе фитопланктона (С), сапробностью по численности зоопланктона (D), сапробностью по численности зообентоса (E), индексом Гуднайта – Уитли (F)

Fig. 3. The relationship of the degree of urbanization of the catchment area with: IZV (A), the number of hydrophyte species (B), saprobity in phytoplankton biomass (C), saprobity in zooplankton abundance (D), saprobity in zoobenthos abundance (E), Goodnight – Whitley index (F)

### Влияние водосборов на макрофиты

Согласно группировке станций методом многомерного шкалирования на основании относительного обилия макрофитов, выделяются 3 группы: 1) станции на малых реках (2, 3, 4, 5, 6); 2) станции на р. Вологде в верховьях и водохранилище (1a, 1b); 3) станции на р. Вологде ниже плотины (1c, 1d) (рис. 4А). Различия достоверны для групп 1 и 2 ( $p = 0.05$ ) и 2 и 3 ( $p = 0.02$ ).

Для станций с сельскохозяйственными водо-

сборами отмечается снижение числа гидрофитов по сравнению со станциями на малых реках, чьи водосборы нарушены слабо. Для станций с урбанизированными водосборами зафиксировано снижение количества видов всего (по сравнению с другими станциями на р. Вологде) и гидрофитов. Количество видов гидрофитов показывает заметную корреляционную связь со степенью урбанизации и плотностью населения (рис. 3В).

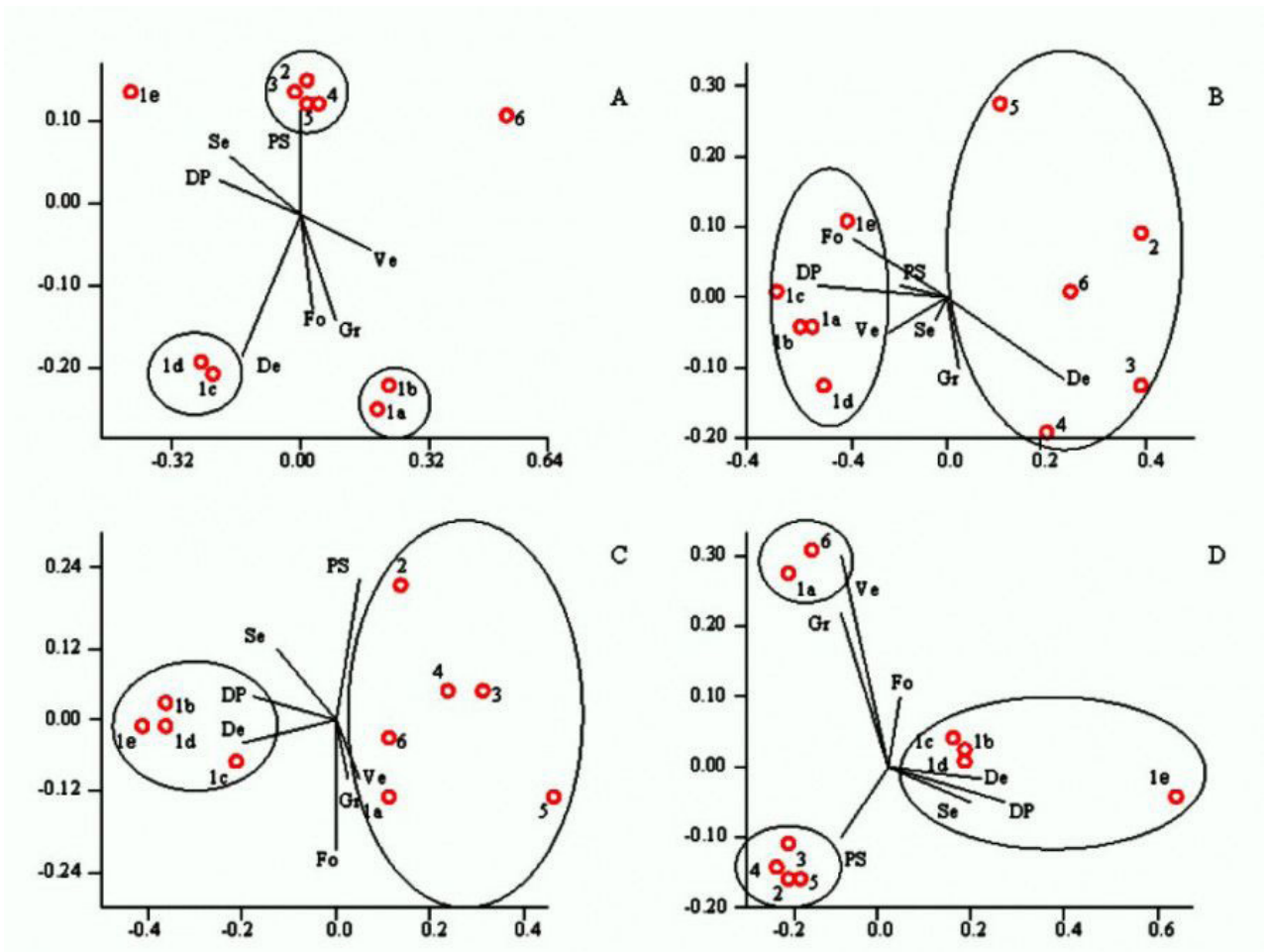


Рис. 4. Ординация станций методом многомерного шкалирования (MDS) на основании коэффициента Чекановского – Сьеренсена для: обилия макрофитов (stress = 0.10) (A), численности фитопланктона (stress = 0.18) (B), численности зоопланктона (stress = 0.07) (C), численности зообентоса (stress = 0.05) (D). Подписанные оси показывают направление и интенсивность влияния выбранных факторов (длина оси). Обозначение факторов: PS – площадь сельхозугодий, %; Se – площадь населенных пунктов; DP – плотность населения, чел./км<sup>2</sup>; Ve – скорость течения в реке, м/сек; Fo – доля лесов; Gr – характеристика субстрата, баллы; De – глубина водотока, м. Овалами показаны выделенные группы станций

Fig. 4. Ordination of stations by multidimensional scaling (MDS) based on the Chekanovsky – Sorensen coefficient for: macrophyte abundance (stress = 0.10) (A), phytoplankton abundance (stress = 0.18) (B), zooplankton abundance (stress = 0.07) (C), zoobenthos abundance (stress = 0.05) (D). The signed axes show the direction and intensity of the influence of the selected factors (axis length). Designation of factors: PS is the area of farmland, %; Se is the area of settlements; DP is the population density per person/km<sup>2</sup>; Ve is the flow rate in the river, m/sec; Fo is the proportion of forests; Gr is the characteristic of the substrate, points; De is the depth of the watercourse, m. The selected groups of stations are shown in ovals

### Влияние водосборов на фитопланктон

По результатам многомерного шкалирования на основании численности фитопланктона выделяются две группы (рис. 4B): 1) станции в р. Вологде (1a, 1b, 1c, 1d, 1e); 2) станции в малых реках (2, 3, 4, 5, 6). Выделенные группы достоверно различаются ( $p = 0.02$ ), различие между ними составляет 93.4 %. Основной вклад в различие вносят виды *Chroomonas acuta* Butcher (12.9 %), *Cryptomonas marssonii* Skuja (11.2 %) и *C. reflexa* (Marsson) Skuja (10.3 %). Антропогенный фактор не оказывает значительного влияния на расхождение станций по группам. В поле факторов основные факторные нагрузки параллельны линии разделения двух групп.

Станции, вошедшие в первую группу (1a–1b), имеют несколько большие количественные характеристики фитопланктона в сравнении со станциями из второй группы (2–6). В среднем богатство видов и величины разнообразия в первой группе выше. Малые реки второй группы характеризуются большими максимальными значениями сапробности, чем участки р. Вологды. Средние показатели сапробности на большинстве станций р. Вологда также ниже таковых в водотоках второй группы. Заметное отличие составляет точка 1e, которая выделяется сравнительно высокими величинами сапробности. Указанные различия первой и второй групп объясняются размерами исследуемых водотоков. Наблюдается умеренная корреляционная связь степени урбанизации водосборов и сапробности (рис. 3C).

### Зоопланктон и абиотические факторы

Согласно группировке станций методом многомерного шкалирования на основании численности зоопланктона, выделяются две достоверно различные ( $p = 0.004$ ) группы (рис. 4C): 1) станции в р. Вологде кроме верховьев (1b, 1c, 1d, 1e), которые характеризуются отсутствием течения на протяжении большей части года; 2) станции в малых реках и в верховьях р. Вологды (1a, 2, 3, 4, 5, 6). Различие между группами составляет 83.7 %. Виды, вносящие наибольший вклад в различие: *Asplanchna priodonta* Gosse, 1850 (14.2 %), *Brachionus calyciflorus* Pallas, 1766 (8.4 %) и *Synchaeta pectinata* Ehrenberg, 1832 (6.9 %).

Влияние анализируемых внешних факторов в основном не оказывает значительного влияния на распределение станций. Наиболее ярко выраженный фактор – средняя глубина. Для первой группы отмечены глубины

0.3–1 м, для второй 1–5 м. Определенное значение на выделение групп станций также оказывает доля населенных пунктов на водосборе и плотность населения. В первую группу вошли станции с урбанизированными водосборами и с водосборами со слабой антропогенной нагрузкой. В целом картина очень сходна с разделением станций по фитопланктону за исключением попадания станции в верховьях р. Вологды (1a) к малым рекам.

Станции со слабонарушенными водосборами в большинстве своем относятся к олигосапробной зоне (за исключением станции в водохранилище). Станции с сельскохозяйственными и урбанизированными водосборами – к β-мезосапробной. Значения индексов Шеннона и Симпсона для станций с водосборами разной степени нарушения существенно не отличаются. Для станций с урбанизированными водосборами характерны наибольшие количественные показатели – вследствие высокого содержания питательных веществ для зоопланктонов. Из всех параметров только индекс сапробности показывает умеренную корреляционную связь со степенью урбанизации водосбора (рис. 3E). Также индекс сапробности показывает достоверную положительную корреляционную связь с индексом загрязнения воды. Достоверной корреляционной связи параметров зоопланктона с лесистостью и распаханностью водосбора не выявлено.

### Влияние водосборов на зообентос

Многомерное шкалирование на основании численности зообентоса позволяет выделить три группы станций (рис. 4D): 1) станции на малых реках без течения (2, 3, 4, 5); 2) станции, где течение сохраняется на протяжении большей части года (1a, б); 3) станции на р. Вологде, где течение отсутствует (1b, 1c, 1d). В эту группу включается также ст. 1e, которая испытывает наибольшую антропогенную нагрузку.

Достоверные различия отмечены только между первой и третьей группами ( $p = 0.03$ ). Различие между этими группами составляет 93 %. Наибольший вклад в различие вносят олигохеты *Limnodrilus hoffmeisteri* (38 %) и личинки комаров хирономид *Cladotanytarsus* gr. *mancus* (19 %). Таким образом, отдельно выделяются станции в средней реке (1b, 1c, 1d, 1e), станции в малых реках (2, 3, 4, 5) и станции с быстрым течением (1a, б).

При рассмотрении экологического состояния водоема, оцененного по зообентосу,

можно отметить, что для станций со слабо-нарушенными водосборами качество вод изменяется от «очень хорошие» до «умеренно загрязненные». Значение индекса Шеннона колеблется в диапазоне от 1.50 до 2.14. Зона сапробности –  $\alpha$ - и  $\beta$ -мезосапробная. Наилучшее качество вод по индексам TBI и BBI наблюдается на станциях 1а и б, благодаря тому что здесь отмечен реофильный комплекс донных макробеспозвоночных. Также эти станции расположены в наибольшей удаленности от г. Вологды. В малых реках (4, 5, б), характеризующихся разными гидрологическими условиями, значения индексов Гуднайта – Уитли, Шеннона и Симпсона изменяются в незначительных пределах.

На станциях, чьи водосборы характеризуются высокой сельскохозяйственной нагрузкой (2 и 3), качество вод значительно отличается. Более удаленная от города станция – третья – характеризуется экологическим состоянием, как и станции из первой группы. На второй станции – более приближенной к городу – качество вод хуже. Воздействие сельского хозяйства на качество вод не выявлено.

На станциях с урбанизованными водосборами (третья группа) отмечено наиболее низкое качество вод: значение индекса Гуднайта – Уитли в 1.5–2 раза выше, чем на станциях с сельскохозяйственными водосборами, воды характеризуются как загрязненные и грязные. На этих станциях отмечаются наименьшие значения индексов Шеннона, Симпсона, TBI, BBI. Обе станции относятся к  $\alpha$ -мезосапробной зоне.

Степень урбанизации водосбора и плотность населения показывают высокую корреляционную связь с индексами Гуднайта – Уитли (рис. 3Е), Шеннона, сапробности (рис. 3F), TBI, BBI, числом видов.

## Обсуждение

Количественные показатели, как и видовое богатство планктонных организмов, в средней реке (Вологда) значительно выше, чем в малых реках. Они не показывают зависимости от доли на водосборе населенных пунктов и плотности населения. Состав и структура фитопланктона и зоопланктона, в первую очередь состав групп, определяются средней глубиной водотоков. Глубина водотоков во многом определяет доступность света и питательных веществ. Вместе со скоростью течения эти факторы обуславливают развитие планктонных сообществ (Leland,

2003; Jäger et al., 2017). При использовании планктона в качестве индикатора необходимо учитывать гидрологию и местные условия среды (Collier et al., 2013). В то же время индексы видового разнообразия, рассчитанные по зоо- и фитопланктону, в малых реках и средней реке находятся на одном уровне. Наибольшее видовое разнообразие зафиксировано в р. Вологде в подпоре водохранилища, что также подтверждает решающую роль гидрологических факторов в развитии планктонных организмов. По индексу сапробности, рассчитанному по фитопланктону и высшей водной растительности, практически все станции относятся к  $\beta$ -мезосапробной зоне. При расчете индекса сапробности по зоопланктону многие станции находятся на границе олиго- и  $\beta$ -мезосапробной зон. Это объясняется тем, что большинство планктонных видов, отмеченных в наших пробах, относятся к  $\beta$ -мезосапробным, полисапробные практически не регистрируются (Sladecsek, 1973; Wegl, 1983; Барина и др., 2006).

По зообентосу отмечено снижение видового разнообразия и индексов, показывающих качество вод, при увеличении урбанизации (в р. Вологде вниз по течению, в малых реках при приближении к г. Вологде). Число видов-гидрофитов также снижается с увеличением урбанизации. Только для зообентоса значение индекса сапробности достоверно увеличивается при увеличении плотности населения и населенных пунктов на водосборе. Это подтверждает прерогативу использования макрофитов и зообентоса для оценки экологического состояния рек (Directive, 2000; Семенченко, 2004; Шитиков и др., 2005). В целом для зообентоса существует большой спектр индексов, позволяющих оценить качество вод водотока. Все из рассчитанных в данной работе индексов свидетельствуют об ухудшении качества вод при увеличении урбанизации водосборов. В целом сообщества зообентоса лучше демонстрируют увеличение антропогенной нагрузки на водосборе (Springe et al., 2006; Collier et al., 2013; Батурина и др., 2020). Зообентос по сравнению с планктоном меньше зависит от местных условий окружающей среды, таких как мутность и температура, а также гидрологические условия.

Размер водотоков влияет на устойчивость их экосистем. Малые реки быстрее, чем более крупные водотоки, реагируют на негативные воздействия (Dodds, 2006; Wu et

al., 2010; Breuer et al., 2016). В отличие от рек, протекающих по высоко урбанизированной и сельскохозяйственно освоенной территории Китая (Kim et al., 2016), в нашем случае не установлено достоверного негативного влияния антропогенной нагрузки на водосборе на фитопланктон. В ряде исследований показано, что сельскохозяйственные угодья влияют на водотоки лишь в относительно узком прибрежном коридоре (Tanaka et al., 2016; Marzin et al., 2013). В наших исследованиях отсутствие влияния водосборов на планктонные сообщества связано с относительно низкой антропогенной нагрузкой, а также разными гидрологическими характеристиками изученных рек. По зообентосу качество вод зависит в первую очередь от близости к областному центру. В работе (Maloney et al., 2011) показано снижение видового богатства зообентоса и разнообразия при увеличении урбанизации водосбора. Достоверная корреляционная связь биотических индексов со степенью урбанизации отмечена также в работах (Veixín et al., 2012; Lakew and Moog, 2015). Для тер-

ритории Вологодской области нами получены те же закономерности.

## Заключение

Степень урбанизации водосбора негативно влияет на качество вод, оцененное по гидрохимическим показателям и зообентосу. Только для зообентоса все рассчитанные индексы показали достоверную корреляционную связь с долей на водосборе населенных пунктов и плотностью населения. Макрофиты также могут использоваться для оценки качества вод, однако опираться следует исключительно на гидрофиты. Зоопланктон и фитопланктон, в свою очередь, не показывают достоверной связи со степенью урбанизации водосборов. Для них как организмов, связанных в первую очередь с водной толщей, главным фактором является содержание в ней органических веществ. Поэтому наибольшие количественные показатели и видовое богатство отмечаются на приплотинном участке, для которого характерна высокая концентрация загрязняющих веществ и для центра города, где повышен поверхностный сток.

## Библиография

- Барина С. С., Медведева Л. А., Анисимова О. В. Биоразнообразие водорослей-индикаторов окружающей среды. Тель-Авив: ПилиесСтудио, 2006. 498 с.
- Батурина М. А., Кононова О. Н., Елсаков В. В. Гидробиологические характеристики рек Вычегодского бассейна в различных единицах ландшафтного деления // Принципы экологии. 2020. № 1. С. 4–26. DOI: 10.15393/j1.art.2020.9982
- Зуева Н. В., Примак Е. А., Бабин А. В., Зуев Ю. А., Урсова Е. С. Интегральная оценка экологического благополучия малых рек Ленинградской области и Санкт-Петербурга // География и природные ресурсы. 2021. Т. 42, № 2. С. 32–40. DOI: 10.15372/GIPR20210204
- Ивичева К. Н. Зообентос малых рек-притоков Верхней Сухоны // Вода: химия и экология. 2016. № 8 (98). С. 53–59.
- Ивичева К. Н. Зообентос реки Вологды // Вода: химия и экология. 2017. № 1 (103). С. 80–86.
- Ивичева К. Н., Филоненко И. В. Анализ влияния освоенности речных бассейнов на качество вод методами ГИС // Принципы экологии. 2012. № 2. С. 77–82. DOI: 10.15393/j1.art.2012.1061
- Ивичева К. Н., Филоненко И. В. Анализ зависимости качества вод по гидрохимическим показателям от освоенности водосборов // Принципы экологии. 2013. Т. 2, № 3. С. 53–61. DOI: 10.15393/j1.art.2013.2421
- Ивичева К. Н., Филоненко И. В. О влиянии освоенности водосбора реки Верхней Сухоны (Вологодская область) на химический состав вод ее притоков // Принципы экологии. 2019. Т. 8, № 1. С. 19–31. DOI: 10.15393/j1.art.2019.8422
- Лобуничева Е. В., Борисов М. Я., Филоненко И. В., Филиппов Д. А. Оценка экологического состояния малых водоемов: Учебное пособие. Вологда: Коперник35, 2013. 218 с.
- Природа Вологодской области. Вологда: Вологжанин, 2007. 440 с.
- Садчиков А. П. Методы изучения пресноводного фитопланктона. М.: Университет и школа, 2003. 157 с.
- Семенченко В. П. Принципы и системы биоиндикации текущих вод. Минск: Орех, 2004. 125 с.
- Филоненко И. В., Филиппов Д. А. Оценка площади болот Вологодской области // Труды Инсторфа. 2013. № 7 (60). С. 3–11.
- Шитиков В. К., Розенберг Г. С., Зинченко Т. Д. Количественная гидроэкология: методы, критерии, решения. Кн. 1. М.: Наука, 2005. 281 с.
- Щербина Г. Х. Таксономический состав и сапробиологическая значимость донных макробеспозвоночных различных пресноводных экосистем Северо-Запада России // Экология и морфология беспозвоночных континентальных водоемов: Сб. науч. работ, посвящ. 100-летию со дня

- рождения Ф. Д. Мордухай-Болтовского. Махачкала: Наука ДНЦ, 2010. С. 426–466.
- Angeler D. G., Goedkoop W. Biological responses to liming in boreal lakes: an assessment using plankton, macroinvertebrate and fish communities // *Journal of Applied Ecology*. 2010. Vol. 47, № 2. P. 478–486. DOI: 10.1111/j.1365-2664.2010.01794.x
- Beixin W., Dongxiao L., Shuru L., Yong Z., Dongqi L., Lizhu W. Impacts of urbanization on stream habitats and macroinvertebrate communities in the tributaries of Qiangtang River, China // *Hydrobiologia*. 2012. Vol. 680, № 1. P. 39–51. DOI: 10.1007/s10750-011-0899-6
- Breuer F., Janz P., Farrelly E., Ebke K.-P. Environmental and structural factors influencing algal communities in small streams and ditches in central Germany // *Journal of Freshwater Ecology*. 2016. Vol. 32, № 1. P. 65–83. DOI: 10.1080/02705060.2016.1241954
- Carle M. V., Halpin P. N., Stow C. A. Patterns of watershed urbanization and impact on water quality // *Journal of the American Water Resources Association*. 2005. Vol. 41, № 3. P. 693–708. DOI: 10.1111/j.1752-1688.2005.tb03764.x
- Chagas F. B., Rutkoski C. F., Bieniek G. B., Vargas G. D. L. P., Hartmann P. A., Hartmann M. A. Integrated analysis of water quality from two rivers used for public supply in southern Brazil // *Acta Limnologica Brasiliensia*. 2017. Vol. 29. Art. e14. DOI: 10.1590/s2179-975x6616
- Clarke K. R., Warwick R. M. *Changes in Marine Communities: An Approach to Statistical Analysis and Interpretation*. 2nd Edition. PRIMER-E: Plymouth Marine Laboratory, UK, 2001. 176 p.
- Collier K. J., Clapcott J. E., Duggan I. C., Hamilton D. P., Hamer M., Young R. G. Spatial variation of structural and functional indicators in a large New Zealand river // *River Research and Applications*. 2013. Vol. 29, № 10. P. 1277–1290. DOI: 10.1002/rra.2609
- Cuffney T. F., Brightbill R. A., May J. T., Waite I. R. Response of benthic macroinvertebrates to environmental changes associated with urbanization in nine metropolitan areas // *Ecological Applications*. 2010. Vol. 20, № 5. P. 1384–1401. DOI: 10.1890/08-1311.1
- Davies P. J., Wright I. A., Findlay S. J., Jonasson O. J., Burgin S. Impact of urban development on aquatic macroinvertebrates in south eastern Australia: degradation of in-stream habitats and comparison with non-urban streams // *Aquatic Ecology*. 2010. Vol. 44, № 4. P. 685–700. DOI: 10.1007/s10452-009-9307-y
- Directive 2000/60/EC of the European Parliament and of the Council of 23 October 2000 establishing a framework for Community action in the field of water policy // *Official Journal L*. 22.12.2000. № 327. P. 1–73. URL: <https://eur-lex.europa.eu/eli/dir/2000/60/oj>
- Dodds W. K. Eutrophication and trophic state in rivers and streams // *Limnology and Oceanography*. 2006. Vol. 51, № 1. P. 671–680. DOI: 10.4319/lo.2006.51.1\_part\_2.0671
- Eikenberry B. C. S., Bell A. H., Templar H. A., Burns D. J. Comparison of benthos and plankton for selected areas of concern and non-areas of concern in western Lake Michigan Rivers and Harbors in 2012. U.S. Geological Survey Scientific Investigations Report 2016–5090. 2016. 28 p. DOI: 10.3133/sir20165090
- Flotemersch J. E., Leibowitz S. G., Hill R. A., Stroddard J. L., Thoms M. C., Tharme R. E. A watershed integrity definition and assessment approach to support strategic management of watersheds // *River Research and Applications*. 2015. Vol. 32, № 7. P. 1654–1671. DOI: 10.1002/rra.2978
- Gao X., Niu C., Chen Yu., Yin X. Spatial heterogeneity of stream environmental conditions and macroinvertebrates community in an agriculture dominated watershed and management implications for a large river (the Liao River, China) basin // *Environmental Monitoring and Assessment*. 2014. Vol. 186, № 4. P. 2375–2391. DOI: 10.1007/s10661-013-3545-0
- Grizzetti B., Pistocchi A., Liqueste C., Udias A., Bouraoui F., van de Bund W. Human pressures and ecological status of European rivers // *Scientific Reports*. 2017. Vol. 7. Art. 205. DOI: 10.1038/s41598-017-00324-3
- Jäger C. G., Hagemann J., Borchardt D. Can nutrient pathways and biotic interactions control eutrophication in riverine ecosystems? Evidence from a model driven mesocosm experiment // *Water Research*. 2017. Vol. 115. P. 162–171. DOI: 10.1016/j.watres.2017.02.062
- Hoang H. T. T., Duong T. T., Nguyen K. T., Le Q. T. P., Luu M. T. N., Trinh D. A., Le A. H., Ho C. T., Dang K. D., Némery J., Orange D., Klein J. Impact of anthropogenic activities on water quality and plankton communities in the Day River (Red River Delta, Vietnam) // *Environmental Monitoring and Assessment*. 2018. Vol. 190. Art. 67. DOI: 10.1007/s10661-017-6435-z
- Ivicheva K. N., Makarenkova N. N., Zaytseva V. L., Philippov D. A. Influence of flow velocity, river size, a dam, and an urbanized area on biodiversity of lowland rivers // *Biosystems Diversity*. 2018. Vol. 26, № 4. P. 292–302. DOI: 10.15421/011844
- Kim J.-A., Lee S.-W., Hwang G.-S., Hwang S.-J., Kim C., An K.-J. Effects of streamline complexity on the relationships between urban land use and ecological communities in streams // *Paddy and Water Environment*. 2016. Vol. 14, № 2. P. 299–312. DOI: 10.1007/s10333-015-0500-4
- Kuzmanović M., López-Doval J. C., De Castro-Català N., Guasch H., Petrović M., Muñoz I., Ginebreda A., Barceló D. Ecotoxicological risk assessment of chemical pollution in four Iberian river basins and



- its relationship with the aquatic macroinvertebrate community status // *Science of the Total Environment*. 2016. Vol. 540. P. 324–333. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2015.06.112
- Kuzmanovic M., Dolédec S., de Castro-Catala N., Ginebreda A., Sabater S., Muñoz I., Barceló D. Environmental stressors as a driver of the trait composition of benthic macroinvertebrate assemblages in polluted Iberian rivers // *Environmental Research*. 2017. Vol. 156. P. 485–493. DOI: 10.1016/j.envres.2017.03.054
- Lakew A., Moog O. A multimetric index based on benthic macroinvertebrates for assessing the ecological status of streams and rivers in central and southeast highlands of Ethiopia // *Hydrobiologia*. 2015. Vol. 751. № 1. P. 229–242. DOI: 10.1007/s10750-015-2189-1
- Leland H. V. The influence of water depth and flow regime on phytoplankton biomass and community structure in a shallow, lowland river // *Hydrobiologia*. 2003. Vol. 506, № 1–3. P. 247–255. DOI: 10.1023/b:hydr.0000008596.00382.56
- Luck G. W. A review of the relationships between human population density and biodiversity // *Biological Reviews*. 2007. Vol. 82, № 4. P. 607–645. DOI: 10.1111/j.1469-185X.2007.00028.x
- Maloney K. O., Munguia P., Mitchell R. M. Anthropogenic disturbance and landscape patterns affect diversity patterns of aquatic benthic macroinvertebrates // *Journal of the North American Benthological Society*. 2011. Vol. 30, № 1. P. 284–295. DOI: 10.1899/09-112.1
- Marvan P., Maršálek B., Heteša J., Sukačova K., Maršálková E., Geriš R., Kozáková M. Comments on the revised tables of algal (and other botanical) water quality indicators listed in CSN 75 7716 – discussion material for assessment of trophic status of water bodies. 2005. URL: <http://www.sinice.cz/res/file/scientific/trophicstatus-comments.pdf>
- Marzin A., Verdonschot P. F., Pont D. The relative influence of catchment, riparian corridor, and reach-scale anthropogenic pressures on fish and macroinvertebrate assemblages in French rivers // *Hydrobiologia*. 2013. Vol. 704, № 1. P. 375–388. DOI: 10.1007/s10750-012-1254-2
- Paggi A. C., Ocón C., Tangorra M., Capítulo A. R. Response of the zoobenthos community along the dispersion plume of a highly polluted stream in the receiving waters of a large river (Rio de la Plata, Argentina) // *Hydrobiologia*. 2006. Vol. 568, № 1. P. 1–14. DOI: 10.1007/s10750-005-0010-2
- Sládeček V. System of water quality from the biological point of view // *Achieves für Hydrobiologie – Beiheft Ergebnisse der Limnologie*. 1973. Vol. 7, № 1. P. 1–218.
- Smith R. F., Lamp W. O. Comparison of insect communities between adjacent headwater and main-stem streams in urban and rural watersheds // *Journal of the North American Benthological Society*. 2008. Vol. 27, № 1. P. 161–175. DOI: 10.1899/07-071.1
- Springe G., Sandin L., Briede A., Skuja A. Biological quality metrics: their variability and appropriate scale for assessing streams // *Hydrobiologia*. 2006. Vol. 566, № 1. P. 153–172. DOI: 10.1007/s10750-006-0099-y
- Tanaka M., Souza A., L., T., Moschini L., E., Oliveira A., K. Influence of watershed land use and riparian characteristics on biological indicators of stream water quality in southeastern Brazil // *Agriculture, ecosystems & environment*. 2016. Vol. 216. P. 333–339. DOI: 10.1016/j.agee.2015.10.016
- Vörösmarty C. J., McIntyre P. B., Gessner M. O., Dudgeon D., Prusevich A., Green P., Glidden S., Bunn S. E., Sullivan C. A., Reidy Liermann C., Davies P. M. Global threats to human water security and river biodiversity // *Nature*. 2010. Vol. 467. P. 555–561. DOI: 10.1038/nature09440
- Wang L., Kanehl P. Influences of watershed urbanization and instream habitat on macroinvertebrates in cold water streams // *Journal of the American Water Resources Association*. 2003. Vol. 39, № 5. P. 1181–1196. DOI: 10.1111/j.1752-1688.2003.tb03701.x
- Wegl R. Index für die Limnosaprobität // *Wasser und Abwasser*. 1983. Bd. 26. S. 1–175.
- Wu N., Dong X., Liu Y., Wang C., Baattrup-Pedersen A., Riis T. Using river microalgae as indicators for freshwater biomonitoring: Review of published research and future directions // *Ecological indicators*. 2017. Vol. 81. P. 124–131. DOI: 10.1016/j.ecolind.2017.05.066
- Wu N., Schmalz B., Fohrer N. Distribution of phytoplankton in a German lowland river in relation to environmental factors // *Journal of Plankton Research*. 2010. Vol. 33, № 5. P. 807–820. DOI: 10.1093/plankt/fbq139
- Zueva N. V., Bobrov A. A. Use of macrophytes in assessing the ecological status of small river (by the example of the Okhta river, St. Petersburg) // *Inland Water Biology*. 2018. Vol. 11, № 1. P. 34–41. DOI: 10.1134/S1995082917040137

## Благодарности

Исследование К. Н. Ивичевой, Н. Н. Макаренковой, В. Л. Зайцевой, И. В. Филоненко, Ю. А. Зуева выполнено в рамках государственного задания ФГБНУ «ВНИРО» № 076-00004-23-01. Исследование Д. А. Филиппова выполнено в рамках государственного задания № 124032100076-2 Института биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН.

# THE IMPACT OF URBANIZATION ON THE COMMUNITIES OF MACROPHYTES, PHYTO-, ZOOPLANKTON AND MACROZOOBENTHOS OF THE RIVERS OF THE SUKHONA RIVER BASIN

**IVICHEVA**  
Ksenia Nikolaevna

*PhD, Sankt-Petersburg branch of Federal Russian Research Institute of Fisheries and Oceanography, Sankt-Petersburg, Makarova Emb., 26, ksenya.ivicheva@gmail.com*

**PHILIPPOV**  
Dmitry Andreevich

*PhD, I.D.Papanin Institute of Biology of Inland Waters Russian Academy of Sciences, Yaroslavl region, Nekouzsky district, P. Borok, 109, philippov\_d@mail.ru*

**MAKARENKOVA**  
Nadezhda Nikolaevna

*Vologda branch of Federal Russian Research Institute of Fisheries and Oceanography, Vologda, Levicheva St., 5, mackarenkova@yandex.ru*

**ZAYTSEVA**  
Vera Leonidovna

*Vologda branch of Federal Russian Research Institute of Fisheries and Oceanography, Vologda, Levicheva St., 5, Zayceva\_v@inbox.ru*

**FILONENKO**  
Igor Vladimirovich

*PhD, State Research Institute of Lake and River Fisheries (GosNIORKh), Russia, Vologda, Levicheva St., 5, igorfilonenko@gmail.com*

**ZUEV**  
Yurij Alekseevich

*PhD, Sankt-Petersburg branch of Federal Russian Research Institute of Fisheries and Oceanography, g. Sankt-Peterburg, nab. Makarova, d. 26, yzuyev@ya.ru*

**Keywords:**  
macrophytes  
phytoplankton  
zooplankton  
zoobenthos  
catchment area  
proportion of  
settlements  
population density

**Summary:** We considered the influence of urbanization of the catchment area and population density on water quality in lowland watercourses, using hydrochemical and hydrobiological indicators. The water quality was assessed for 4 groups of hydrobionts: macrophytes, phytoplankton, zooplankton, and zoobenthos, using the example of 6 tributary watercourses of the Sukhona River (the White Sea basin), For each of the 10 stations, a catchment area was built, within which the degree of urbanization of the catchment area, population density, and plowing were calculated. The water pollution index (estimated by hydrochemical indicators) increases with growing urbanization of the catchment area. The composition of aquatic flora and fauna of watercourses is determined by their territorial proximity, hydrological conditions and anthropogenic load. Quantitative indicators and species richness of planktonic organisms are determined primarily by the size of the river and do not depend on anthropogenic pressure on the catchment area. The species diversity and saprobity estimated for planktonic organisms are at the same level for all stations and also do not depend on anthropogenic load. Among macrophytes, only the number of hydrophyte species decreases with increasing urbanization of the catchment area. The species richness and diversity of zoobenthos significantly decreases with an increase in the proportion of settlements and population density in the catchment area. The water quality assessed by zoobenthos also deteriorates with increasing urbanization of the catchment area.

**Reviewer:** D. M. Bezmaternyh

**Received on:** 29 January 2023

**Published on:** 23 March 2024

## References

- Angeler D. G., Goedkoop W. Biological responses to liming in boreal lakes: an assessment using plankton, macroinvertebrate and fish communities, *Journal of Applied Ecology*. 2010. Vol. 47, No. 2. P. 478–486. DOI: 10.1111/j.1365-2664.2010.01794.x
- Barinova S. S. Medvedeva L. A. Anisimova O. V. Biodiversity of algae-indicators of the environment. Tel'-Aviv: PiliesStudio, 2006. 498 p.
- Baturina M. A. Kononova O. N. Elsakov V. V. Hydrobiological Characteristics of the rivers of the Vychegda River basin in different units of landscape division, *Principy ekologii*. 2020. No. 1. P. 4–26. DOI: 10.15393/j1.art.2020.9982
- Beixin W., Dongxiao L., Shuru L., Yong Z., Dongqi L., Lizhu W. Impacts of urbanization on stream habitats and macroinvertebrate communities in the tributaries of Qiangtang River, China, *Hydrobiologia*. 2012. Vol. 680, No. 1. P. 39–51. DOI: 10.1007/s10750-011-0899-6
- Breuer F., Janz P., Farrelly E., Ebke K, P. Environmental and structural factors influencing algal communities in small streams and ditches in central Germany, *Journal of Freshwater Ecology*. 2016. Vol. 32, No. 1. P. 65–83. DOI: 10.1080/02705060.2016.1241954
- Carle M. V., Halpin P. N., Stow C. A. Patterns of watershed urbanization and impact on water quality, *Journal of the American Water Resources Association*. 2005. Vol. 41, No. 3. P. 693–708. DOI: 10.1111/j.1752-1688.2005.tb03764.x
- Chagas F. B., Rutkoski C. F., Bieniek G. B., Vargas G. D. L. P., Hartmann P. A., Hartmann M. A. Integrated analysis of water quality from two rivers used for public supply in southern Brazil, *Acta Limnologica Brasiliensia*. 2017. Vol. 29. Art. e14. DOI: 10.1590/s2179-975x6616
- Clarke K. R., Warwick R. M. Changes in Marine Communities: An Approach to Statistical Analysis and Interpretation. 2nd Edition. PRIMER-E: Plymouth Marine Laboratory, UK, 2001. 176 p.
- Collier K. J., Clapcott J. E., Duggan I. C., Hamilton D. P., Hamer M., Young R. G. Spatial variation of structural and functional indicators in a large New Zealand river, *River Research and Applications*. 2013. Vol. 29, No. 10. P. 1277–1290. DOI: 10.1002/rra.2609
- Cuffney T. F., Brightbill R. A., May J. T., Waite I. R. Response of benthic macroinvertebrates to environmental changes associated with urbanization in nine metropolitan areas, *Ecological Applications*. 2010. Vol. 20, No. 5. P. 1384–1401. DOI: 10.1890/08-1311.1
- Davies P. J., Wright I. A., Findlay S. J., Jonasson O. J., Burgin S. Impact of urban development on aquatic macroinvertebrates in south eastern Australia: degradation of in-stream habitats and comparison with non-urban streams, *Aquatic Ecology*. 2010. Vol. 44, No. 4. P. 685–700. DOI: 10.1007/s10452-009-9307-y
- Directive 2000/60/EC of the European Parliament and of the Council of 23 October 2000 establishing a framework for Community action in the field of water policy, *Official Journal L*. 22.12.2000. No. 327. P. 1–73. URL: <https://eur-lex.europa.eu/eli/dir/2000/60/oj>
- Dodds W. K. Eutrophication and trophic state in rivers and streams, *Limnology and Oceanography*. 2006. Vol. 51, No. 1. P. 671–680. DOI: 10.4319/lo.2006.51.1\_part\_2.0671
- Eikenberry B. C. S., Bell A. H., Templar H. A., Burns D. J. Comparison of benthos and plankton for selected areas of concern and non-areas of concern in western Lake Michigan Rivers and Harbors in 2012. U.S. Geological Survey Scientific Investigations Report 2016–5090. 2016. 28 p. DOI: 10.3133/sir20165090
- Filonenko I. V. Filippov D. A. Estimation of the area of mires in the Vologda Region, *Trudy Instorfa*. 2013. No. 7 (60). P. 3–11.
- Flotemersch J. E., Leibowitz S. G., Hill R. A., Stroddard J. L., Thoms M. C., Tharme R. E. A watershed integrity definition and assessment approach to support strategic management of watersheds, *River Research and Applications*. 2015. Vol. 32, No. 7. P. 1654–1671. DOI: 10.1002/rra.2978
- Gao X., Niu C., Chen Yu., Yin X. Spatial heterogeneity of stream environmental conditions and macroinvertebrates community in an agriculture dominated watershed and management implications for a large river (the Liao River, China) basin, *Environmental Monitoring and Assessment*. 2014. Vol. 186, No. 4. P. 2375–2391. DOI: 10.1007/s10661-013-3545-0
- Grizzetti B., Pistocchi A., Liqueste C., Udias A., Bouraoui F., van de Bund W. Human pressures and ecological status of European rivers, *Scientific Reports*. 2017. Vol. 7. Art. 205. DOI: 10.1038/s41598-017-00324-3
- Hoang H. T. T., Duong T. T., Nguyen K. T., Le Q. T. P., Luu M. T. N., Trinh D. A., Le A. H., Ho C. T., Dang K. D., Némery J., Orange D., Klein J. Impact of anthropogenic activities on water quality and plankton communities in the Day River (Red River Delta, Vietnam), *Environmental Monitoring and Assessment*. 2018. Vol. 190. Art. 67. DOI: 10.1007/s10661-017-6435-z
- Ivicheva K. N. Filonenko I. V. Analysis of the dependence of water quality by hydrochemical indicators on the development of watersheds, *Principy ekologii*. 2013. T. 2, No. 3. P. 53–61. DOI: 10.15393/j1.art.2013.2421

- Ivicheva K. N. Filonenko I. V. Analysis of the impact of river basin development on the water quality by means of GIS methods, *Principy ekologii*. 2012. No. 2. P. 77–82. DOI: 10.15393/j1.art.2012.1061
- Ivicheva K. N. Filonenko I. V. The influence of the development of the Upper Sukhona River catchment (Vologda region) on the zoobenthos of its tributaries, *Principy ekologii*. 2019. T. 8, No. 1. P. 19–31. DOI: 10.15393/j1.art.2019.8422
- Ivicheva K. N. Zoobenthos of small rivers-tributaries of the Upper Sukhona, *Voda: himiya i ekologiya*. 2016. No. 8 (98). P. 53–59.
- Ivicheva K. N. Zoobenthos of the Vologda River, *Voda: himiya i ekologiya*. 2017. No. 1 (103). P. 80–86.
- Ivicheva K. N., Filonenko I. V. O vliyanií osvoboedenosti vodosbora reki Verhney Suhony (Vologodskaya oblast') na himicheskiy sostav vod ee pritokov [On the influence of the development of the Upper Sukhona River catchment (Vologda region) on the chemical composition of the waters of its tributaries, *Principy ekologii*. 2017. T. 6, No. 3. P. 81–92. DOI: 10.15393/j1.art.2017.6422
- Ivicheva K. N., Makarenkova N. N., Zaytseva V. L., Philippov D. A. Influence of flow velocity, river size, a dam, and an urbanized area on biodiversity of lowland rivers, *Biosystems Diversity*. 2018. Vol. 26, No. 4. P. 292–302. DOI: 10.15421/011844
- Jäger C. G., Hagemann J., Borchardt D. Can nutrient pathways and biotic interactions control eutrophication in riverine ecosystems? Evidence from a model driven mesocosm experiment, *Water Research*. 2017. Vol. 115. P. 162–171. DOI: 10.1016/j.watres.2017.02.062
- Kim J, A., Lee S, W., Hwang G, S., Hwang S, J., Kim C., An K, J. Effects of streamline complexity on the relationships between urban land use and ecological communities in streams, *Paddy and Water Environment*. 2016. Vol. 14, No. 2. P. 299–312. DOI: 10.1007/s10333-015-0500-4
- Kuzmanovic M., Dolédec S., de Castro-Catala N., Ginebreda A., Sabater S., Muñoz I., Barceló D. Environmental stressors as a driver of the trait composition of benthic macroinvertebrate assemblages in polluted Iberian rivers, *Environmental Research*. 2017. Vol. 156. P. 485–493. DOI: 10.1016/j.envres.2017.03.054
- Kuzmanović M., López-Doval J. C., De Castro-Català N., Guasch H., Petrović M., Muñoz I., Ginebreda A., Barceló D. Ecotoxicological risk assessment of chemical pollution in four Iberian river basins and its relationship with the aquatic macroinvertebrate community status, *Science of the Total Environment*. 2016. Vol. 540. P. 324–333. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2015.06.112
- Lakew A., Moog O. A multimetric index based on benthic macroinvertebrates for assessing the ecological status of streams and rivers in central and southeast highlands of Ethiopia, *Hydrobiologia*. 2015. Vol. 751. No. 1. P. 229–242. DOI: 10.1007/s10750-015-2189-1
- Leland H. V. The influence of water depth and flow regime on phytoplankton biomass and community structure in a shallow, lowland river, *Hydrobiologia*. 2003. Vol. 506, No. 1–3. P. 247–255. DOI: 10.1023/b:hydr.0000008596.00382.56
- Lobunicheva E. V. Borisov M. Ya. Filonenko I. V. Filippov D. A. Assessment of the ecological condition of small reservoirs: A textbook. Vologda: Kopernik35, 2013. 218 p.
- Luck G. W. A review of the relationships between human population density and biodiversity, *Biological Reviews*. 2007. Vol. 82, No. 4. P. 607–645. DOI: 10.1111/j.1469-185X.2007.00028.x
- Maloney K. O., Munguia P., Mitchell R. M. Anthropogenic disturbance and landscape patterns affect diversity patterns of aquatic benthic macroinvertebrates, *Journal of the North American Benthological Society*. 2011. Vol. 30, No. 1. P. 284–295. DOI: 10.1899/09-112.1
- Marvan P., Maršálek B., Heteša J., Sukačova K., Maršálková E., Geriš R., Kozáková M. Comments on the revised tables of algal (and other botanical) water quality indicators listed in CSN 75 7716 – discussion material for assessment of trophic status of water bodies. 2005. URL: <http://www.sinice.cz/res/file/scientific/trophicstatus-comments.pdf>
- Marzin A., Verdonschot P. F., Pont D. The relative influence of catchment, riparian corridor, and reach-scale anthropogenic pressures on fish and macroinvertebrate assemblages in French rivers, *Hydrobiologia*. 2013. Vol. 704, No. 1. P. 375–388. DOI: 10.1007/s10750-012-1254-2
- Nature of the Vologda Region. Vologda: Vologzhanin, 2007. 440 p.
- Paggi A. C., Ocón C., Tangorra M., Capítulo A. R. Response of the zoobenthos community along the dispersion plume of a highly polluted stream in the receiving waters of a large river (Rio de la Plata, Argentina), *Hydrobiologia*. 2006. Vol. 568, No. 1. P. 1–14. DOI: 10.1007/s10750-005-0010-2
- Sadchikov A. P. Methods of studying freshwater phytoplankton. M.: Universitet i shkola, 2003. 157 p.
- Scherbina G. H. Taxonomic composition and saprobiological significance of benthic macroinvertebrates of various freshwater ecosystems of the North-West of Russia, *Ekologiya i morfologiya bespozvonochnykh kontinental'nykh vodoemov: Sb. nauch. rabot, posvyasch. 100-letiyu so dnya rozhdeniya F. D. Morduhay-Boltovskogo*. Mahachkala: Nauka DNC, 2010. P. 426–466.
- Semenchenko V. P. Principles and systems of bioindication of flowing waters. Minsk: Oreh, 2004. 125 p.
- Shitikov V. K. Rozenberg G. S. Zinchenko T. D. Quantitative hydroecology: methods, criteria, solutions. Kn. 1. M.: Nauka, 2005. 281 p.
- Sládeček V. System of water quality from the biological point of view, *Achieves für Hydrobiologie – Beiheft*

- Ergebnisse der Limnologie. 1973. Vol. 7, No. 1. P. 1–218.
- Smith R. F., Lamp W. O. Comparison of insect communities between adjacent headwater and main-stem streams in urban and rural watersheds, *Journal of the North American Benthological Society*. 2008. Vol. 27, No. 1. P. 161–175. DOI: 10.1899/07-071.1
- Springe G., Sandin L., Briede A., Skuja A. Biological quality metrics: their variability and appropriate scale for assessing streams, *Hydrobiologia*. 2006. Vol. 566, No. 1. P. 153–172. DOI: 10.1007/s10750-006-0099-y
- Tanaka M.,O., Souza A.,L.,T., Moschini L.,E., Oliveira A.,K. Influence of watershed land use and riparian characteristics on biological indicators of stream water quality in southeastern Brazil, *Agriculture, ecosystems & environment*. 2016. Vol. 216. P. 333–339. DOI: 10.1016/j.agee.2015.10.016
- Vörösmarty C. J., McIntyre P. B., Gessner M. O., Dudgeon D., Prusevich A., Green P., Glidden S., Bunn S. E., Sullivan C. A., Reidy Liermann C., Davies P. M. Global threats to human water security and river biodiversity, *Nature*. 2010. Vol. 467. P. 555–561. DOI: 10.1038/nature09440
- Wang L., Kanehl P. Influences of watershed urbanization and instream habitat on macroinvertebrates in cold water streams, *Journal of the American Water Resources Association*. 2003. Vol. 39, No. 5. P. 1181–1196. DOI: 10.1111/j.1752-1688.2003.tb03701.x
- Wegl R. Index für die Limnosaprobität, *Wasser und Abwasser*. 1983. Bd. 26. S. 1–175.
- Wu N., Dong X., Liu Y., Wang C., Baattrup-Pedersen A., Riis T. Using river microalgae as indicators for freshwater biomonitoring: Review of published research and future directions, *Ecological indicators*. 2017. Vol. 81. P. 124–131. DOI: 10.1016/j.ecolind.2017.05.066
- Wu N., Schmalz B., Fohrer N. Distribution of phytoplankton in a German lowland river in relation to environmental factors, *Journal of Plankton Research*. 2010. Vol. 33, No. 5. P. 807–820. DOI: 10.1093/plankt/fbq139
- Zueva N. V. Primak E. A. Babin A. V. Zuev Yu. A. Urusova E. S. Integral assessment of ecological well-being of small rivers in Leningrad oblast and St. Petersburg, *Geografiya i prirodnye resursy*. 2021. T. 42, No. 2. P. 32–40. DOI: 10.15372/GIPR20210204
- Zueva N. V., Bobrov A. A. Use of macrophytes in assessing the ecological status of small river (by the example of the Okhta river, St. Petersburg), *Inland Water Biology*. 2018. Vol. 11, No. 1. P. 34–41. DOI: 10.1134/S1995082917040137



УДК 574.2:576.08

# ЦИТОТОКСИЧЕСКОЕ ДЕЙСТВИЕ ТЕХНОГЕННО ЗАГРЯЗНЕННОЙ ТЯЖЕЛЫМИ МЕТАЛЛАМИ И РАДИОНУКЛИДАМИ ПОЧВЫ НА ДОЖДЕВЫХ ЧЕРВЕЙ *E. FETIDA*

МАЙСТРЕНКО

Татьяна Анатольевна

кандидат химических наук, ИБ ФИЦ Коми НЦ УрО РАН, 167982,

г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, 28, [maystrenko@ib.komisc.ru](mailto:maystrenko@ib.komisc.ru)

РЫБАК

Анна Викторовна

кандидат биологических наук, ИБ ФИЦ Коми НЦ УрО РАН, 167982,

г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, 28, [canewa.anuta@yandex.ru](mailto:canewa.anuta@yandex.ru)

## Ключевые слова:

дождевые черви  
цитотоксичность  
накопление  
нейтрального красного  
тяжелые металлы  
радионуклиды

**Аннотация:** Дождевые черви *E. fetida* из лабораторной популяции были экспонированы в течение 7 и 56 дней в субстрате, содержащем техногенно загрязненную металлами/металлоидами и радионуклидами почву с территории бывшего радиевого промысла. Цитотоксичность почвы оценивали по изменению стабильности лизосомальных мембран целоцитов – основных иммунных эффекторных клеток дождевых червей. Показано, что анализ накопления нейтрального красного целомическими клетками *E. fetida* является чувствительным инструментом при оценке цитотоксичности загрязненной почвы. При увеличении концентраций элементов в среде до сублетальных наблюдали снижение стабильности лизосомальных мембран целоцитов. Ответ биомаркера зависел от интенсивности и продолжительности воздействия. Анализ накопления красителя лизосомами *E. fetida* после 56 дней инкубирования в умеренно загрязненных субстратах показал более высокую чувствительность биомаркера к воздействию цитотоксичных компонентов, чем в 7-дневном эксперименте. При хроническом воздействии на дождевых червей увеличение концентраций элементов в почве сопровождалось изменением распределения субпопуляций клеток целомической жидкости и сдвигом соотношения в сторону элеоцитов и соответствующим снижением доли амебоцитов.

© Петрозаводский государственный университет

Получена: 12 июля 2024 года

Подписана к печати: 23 сентября 2024

## Введение

Деятельность многих промышленных предприятий приводит к поступлению в почву опасных химических веществ, в т. ч. радиоактивных, которые могут негативно влиять на живые организмы (Maboeta et al., 2018; Orekhova, 2020; Geras'kin et al., 2021). Неопределенность оценки экологического состояния природно-техногенных систем усиливается сочетанным действием комплекса абиотических факторов разной при-

роды, интенсивности и продолжительности. Дождевые черви составляют значительную часть биомассы почвенной макрофауны и являются важнейшим компонентом сообществ многих наземных экосистем. Поэтому виды рода *Eisenia* используют как биоиндикаторы экологического состояния почв (Česynaitė et al., 2021; Vullo et al., 2023) или в лабораторных тест-системах для оценки токсичности химических веществ (OECD, 1984, 2016). Биомаркеры воздействия могут быть измерены как в тканях дождевых червей, так и в

клетках-мишенях – целооцитах животных, подвергшихся влиянию токсических агентов. Изменение параметров нормального функционирования целооцитов, их жизнеспособности и соотношения субпопуляций этой гетерогенной группы клеток приводит к изменениям в иммунном ответе дождевых червей и может служить показателем общего стрессового воздействия (Höckner et al., 2020). Показано, что повышенные концентрации тяжелых металлов в среде нарушают стабильность лизосомальных мембран в целооцитах дождевых червей (Maboeta et al., 2018). Эти изменения, оцениваемые по уменьшению концентрации удерживаемого клетками красителя нейтрального красного (НК), служат количественным критерием цитотоксичности действующих агентов. При изучении реакции дождевых червей на действие загрязнителей наряду с анализом накопления НК также используют такие простые и информативные параметры, как индекс целооцитов организма (CI), абсолютный (ATI) и относительный (RTI) трофические индексы (Curieses et al., 2018). Эти характеристики позволяют оценить плотность суспензии целооцитарных клеток относительно морфометрических показателей особей и частоту встречаемости основных субпопуляций целооцитов.

Добыча и переработка полезных ископаемых является одним из источников загрязнения биосферы тяжелыми металлами и радиоактивными изотопами природного происхождения. Выявление нарушений в отдельных структурах и системах организма при загрязнении почвы химическими веществами позволяет на раннем этапе воздействия оценить состояние среды и степень токсичности агентов. Целью нашего исследования являлось изучение влияния металл(оид)ов (ТМ) и радионуклидов (РН) при их совместном присутствии в почве на жизнеспособность целооцитов дождевых червей *Eisenia fetida* после острого и хронического воздействия в течение 7 и 56 дней соответственно.

## Материалы

*Сбор образцов почвы и приготовление почвенных субстратов*

Образцы загрязненной почвы собирали летом 2021 года из верхнего 20-сантиметрового слоя на одном из участков территории, загрязненной в результате работы предприятия по добыче и производству радия (Республика Коми, пос. Водный) (Maystrenko,

Rybak, 2023). Перед отбором проб поверхность почвы расчищали от растительности, опавших листьев и остатков древесины. В лаборатории почву высушивали и просеивали через сито с ячейками 1 мм. В качестве контроля и для приготовления почвенных субстратов с более низкими, чем в загрязненной почве, концентрациями металлов и радионуклидов использовали искусственную OECD почву, содержащую 10 % торфа, 20 % каолиновой глины и 70 % кварцевого песка (OECD, 1984). Сухие компоненты загрязненной и OECD почвы смешивали в различных соотношениях, субстраты увлажняли, помещали в пластиковые контейнеры и выдерживали двое суток перед инкубацией животных. Содержание загрязненной РН и ТМ почвы в составе почвенных субстратов К, С5, С10, С25 и С50 составляло 0, 5, 10, 25 и 50 % (по массе сухого вещества). Химический анализ репрезентативных образцов загрязненной почвы и компонентов OECD почвы выполнен в испытательных лабораториях «Экоаналит» и миграции радионуклидов и радиохимии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН. Удельные активности радионуклидов  $^{226}\text{Ra}$  и  $^{238}\text{U}$  определяли радиохимическими методами, рН – потенциометрически, концентрации органического вещества (ОМ) и ТМ – методами газовой хроматографии на элементном анализаторе и атомно-эмиссионной спектрометрии с индуктивно-связанной плазмой соответственно.

*Дождевые черви и экспериментальный дизайн (схема эксперимента)*

Половозрелых дождевых червей *E. fetida* массой около 300 мг, выращенных в почвенно-растительном субстрате при температуре 22–24 °С в течение нескольких месяцев, извлекали из маточной лабораторной культуры и помещали в тестируемые субстраты. Животных содержали в контейнерах размером 14 × 9 × 10 см (по 10 особей на контейнер) при температуре 21 ± 2 °С, световом периоде день / ночь 16/8 ч и постоянной влажности почвенной среды. Рацион червей составляли сухие овощи. Дождевых червей экспонировали 7 или 56 дней в 5 или только в 4 (исключая С50) образцах почвенных субстратов соответственно. Использовали по две повторности на каждый вариант эксперимента. Всего в опытах использовано 180 особей.

## Методы

*Экструзия целооцитарной жидкости*

Перед экструзией дождевых червей (6–8

особей на вариант) промывали в воде, взвешивали, помещали в чашки Петри на влажную фильтровальную бумагу и выдерживали двое суток для очистки кишечника. Целомоциты собирали с использованием неинвазивного метода экструзии, описанного Eutambe et al. (1991), с некоторыми модификациями. Для этого каждого червя помещали в 500 мкл PBS буфера (5 % этанол, 0.25 % ЭДТА) и инкубировали в течение 2 мин. Суспензию, содержащую экстрадированные клетки, центрифугировали при 500 g в течение 7 мин при 4 °С. После удаления супернатанта осадок ресуспендировали в 500 мкл PBS. Плотность суспензии клеток подсчитывали с помощью счетной камеры Горяева.

#### *Характеристика клеток целомической жидкости и трофические индексы*

Выделенную суспензию клеток наносили на поверхность сетки камеры Горяева и с помощью светового микроскопа «Биолам-Л» (Россия) с цифровой камерой MC-12 (ООО «ЛОМО-МА») подсчитывали число амебоцитов и элеоцитов в соответствии с характеристиками клеток согласно описанию (Adamowicz, 2005; Kurek et al., 2007). Долю клеток в каждой субпопуляции определяли как соотношение числа амебоцитов или элеоцитов к общему числу целомоцитов в 1 мл жидкости.

Индекс целомоцитов (*CI*), отражающий плотность суспензии выделенных клеток относительно морфологических характеристик организма, абсолютный (*ATI*) и относительный (*RTI*) трофические индексы рассчитывали согласно (Curieses et al., 2016, 2018) по формулам:  $CI = \log_{10}(Cn/m)$ ,  $ATI = En/Cn$  и  $RTI = ATI/m$ , где *En* и *Cn* – среднее число элеоцитов и целомоцитов в 1 мл суспензии целомической жидкости червя соответственно; *m* – масса червя без содержимого кишечника. В предварительных экспериментах при экспонировании особей в загрязненной и OECD почве в течение 48 ч не выявили статистически значимых отличий значений этих показателей, поэтому указанные параметры оценивали только для дождевых червей после 56 дней воздействия субстратов.

#### *Анализ накопления нейтрального красного*

Для оценки стабильности лизосомальных мембран использовали анализ поглощения нейтрального красного целомоци-

тами дождевых червей после воздействия почвенных субстратов в течение 7 или 56 дней. Накопление красителя целомоцитами определяли спектрофотометрически в соответствии с (Irizar et al., 2015) с небольшими модификациями. Для этого по 200 мкл клеточной суспензии, содержащей  $1 \times 10^5$  клеток / ячейку, помещали в 96-луночный планшет по две повторности на червя. Суспензию выдерживали в течение 1 часа при комнатной температуре в темноте для адгезии клеток к стенкам лунки. После удаления непривившихся клеток в ячейки добавляли по 200 мкл свежеприготовленного 0.05 % раствора НК в PBS и инкубировали в течение 1 часа. После двукратного промывания клеток раствором PBS в лунки добавляли экстракционный раствор (50 % этанола, 1 % уксусной кислоты) и выдерживали 20 мин для экстракции красителя из клеточных лизосом. Оптическую плотность измеряли на планшетном мультимодальном ридере CLARIOstar Plus (BMG Labtech, Германия) при длине волны 540 нм.

#### *Статистическая обработка результатов*

Статистическая обработка данных выполнена на основе методов описательной статистики и непараметрических *H*-критерия Краскела – Уоллиса и *U*-критерия Манна – Уитни для независимых выборок с использованием пакетов программ MS Excel 2016 и GraphPad Prism 8. Для корректировки результатов множественных сравнений применяли поправку Бонферрони.

## **Результаты**

### *Химический анализ субстратов*

Основные химические характеристики компонентов почвенных субстратов, использованных для эксперимента, представлены в табл. 1.

Для разных вариантов эксперимента pH почвенных субстратов варьировал от 6.02 до 6.29, что позволяло инкубировать дождевых червей. Содержание органического вещества в загрязненной почве соответствовало диапазону значений, типичных для таежных почв (Атлас..., 2010). В спектре изученных токсикантов концентрации  $^{226}\text{Ra}$ ,  $^{238}\text{U}$ , As и Pb были наиболее высокими, превышая на два-три порядка фоновые значения для данного района.



Таблица 1. Основные характеристики компонентов почвенных субстратов

	Загрязненная почва* (M ± S)	Почва OECD		
		Торф	Глина	Песок
pH (KCl)	5.92 ± 0.17	5.04	7.52	6.84
OM, %	6.7 ± 0.6	> 15.0	< 0.17	< 0.17
Cu, мг/кг	558 ± 13	2.7	7.4	0.32
Pb, мг/кг	3750 ± 100	4.0	5.8	0.47
Cd, мг/кг	51.0 ± 2.5	0.14	0.15	< 0.1
Ni, мг/кг	218 ± 5	1.5	6.2	0.29
Cr, мг/кг	24 ± 5	1.8	19	0.90
As, мг/кг	1065 ± 70	0.48	0.7	0.13
Mn, мг/кг	493 ± 15	40	26	< 3.0
<sup>226</sup> Ra, Бк/кг	89000 ± 9000	6.7	20.8	3
<sup>238</sup> U, мг/кг	170 ± 20	0.3	0.7	< 0.1

Примечание. \* – приведено среднее ± стандартное отклонение (n = 4).

#### Субпопуляции целомоцитов

Среднее значение индекса целомоцитов CI, рассчитанное для дождевых червей после 56 дней инкубации, составило от 5.41 до

6.18 (рис. 1). Статистически значимых различий между значениями показателя для животных, экспонированных в субстратах с разным содержанием ТМ и РН, не найдено.

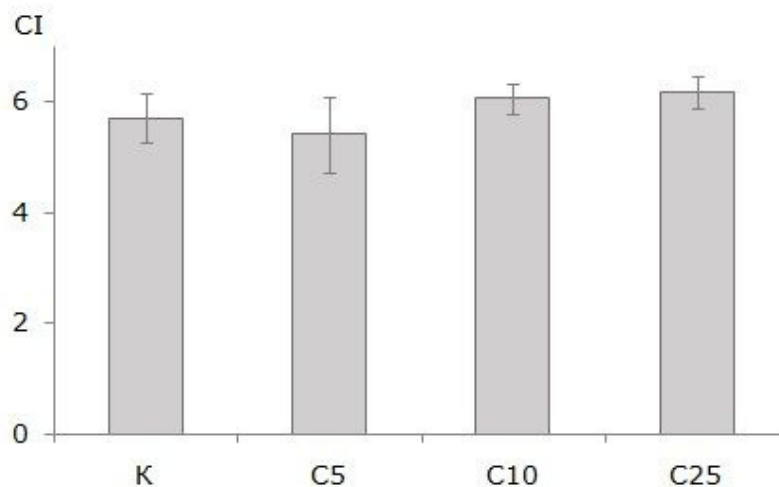


Рис. 1. Индексы целомоцитов CI для дождевых червей *E. fetida*, инкубированных в течение 56 дней в: К – OECD почве; C5, C10 и C25 – субстратах, содержащих 5, 10 и 25 % загрязненной почвы соответственно. Показаны средние значения и планки погрешностей для стандартного отклонения

Fig. 1. Coelomocyte indexes CI for *E. fetida* earthworms incubated during 56 days in: K – OECD soil; C5, C10 and C25 – substrates containing 5, 10 and 25 % contaminated soil, respectively. The mean values with error bars for standard deviation are shown

С использованием световой микроскопии в целомиической жидкости *E. fetida* выявлено две основные субпопуляции иммунокомпетентных клеток – амебоциты и элеоциты. Наибольшую долю амебоцитов в суспензии регистрировали для животных после хронического воздействия OECD почвы (рис. 2А). Анализ соотношений субпопуляций целомоцитов *E. fetida* показал небольшое сниже-

ние по сравнению с соответствующим значением для OECD почвы доли амебоцитов и увеличению доли элеоцитов у дождевых червей после 56 дней инкубации в субстрате C25 с максимальным содержанием в составе радиоактивной почвы. Однако эти различия между вариантами эксперимента не были статистически значимыми.

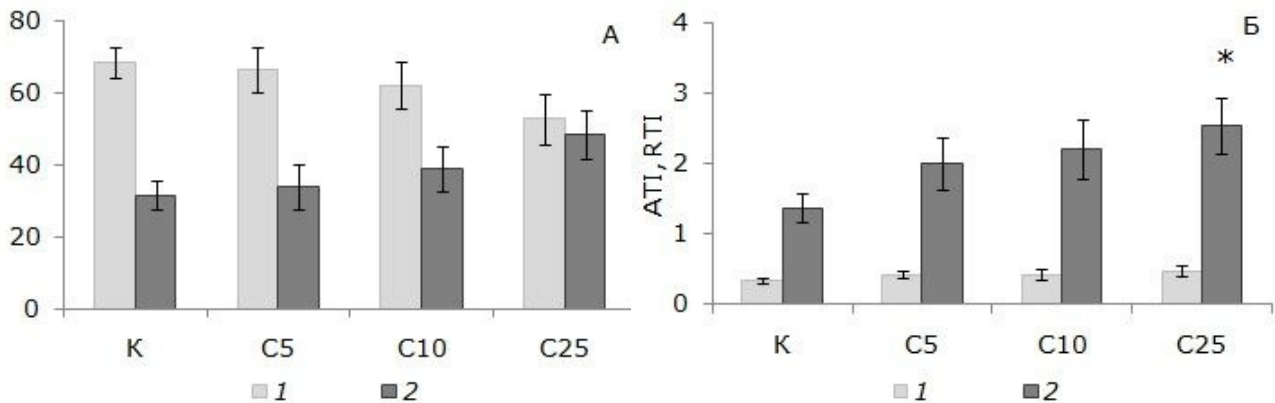


Рис. 2. Доля амёбоцитов и элеоцитов в популяции (А) и трофические индексы (Б) целомоцитов дождевых червей *E. fetida* после 56 дней инкубирования в: К – OECD почве; C5, C10 и C25 – субстратах, содержащих 5, 10 и 25 % загрязненной почвы соответственно. \* – различия с контролем значимы при  $p < 0.05$  (по критерию Манна – Уитни). А: 1 – амёбоциты, 2 – элеоциты. Б: 1 – АТИ, 2 – РТИ. Показаны средние значения и планки погрешностей для стандартных ошибок среднего

Fig. 2. Proportion of amoebocytes and elaeocytes in population (A) and trophic indexes (Б) of coelomocytes of *E. fetida* earthworms after 56 days incubation in: K – OECD soil; C5, C10 and C25 – substrates containing 5, 10 and 25 % contaminated soil, respectively. \* – differences from reference are significant at  $p < 0.05$  (according to the Mann – Whitney test). A: 1 – amoebocytes, 2 – elaeocytes. Б: 1 – ATI, 2 – RTI. The mean values with error bars for standard errors are shown

Индексы АТИ, отражающие долю элеоцитов в популяции, изменялись от  $0.34 \pm 0.04$  для контроля до  $0.47 \pm 0.07$  для субстрата C25. Нормированные значения RTI были более контрастны для разных вариантов эксперимента и увеличивались от  $1.36 \pm 0.21 \text{ г}^{-1}$  для контроля до  $2.49 \pm 0.39 \text{ г}^{-1}$  для субстрата C25 (рис. 2Б). Выявлены статистически значимые ( $p < 0.05$ ) различия индексов RTI, рассчитанных для варианта C25 и контроля. Наибольшие значения трофических индексов были получены для животных, инкубированных в субстрате C25, что свидетельствует об увеличении вклада субпопуляции элеоцитов в ответную реакцию организмов при длительном воздействии среды с экстремальным загрязнением.

#### Оценка накопления нейтрального красителя в целомоцитах

Накопление НК в целомоцитах, выделенных из дождевых червей после воздействия загрязненных субстратов, оценивали относительно значений оптической плотности, измеренных для животных из контрольных выборок при соответствующем времени экспонирования (7 или 56 дней). Не отмечено токсического влияния на лизосомы целомоцитов как при кратковременном, так и при длительном инкубировании *E. fetida* в субстрате C5. При остром воздействии (7 дней) с увеличением в субстрате концентраций ТМ и РН регистрировали постепенное уменьшение накопления НК в клетках целомиической

жидкости животных. Через неделю после начала эксперимента поглощение красителя целомоцитами червей при выдержке в субстратах C25 и C50 снизилось относительно контрольного варианта (К) на 52 и 74 % ( $p < 0.05$ ) соответственно (рис. 3А). Выявлены статистически значимые различия ( $p < 0.05$ ) в накоплении НК целомоцитами между дождевыми червями, экспонированными 7 дней в субстратах C10, C25 и C50 с содержанием элементов в среде, существенно превышающих фоновые. Поглощение красителя клетками целомиической жидкости *E. fetida* после 7 дней выдержки в наиболее загрязненной ТМ и РН почве C50 составило только 26 % от значения, регистрируемого для интактного варианта. Цитотоксический эффект у животных после 56 дней инкубирования в среде с повышенным содержанием токсикантов обнаружен при меньших концентрациях металлов. Так, при доле загрязненной почвы в субстрате 10 % отмечено уменьшение накопления красителя в клетках в два раза ( $p < 0.05$ ) по сравнению с контрольным вариантом (рис. 3Б). В хроническом эксперименте для животных из двух наиболее загрязненных субстратов (C10 и C25) различий в поглощении НК целомиическими клетками *E. fetida* не выявлено. Средние величины определяемого параметра для этих вариантов составили 43 и 49 % соответственно. При этом для животных, экспонированных в субстрате C25 только 7 дней, поглощение красителя клетками целомиической жидкости

также было низким и составляло 48 % относительно контроля. В связи с выраженным токсическим воздействием компонентов загрязненной почвы, высокой летальностью особей и отсутствием достаточного объема

выборки не удалось оценить стабильность лизосомальных мембран в целооцитах червей при 56-дневном экспонировании в субстрате C50.

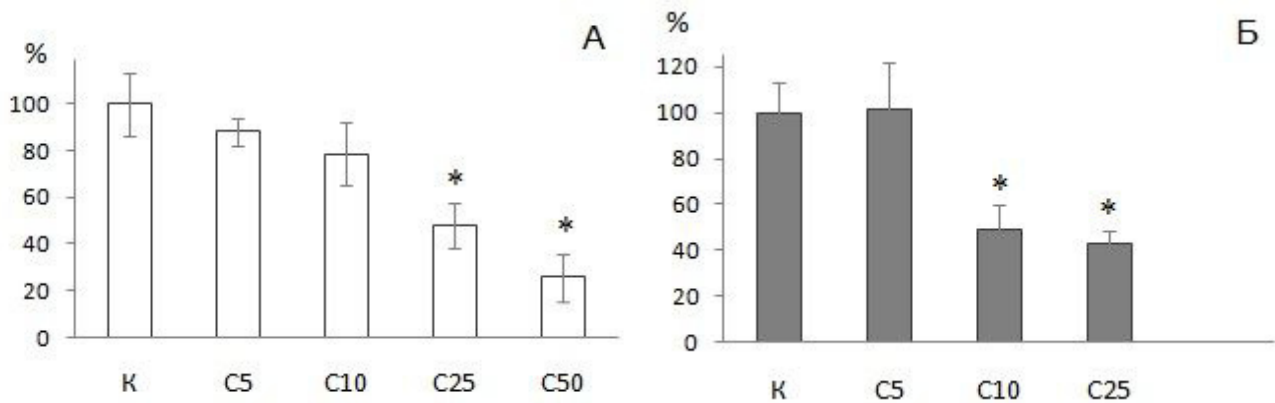


Рис. 3. Накопление нейтрального красного в целооцитах дождевых червей *E. fetida* относительно контроля после экспонирования в течение 7 дней (А) или 56 дней (Б) в: К – OECD почве; C5, C10, C25 и C50 – субстратах, содержащих 5, 10, 25 и 50 % загрязненной почвы соответственно. \* – отличие от контроля достоверно при  $p < 0.05$  (по критерию Манна – Уитни с поправкой Бонферрони). Показаны средние значения и планки погрешностей для стандартного отклонения

Fig. 3. Accumulation of neutral red in coelomocytes of *E. fetida* earthworms compared to control after exposure for 7 days (A) or 56 days (B) in: K – OECD soil; C5, C10, C25 and C50 – substrates containing 5, 10, 25 and 50 % contaminated soil, respectively. \* – differences from reference are significant at  $p < 0.05$  (according to the Mann – Whitney test with the Bonferroni correction). The mean values with error bars for standard deviation are shown

## Обсуждение

Влияние повышенных концентраций тяжелых металлов и радионуклидов природного происхождения на целооциты дождевых червей *E. fetida* изучали с использованием почвы, отобранной с территории хвостохранилища бывшего завода по производству радия и содержащей повышенные концентрации Cu, Pb, Cd, Ni, Cr, As, Mn,  $^{226}\text{Ra}$ ,  $^{238}\text{U}$ .

Анализ плотности суспензии целооцитов *E. fetida* не выявил отличий по этому показателю между дождевыми червями после хронического воздействия как загрязненных субстратов, так и OECD почвы. В литературе представлены данные о разном характере влияния ТМ на этот параметр. Так, при оценке цито- и генотоксичности образцов, содержащих повышенные концентрации ТМ, Curieses et al. (2016) выявили, что количество целооцитов *E. fetida* не менялось спустя 7 дней, но снижалось через 14 дней экспозиции. В то же время в исследовании (Urionabarrenetxea et al., 2022) показана более низкая концентрация целооцитов в организмах *E. fetida*, подвергшихся трехдневному воздействию загрязненной почвы, в том числе с относительно низкими концен-

трациями Pb, Cr, Ni и Cd. Известно, что с участием целооцитарной жидкости в организмах дождевых червей осуществляется несколько биологических процессов, включая гемолитические, протеолитические, цитотоксические и антибактериальные (Bodó et al., 2021). Целооциты напрямую взаимодействуют с внешней средой через дорсальные поры и соединенные нефридиальные каналы, которые выделяют метаболиты. Как отмечают авторы цитируемого исследования, эти поры также участвуют в элиминации бактерий и истощенных целооцитов. Отсутствие различий в индексах целооцитов CI, рассчитанных нами для червей из интактных и контрольного субстратов, отражает, скорее всего, незначительный вклад механизма удаления целооцитарной жидкости и клеток с нарушениями лизосомальных мембран в снижение цитотоксичности среды при продолжительном стрессовом воздействии. Также мы не нашли статистически значимых различий соотношения численности клеток в субпопуляциях целооцитов дождевых червей после хронического воздействия, однако регистрировали небольшое уменьшение доли амебоцитов и увеличение доли элооцитов, а соответственно, трофических

индексов ATI и RTI с увеличением в среде концентрации металлов и As. Наши данные согласуются с результатами, полученными Lourenço et al. (2011, 2012). Эти авторы наблюдали более высокую частоту эритроцитов и более низкую частоту амебоцитов в организмах *E. andrei*, подвергшихся воздействию загрязненной ТМ и РН почвы из заброшенного уранового рудника как в лабораторных условиях, так и *in situ*. При изучении эффектов инсектицида ацетамиприда на *E. andrei* Saggiaro et al. (2019) обнаружили, что амебоциты были преобладающими клетками иммунной системы на 15-й и 30-й день, в то время как эритроциты – на 45-й день экспозиции. Хотя защитная роль эритроцитов изучена слабо и является весьма ограниченной, у представителей рода *Eisenia* эти клетки проявляют фагоцитарную активность и осуществляют детоксикацию организма, изолируя токсичные вещества от остального (Stanovova, 2019). Полагаем, что наблюдаемое нами незначительное увеличение доли эритроцитов в структуре популяции целомических клеток *E. fetida* при усилении стрессового воздействия связано с участием эритроцитов в важных метаболических и регуляторных процессах, обеспечивающих нормальное функционирование всего организма, а также в накоплении металлов и As. При относительно низких концентрациях токсикантов роль амебоцитов в механизмах фагоцитоза и инкапсуляции химикатов, по всей видимости, более значима для снижения цитотоксичности субстрата. Необходимо подчеркнуть, что трофические индексы учитывают не только соотношение субпопуляций целомоцитов, но и морфометрические параметры особей, такие как масса. В наших экспериментах выявлены статистически значимые различия между индексом RTI для особей из контроля и варианта С25, что, вероятно, связано с более интенсивной выработкой целомоцитов для детоксификации поступивших РН и ТМ в организм и снижением массы особей по причине сильного токсического эффекта.

Оценка цитотоксичности почв с комплексным загрязнением всегда является сложной проблемой вследствие широкого разнообразия свойств как самого субстрата, так и спектра химических веществ. Оба эти компонента в значительной степени влияют на транспорт токсикантов в организм животных. Для дождевых червей ситуация еще более затруднительна, поскольку в этом случае одновременно задействованы два пути

поступления загрязняющих веществ: через кожный покров и через кишечник, где биодоступность металлов может значительно различаться (Karczewska et al., 2023). Одновременное присутствие в среде нескольких химикатов, трансформация их физико-химической формы и продолжительность воздействия агентов также модифицируют реакцию клеток животных на действие токсикантов. Например, в исследовании (Hønsi et al., 2003) большие значения рН почвы при более низком содержании металлов явились причиной одинаковых цитотоксических эффектов у животных, подвергавшихся воздействию почв с разным уровнем загрязнения. При изучении ответа организмов *E. fetida* на присутствие в искусственной почве одинаковых концентраций наночастиц Cu и CuO авторы работы (Лебедев и др., 2017) отмечали различия в биоаккумуляции металла дождевыми червями и активности ферментов их антиоксидантной системы. В некоторых случаях неопределенность комплекса действующих факторов и их разнообразие не позволяет однозначно объяснить полученный результат (Vivas et al., 2022). Однако исследование цитотоксического действия почв с разным спектром ТМ дает возможность оценить диапазон действующих концентраций металлов для реальных экосистем и выявить закономерности изменений клеточного биомаркера.

В сложном составе исследуемой нами почвы ксенобиотики As, Pb, Cd, жизненно важная Cu, а также U и Ra могли в первую очередь повлиять на реакцию клеточных органелл, поскольку значительно превышали фоновые значения. При анализе цитотоксического воздействия загрязненной ТМ и РН почвы мы ожидали уменьшения накопления красителя целомоцитами *E. fetida* по сравнению с контролем для всех вариантов эксперимента, принимая во внимание повышенное более чем на порядок содержание металлов в смесях. Подобную реакцию клеточных органелл отмечали во многих работах (Maboeta et al., 2018; Hattab et al., 2023 и др.). Однако мы не регистрировали негативные эффекты для организмов после острого воздействия почвенных субстратов С5 и С10. Небольшое уменьшение накопления НК в целомоцитах животных после 7 дней воздействия этих смесей отражает, скорее всего, связанную с изменением поверхности клеток или лизосомальных мембран общую реакцию организмов на стресс (Irizar et al., 2015). Причиной отсутствия негативной

реакции субклеточного биомаркера может быть кинетика биоаккумуляции элементов в животных, как показано, например, в работе (Zhang et al., 2015). Авторы регистрировали максимальную концентрацию Pb в организмах *E. fetida* на 14-й день воздействия и последующее незначительное снижение к 28-му дню. Изменение кинетики биоаккумуляции Pb дождевыми червями выявили Lourenço et al. (2011). Лабораторное исследование показало, что накопление в организмах *E. andrei*  $^{238}\text{U}$  и дочернего  $^{210}\text{Po}$  увеличивалось на протяжении всего 56-дневного периода воздействия радиоактивно загрязненной почвы, тогда как накопление других Pb ( $^{226}\text{Ra}$ ,  $^{210}\text{Pb}$  и  $^{230}\text{Th}$ ) к 14-му дню увеличивалось, а затем уменьшалось к концу эксперимента. Возможно, в нашем исследовании при экспонировании червей в субстрате C5 в течение недели накопление ими некоторых из токсикантов еще не достигло действующих концентраций, а к 56-му дню могли снизиться как содержание металлов в организме вследствие выведения, так и их биодоступность из субстрата в связи с активными процессами жизнедеятельности.

Изучение накопления Cu дождевыми червями *E. andrei* (Svendsen, Weeks, 1997a) показало, что при концентрации металла более 80 мг/кг происходит запуск механизма регуляции содержания Cu в организме, приводящий к уменьшению коэффициента биоаккумуляции с 1 до 0.3. Кроме того, одновременное присутствие других металлов, в частности Cd, способствует активной экспрессии целомоцитами металлотионеинов (MT) и их участию в процессах компартиментализации и дезактивации как Cd, так и Cu (Yadav et al., 2023). Также физиологическая адаптация особей к низкоинтенсивному стрессовому воздействию может ослабить цитотоксическое действие ТМ. Так, авторы исследования (Reinecke, Reinecke, 2003) продемонстрировали, что при одинаковых концентрациях Pb в организме *E. fetida* время удержания НК целомоцитами было ниже у животных, ранее не экспонированных в Pb-содержащем субстрате. Полагаем, что сочетанное действие рассмотренных выше процессов, позволяющих снизить негативный эффект для организма после инкубации в течение 56 дней в слабозагрязненном субстрате C5, обусловили более высокое поглощение красителя НК клетками *E. fetida* по сравнению с острым воздействием.

Инкубирование животных в субстрате C10 в течение 7 дней еще не приводило к выра-

женным изменениям проницаемости лизосомальных мембран (рис. 3А). Поглощение НК целомоцитами в этом варианте эксперимента составило  $79 \pm 13$  % относительно контроля. Однако у червей, экспонированных в таких образцах более длительное время, пиноцитозная активность целомоцитов была значительно нарушена (рис. 3Б). Хроническое воздействие на животных субстрата C10 привело к уменьшению поглощения красителя в целомических клетках в 1.6 раза по сравнению с кратковременной экспозицией в такой же среде. Влияние продолжительности воздействия Cu на время удержания НК целомоцитами *Lumbricus rubellus* в полевом почвенном мезокосме продемонстрировали (Svendsen, Weeks, 1997b). Авторы отмечали, что с увеличением длительности инкубирования время удержания НК увеличивалось в большей степени при низкоинтенсивном (20 и 40 мг/кг) воздействии металла, чем при более высоких концентрациях Cu, а на реакцию красителя практически не влияли естественные и сезонные колебания климатических параметров.

Содержание в тестируемых смесях Cd – ксенобиотика, который наряду со Pb способен связываться с сульфгидрильными группами глутатиона и приводить к их дезактивации, в нашем эксперименте не превышало 14 мг/кг. При таких низких концентрациях Cd другие исследователи не выявили существенных различий в способности целомоцитов *E. fetida* удерживать краситель после острого воздействия почвы на червей (Urionabarrenetxea et al., 2020). При этом авторы отмечали, что мультистрессовое воздействие может вызывать токсическую реакцию при более низких дозах. На особенности процессов детоксикации Cd в организмах *E. fetida* при разных режимах экспонирования и концентрациях металла в почве 30 мг/кг и выше указывали Maity et al. (2018). Показано, что острое (до 14 дней) воздействие на животных содержащей Cd почвы приводило к увеличению активности ферментов детоксикации и снижению уровня глутатиона (GSH) в организме при относительно высоком уровне биоаккумуляции токсиканта в первые три недели инкубации дождевых червей в загрязненной среде. При этом субхроническое воздействие (28 дней) металла усиливало перекисное окисление липидов и подавляло активность ферментов детоксикации. Изменение вклада различных детоксификационных механизмов при разных режимах экспозиции червей в субстрате C10,

наряду с другими факторами (концентрацией в животных ТМ и РН и их биодоступностью для систем организма), могло повлиять на стабильность лизосомальных мембран целоцитов и привести к уменьшению накопления НК при продолжительном воздействии.

При определении элементного состава загрязненной почвы мы обнаружили высокие (до 1100 мг/кг) концентрации As – хорошо известного своей иммунотоксичностью элемента (Medina et al., 2020). Результаты оценки токсичности сильно загрязненных As луговых и лесных почв из бывших районов добычи и переработки As, представленные в работе (Karczewska et al., 2023), показали, что дождевые черви *E. fetida* могут переносить чрезвычайно высокие общие концентрации As в почве, например, 8000 мг/кг. Однако в исследованиях (Lee and Kim, 2009; Wang et al., 2016) уменьшение времени удержания НК в лизосомах червей *E. fetida* наблюдали при концентрациях As в почве примерно на три порядка ниже. Реакция биомаркера зависела от содержания в почве органического вещества, химической формы элемента и времени экспозиции. В нашем эксперименте для наименее загрязненных образцов С5 с концентрацией элемента 31 мг/кг почвы статистически значимых различий в накоплении НК целоцитами червей не выявлено. Трансформация химической формы металлоида могла также снизить цитотоксичность элемента после 56 дней по сравнению с острым воздействием. Так, Thomas et al. (2007) показали, что при более длительном воздействии токсиканта изменение характеристик среды (содержания органического вещества и рН) и активные метаболические процессы способствуют сдвигу соотношения метилированных и неорганических соединений As, влияющих на цитотоксичность субстрата.

Присутствующие в загрязненной почве в повышенных концентрациях радиоактивные элементы обладают также химической токсичностью, как рассмотренные выше ТМ. Например, снижение времени удержания НК целоцитами *E. fetida* наблюдали при концентрациях природного или обедненного урана в почве 9.3 мг/кг и более (Giovanetti et al., 2010). При этом авторы сообщали об отсутствии статистически значимого влияния продолжительности воздействия урана в концентрациях 1.86–600 мг/кг на стабильность лизосомальных мембран клеток дождевых червей. В нашем изучении

при оценке накопления НК целоцитами *E. fetida* после воздействия субстрата С5, содержащего 9 мг/кг  $^{238}\text{U}$ , отличий показателей от контрольных значений не выявили. Здесь стоит отметить выраженное рН-зависимое распределение форм урана в почве и весьма значительные, как показано (Echevarria et al., 2001), различия в сорбционных свойствах химических частиц, что изменяет поступление элемента в организм и его цитотоксичность.

Наименьшее поглощение НК клетками целоцитарной жидкости, как и ожидали, наблюдали для дождевых червей *E. fetida* после воздействия субстратов С25 и С50 с максимальными концентрациями металлов. Существенное ухудшение целостности лизосомальной мембраны клеток (более чем на 50 %) регистрировали даже при кратковременном воздействии смесей. Наблюдаемые при разных режимах воздействия близкие значения (43 и 48 %) биомаркера, полученные для почвы С25 с высоким уровнем загрязнения, могут быть связаны с возможным уменьшением при хронической экспозиции коэффициентов биоаккумуляции некоторых из присутствующих токсикантов при их высоких концентрациях в субстрате и влиянием метаболических процессов на химическую форму элементов. Например, чрезвычайно низкие значения коэффициентов биоаккумуляции  $^{226}\text{Ra}$  получены для дождевых червей *E. fetida* после двух месяцев инкубирования в субстратах с экстремальной удельной активностью РН (52–103 кБк/кг) (Maystrenko, Rybak, 2023). При удельной активности радия в организме животных выше фоновых значений повреждение мембран органелл может быть обусловлено как механизмами токсического действия элемента – представителя группы тяжелых металлов (Скугорева и др., 2016), так и активацией процессов перекисного окисления липидов, инициируемых ионизирующим излучением радиоактивного вещества.

Анализируя изученные в настоящем исследовании эффекты, отражающие жизнеспособность целоцитов *E. fetida*, отметим значительные индивидуальные различия особей. На это же указывали Bleeker и van Gestel (2007) при оценке времени удержания НК у особей *L. rubellus* с участков, различающихся характеристиками почвы и концентрациями металлов (Fe, Zn, Ni, Cu и Cd).

Результаты оценки накопления красителя НК целоцитами *E. fetida* при остром и хроническом воздействии загрязненной по-

чвы свидетельствуют о том, что присутствие в субстратах повышенных концентраций ТМ и РН повлияло на иммунную систему дождевых червей. При этом важным фактором был не только уровень загрязнения среды, но и продолжительность экспозиции. Относительно низкие концентрации ТМ и РН в субстрате С5 не приводили к статистически значимому изменению накопления НК целомоцитами *E. fetida* как после 7, так 56 дней инкубирования. Сублетальные концентрации элементов при хроническом воздействии на дождевых червей увеличивали проницаемость лизосомальных мембран по сравнению с кратковременной экспозицией, снижая накопление красителя клетками целомической жидкости. Для животных, экспонированных 56 дней в искусственной OECD почве и загрязненных субстратах с разным содержанием металлов, не выявили различий частоты встречаемости целомоцитов и соотношения в целомической жидкости субпопуляций амебоцитов и элеоцитов. Однако для червей, инкубированных в субстрате С25, показано статистически значимое увеличение по сравнению с интактным контролем относительного трофического индекса RTI, отражающего вклад субпопуляции элеоцитов в ответ организма. В целом, несмотря на сложный состав загрязненной почвы, негативные эффекты регистрирова-

ли при уровнях воздействия, сопоставимых с данными, полученными другими исследователями. Хотя здесь стоит отметить, что присутствующие в смеси РН за счет ИИ могут модифицировать иммунную реакцию клеток, усиливая или подавляя цитотоксическое действие химических компонентов (Lourenço et al., 2011).

## Заключение

Настоящее исследование показало, что загрязнение среды обитания ТМ и РН может влиять на жизнеспособность целомических клеток дождевых червей *E. fetida*. При увеличении концентрации металлов в среде наблюдали изменение стабильности лизосомальной мембраны целомоцитов – основных иммунных эффекторных клеток дождевого червя. Ответ биомаркера зависел от интенсивности и продолжительности воздействия. Анализ накопления НК лизосомными клетками *E. fetida* после 56 дней инкубирования в умеренно загрязненных субстратах показал более высокую чувствительность биомаркера к воздействию цитотоксичных компонентов, чем в 7-дневном эксперименте. Увеличение концентраций ТМ и РН в почве при хроническом воздействии на дождевых червей сопровождалось изменением распределения субпопуляций клеток и сдвигом соотношения в сторону элеоцитов и снижением доли амебоцитов.

## Библиография

- Атлас почв Республики Коми / Под ред. Г. В. Добровольского, А. И. Таскаева, И. В. Забоевой. Сыктывкар: ООО «Коми республиканская типография», 2010. 356 с.
- Лебедев С. В., Сизова Е. А., Гавриш И. Трофометаболический потенциал *Eisenia fetida* Savigny, 1826 (Oligohata, Limbricidae), обусловленный присутствием в почве наночастиц меди и ее оксида // Поволжский экологический журнал. № 2. С. 147–156.
- Adamowicz A. Morphology and ultrastructure of the earthworm *Dendrobaena veneta* (Lumbricidae) coelomocytes // Tissue Cell. 2005. Vol. 37, № 2. P. 125–133. DOI: 10.1016/j.tice.2004.11.002
- Bleeker E. A., van Gestel C. A. Effects of spatial and temporal variation in metal availability on earthworms in floodplain soils of the river Dommel, The Netherlands // Environ. Pollut. 2007. Vol. 148, № 3. P. 824–832. DOI: 10.1016/j.envpol.2007.01.034
- Bodó K., Kellermayer Z., László Z., Boros Á., Kokhanyuk B., Németh P., Engelmann P. Injury-Induced Innate Immune Response During Segment Regeneration of the Earthworm, *Eisenia andrei* // Int. J. Mol. Sci. 2021. Vol. 22, № 5. Article number: 2363. DOI: 10.3390/ijms22052363
- Česynaitė J., Praspaliauskas M., Pedišius N., Sujetovienė G. Biological assessment of contaminated shooting range soil using earthworm biomarkers // Ecotoxicology. 2021. Vol. 30, № 10. P. 2024–2035. DOI: 10.1007/s10646-021-02463-w
- Curieses S. P., Sáenz M. E., Larramendy M., Di Marzio W. Ecotoxicological evaluation of foundry sands and cosmetic sludges using new earthworm biomarkers // Ecotoxicology. 2016. Vol. 25, № 5. P. 914–923. DOI: 10.1007/s10646-016-1649-3
- Curieses S. P., Sáenz M. E., Alberdi J. L., Martinez S., Larramendy M. L., Di Marzio W. Genotoxic evidences of glyphosate and chlorpyrifos on *Eisenia fetida* coelomocytes // Advances Environ. Stud. 2018. Vol. 2, № 2. P. 82–90.
- Echevarria G., Sheppard M. I., Morel J. Effect of pH on the sorption of uranium in soils // J. Environ Radioact. 2001. Vol. 53, № 2. P. 257–264. DOI: 10.1016/s0265-931x(00)00116-8

- Eyambe G. S., Goven A. J., Fitzpatrick L. C., Venables B. J., Cooper E. L. A non-evasive technique for sequential collection of earthworm (*Lumbricus terrestris*) leukocytes during subchronic immunotoxic studies // Lab. Anim. 1991. Vol. 25. P. 61–67.
- Geras'kin S., Yoschenko V., Bitarishvili S., Makarenko E., Vasiliev D., Prazyan A., Lychenkova M., Nanba K. Multifaceted effects of chronic radiation exposure in Japanese red pines from Fukushima prefecture // Sci. Total. Environ. 2021. Vol. 763. Article number: 142946. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2020.142946
- Giovanetti A., Fesenko S., Cozzella M. L., Asencio L. D., Sansone U. Bioaccumulation and biological effects in the earthworm *Eisenia fetida* exposed to natural and depleted uranium // J. Environ. Radioact. 2010. Vol. 101, iss. 6. P. 509–516. DOI: 10.1016/j.jenvrad.2010.03.003
- Hattab S., Boughattas I., Cappello T., Zitouni N., Touil G., Romdhani I., Livet A., Bousserhine N., Banni M. Heavy metal accumulation, biochemical and transcriptomic biomarkers in earthworms *Eisenia andrei* exposed to industrially contaminated soils from south-eastern Tunisia (Gabes Governorate) // Sci. Total. Environ. 2023. Vol. 20, № 887. Article number: 163950. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2023.163950
- Höckner M., Piechnik C. A., Fiechtner B., Weinberger B., Tomanek L. Cadmium-Related Effects on Cellular Immunity Comprises Altered Metabolism in Earthworm Coelomocytes // Int. J. Mol. Sci. 2020. Vol. 21, № 2. Article number: 599. DOI: 10.3390/ijms21020599
- Hønsi T. G., Stubberud H. E., Andersen S., Stenersen J. Lysosomal fragility in earthworms (*Eisenia veneta*) exposed to heavy metal contaminated soils from two abandoned pyrite ore mines in Southern Norway // Water, Air, & Soil. Pollution. 2003. Vol. 142. P. 27–37. DOI: 10.1023/A:1022003809634
- Irizar A., Rodríguez M. P., Izquierdo A., Cancio I., Marigómez I., Soto M. Effects of soil organic matter content on cadmium toxicity in *Eisenia fetida*: Implications for the use of biomarkers and standard toxicity tests // Arch. Environ. Contam. Toxicol. 2015. Vol. 68. P. 181–192. DOI: 10.1007/s00244-014-0060-4
- Karczewska A., Gruss I., Szopka K., Dradrach A., Twardowski J., Twardowska K. Arsenic toxicity to earthworms in soils of historical As mining sites: an assessment based on various endpoints and chemical extractions // Environ. Geochem. Health. 2023. Vol. 45. P. 6713–6726. DOI: 10.1007/s10653-023-01665-x
- Kurek A., Homa J., Kauschke E., Płytycz B. Characteristic of coelomocytes of the stubby earthworm, *Alolobophora chlorotica* (Sav.) // European Journal of Soil Biology. 2007. Vol. 43. P. S121–S126. DOI: 10.1016/j.ejsobi.2007.08.051
- Lee B. T., Kim K. W. Lysosomal membrane response of earthworm, *Eisenia fetida*, to arsenic contamination in soils // Environ. Toxicol. 2009. Vol. 24, № 4. P. 369–376. DOI: 10.1002/tox.20441
- Lourenço J., Pereira R., Silva A., Carvalho F., Oliveira J., Malta M., Paiva A., Gonçalves F., Mendo S. Evaluation of the sensitivity of genotoxicity and cytotoxicity endpoints in earthworms exposed in situ to uranium mining wastes // Ecotoxicol. Environ. Saf. 2012. Vol. 75, № 1. P. 46–54. DOI: 10.1016/j.ecoenv.2011.08.024
- Lourenço J. I., Pereira R. O., Silva A. C., Morgado J. M., Carvalho F. P., Oliveira J. M., Malta M. P., Paiva A. A., Mendo S. A., Gonçalves F. J. Genotoxic endpoints in the earthworms sub-lethal assay to evaluate natural soils contaminated by metals and radionuclides // J. Hazard. Mater. 2011. Vol. 18, № 1. P. 788–795. DOI: 10.1016/j.jhazmat.2010.11.073
- Maboeta M. S., Oladipo O. G., Botha S. M. Ecotoxicity of Mine Tailings: Unrehabilitated Versus Rehabilitated // Bull. Environ. Contam. Toxicol. 2018. Vol. 100, № 5. P. 702–707. DOI: 10.1007/s00128-018-2322-8
- Maity S., Banerjee R., Goswami P., Chakrabarti M., Mukherjee A. Oxidative stress responses of two different ecophysiological species of earthworms (*Eutyphoeus waltoni* and *Eisenia fetida*) exposed to Cd-contaminated soil // Chemosphere. 2018. Vol. 203. P. 307–317. DOI: 10.1016/j.chemosphere.2018.03.189
- Maystrenko T., Rybak A. Radium uptake by earthworms *E. fetida* after exposure to contaminated soil // J. Environ. Radioact. 2023. Vol. 257. Article number: 107085. DOI: 10.1016/j.jenvrad.2022.107085
- Medina S., Lauer F. T., Castillo E. F., Bolt A. M., Ali A. S., Liu K. J., Burchiel S. W. Exposures to uranium and arsenic alter intraepithelial and innate immune cells in the small intestine of male and female mice // Toxicol. Appl. Pharmacol. 2020. Vol. 403. Article number: 115155. DOI: 10.1016/j.taap.2020.115155
- OECD Guideline for the testing of chemicals. Earthworm Reproduction Test (*Eisenia fetida*/*Eisenia andrei*). V. 222 OECD. Paris, 2016.
- OECD. Guideline for testing of chemicals. Earthworm. Acute Toxicity Tests. V. 207 OECD. Paris, 1984.
- Orekhova N. A. Hepatic effects of low-dose rate radiation in natural mouse populations (*Apodemus uralensis* and *Apodemus agrarius*): comparative interspecific analysis // Int. J. Radiat. Biol. 2020. Aug. Vol. 96, № (8). P. 1038–1050. DOI: 10.1080/09553002.2020.1770362
- Reinecke A. J., Reinecke S. A. The influence of exposure history to lead on the lysosomal response in *Eisenia fetida* (Oligochaeta) // Ecotoxicol. Environ. Saf. 2003. Vol. 55, № 1. P. 30–37. DOI: 10.1016/



s0147-6513(02)00086-6

- Saggiaro E. M., do Espírito Santo D. G., Sales Júnior S. F., Hauser-Davis R. A., Correia F. V. Lethal and sub-lethal effects of acetamiprid on *Eisenia andrei*: Behavior, reproduction, cytotoxicity and oxidative stress // *Ecotoxicol. Environ. Saf.* 2019. Vol. 183. P. 109572. DOI: 10.1016/j.ecoenv.2019.109572
- Stanovova M. V. Morphology, cytogenesis and functions of Annelida coelomocytes // *Invert. Zool.* 2019. Vol. 16, № 3. P. 254–282. DOI: 10.15298/invertzool.16.3.06
- Svendsen C., Weeks J. M. Relevance and applicability of a simple earthworm biomarker of copper exposure. I. Links to ecological effects in a laboratory study with *Eisenia andrei* // *Ecotoxicol. Environ. Saf.* 1997a. Vol. 36, № 1. P. 72–79. DOI: 10.1006/eesa.1996.1491
- Svendsen C., Weeks J. M. Relevance and applicability of a simple earthworm biomarker of copper exposure. II. Validation and applicability under field conditions in a mesocosm experiment with *Lumbricus rubellus* // *Ecotoxicol. Environ. Saf.* 1997b. Vol. 36, № 1. P. 80–88. DOI: 10.1006/eesa.1996.1492
- Thomas D. J., Li J., Waters S. B., Xing W., Adair B. M., Drobna Z., Devesa V., Styblo M. Arsenic (+3 oxidation state) methyltransferase and the methylation of arsenicals // *Exp. Biol. Med.* (Maywood). 2007. Vol. 232, № 1. P. 3–13.
- Urionabarrenetxea E., Garcia-Velasco N., Marigómez I., Soto M. Effects of elevated temperatures and cadmium exposure on stress biomarkers at different biological complexity levels in *Eisenia fetida* earthworms // *Comp. Biochem. Physiol. C. Toxicol. Pharmacol.* 2020. Vol. 231. Article number: 108735. DOI: 10.1016/j.cbpc.2020.108735
- Vivas F., Balladares S., Lobos M. G., Gaete H. Assessment toxicity of soils from areas with mining activity through the stability of the lysosomal membrane and avoidance behavior in the earthworm *Eisenia fetida* // *Bull. Environ. Contam. Toxicol.* 2022. Vol. 110, № 1. Article number: 13. DOI: 10.1007/s00128-022-03662-9
- Vullo A. I., Vullo D. L., Basack S. B. Assessment of intensive periurban agriculture soil quality applying biomarkers in earthworms // *J. Environ. Manage.* 2023. Vol. 344. Article number: 118535. DOI: 10.1016/j.jenvman.2023.118535
- Wang Z., Cui Z. Accumulation, biotransformation, and multi-biomarker responses after exposure to arsenic species in the earthworm *Eisenia fetida* // *Toxicol. Res. (Camb.)*. 2016. Vol. 5, № 2. P. 500–510. DOI: 10.1039/c5tx00396b
- Yadav R., Kumar R., Kumar Gupta R., Kaur T., Kiran, Kour A., Kaur S., Rajput A. Heavy metal toxicity in earthworms and its environmental implications: A review // *Environmental Advances*. 2023. Vol. 12. Article number: 100374. DOI: 10.1016/j.envadv.2023.100374
- Zhang W., Liu K., Li J., Chen L., Lin K. Uptake and depuration kinetics of lead (Pb) and biomarker responses in the earthworm *Eisenia fetida* after simultaneous exposure to decabromodiphenyl ether (BDE209) // *Ecotoxicol. Environ. Saf.* 2015. Vol. 113. P. 45–51. DOI: 10.1016/j.ecoenv.2014.11.014

## Благодарности

Исследование проведено в рамках государственного задания ИБ ФИЦ Коми НЦ УрО РАН (№ 122040600024-5). Спектрофотометрический анализ выполнен с использованием оборудования ЦКП «Молекулярная биология» ИБ ФИЦ Коми НЦ УрО РАН.

# CYTOTOXIC EFFECT OF TECHNOGENICALLY CONTAMINATED SOIL WITH HEAVY METALS AND RADIONUCLIDES ON *E. FETIDA* EARTHWORMS

**MAYSTRENKO**  
Tatyana Anatolevna

Ph.D., IB FRC Komi SC UB RAS, 28, Kommunisticheskaya St., 167982 Syktyvkar, Komi Republic, Russia, maystrenko@ib.komisc.ru

**RYBAK**  
Anna Victorovna

Ph.D., IB FRC Komi SC UB RAS, 28, Kommunisticheskaya St., 167982 Syktyvkar, Komi Republic, Russia, canewa.anuta@yandex.ru

## Keywords:

earthworms  
cytotoxicity  
accumulation of neutral red  
heavy metals  
radionuclides

**Summary:** *E. fetida* earthworms from the laboratory population were exposed for 7 and 56 days in a substrate containing technogenically contaminated soil with metals/metalloids and radionuclides from the territory of the former radium industry. Cytotoxicity of soil was assessed by changes in the stability of lysosomal membranes of coelomocytes, the main immune effector cells of earthworms. It was shown that the analysis of the accumulation of neutral red by *E. fetida* coelomic cells is a sensitive tool in assessing the cytotoxicity of contaminated soil. With an increase in the concentrations of elements in the medium to sublethal, a decrease in the stability of the lysosomal membranes of coelomocytes was observed. The response of the biomarker depended on the intensity and duration of exposure. Analysis of dye accumulation by *E. fetida* lysosomes after 56 days of incubation in moderately contaminated substrates showed a higher sensitivity of the biomarker to the effects of soil components than in the 7-day experiment. With chronic exposure to earthworms, an increase in the concentrations of metals/metalloids and radionuclides in the soil was accompanied by a change in the distribution of subpopulations of coelomic fluid cells and a shift in the ratio towards elaeocytes and a corresponding decrease in the proportion of amoebocytes.

Received on: 12 July 2024

Published on: 23 September 2024

## References

- Curieses S. P., Sáenz M. E., Larramendy M., Di Marzio W. Ecotoxicological evaluation of foundry sands and cosmetic sludges using new earthworm biomarkers, *Ecotoxicology*. 2016. Vol. 25, No. 5. P. 914–923. DOI: 10.1007/s10646-016-1649-3
- Adamowicz A. Morphology and ultrastructure of the earthworm *Dendrobaena veneta* (Lumbricidae) coelomocytes, *Tissue Cell*. 2005. Vol. 37, No. 2. P. 125–133. DOI: 10.1016/j.tice.2004.11.002
- Bleeker E. A., van Gestel C. A. Effects of spatial and temporal variation in metal availability on earthworms in floodplain soils of the river Dommel, The Netherlands, *Environ. Pollut.* 2007. Vol. 148, No. 3. P. 824–832. DOI: 10.1016/j.envpol.2007.01.034
- Bodó K., Kellermayer Z., László Z., Boros Á., Kokhanyuk B., Németh P., Engelmann P. Injury-Induced Innate Immune Response During Segment Regeneration of the Earthworm, *Eisenia andrei*, *Int. J. Mol. Sci.* 2021. Vol. 22, No. 5. Article number: 2363. DOI: 10.3390/ijms22052363
- Curieses S. P., Sáenz M. E., Alberdi J. L., Martínez S., Larramendy M. L., Di Marzio W. Genotoxic evidences of glyphosate and chlorpyrifos on *Eisenia fetida* coelomocytes, *Advances Environ. Stud.* 2018. Vol. 2, No. 2. P. 82–90.
- Echevarria G., Sheppard M. I., Morel J. Effect of pH on the sorption of uranium in soils, *J. Environ Radioact.* 2001. Vol. 53, No. 2. P. 257–264. DOI: 10.1016/s0265-931x(00)00116-8
- Eyambe G. S., Goven A. J., Fitzpatrick L. C., Venables B. J., Cooper E. L. A non-evasive technique for sequential collection of earthworm (*Lumbricus terrestris*) leukocytes during subchronic immunotoxic studies, *Lab. Anim.* 1991. Vol. 25. P. 61–67.
- Geras'kin S., Yoschenko V., Bitarishvili S., Makarenko E., Vasiliev D., Prazyan A., Lychenkova M., Nanba K. Multifaceted effects of chronic radiation exposure in Japanese red pines from Fukushima prefecture, *Sci. Total. Environ.* 2021. Vol. 763. Article number: 142946. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2020.142946
- Giovanetti A., Fesenko S., Cozzella M. L., Asencio L. D., Sansone U. Bioaccumulation and biological effects

- in the earthworm *Eisenia fetida* exposed to natural and depleted uranium, *J. Environ. Radioact.* 2010. Vol. 101, iss. 6. P. 509–516. DOI: 10.1016/j.jenvrad.2010.03.003
- Hønsi T. G., Stubberud H. E., Andersen S., Stenersen J. Lysosomal fragility in earthworms (*Eisenia veneta*) exposed to heavy metal contaminated soils from two abandoned pyrite ore mines in Southern Norway, *Water, Air. & Soil. Pollution.* 2003. Vol. 142. P. 27–37. DOI: 10.1023/A:1022003809634
- Höckner M., Piechnik C. A., Fiechtner B., Weinberger B., Tomanek L. Cadmium-Related Effects on Cellular Immunity Comprises Altered Metabolism in Earthworm Coelomocytes, *Int. J. Mol. Sci.* 2020. Vol. 21, No. 2. Article number: 599. DOI: 10.3390/ijms21020599
- Hattab S., Boughattas I., Cappello T., Zitouni N., Touil G., Romdhani I., Livet A., Bousserhine N., Banni M. Heavy metal accumulation, biochemical and transcriptomic biomarkers in earthworms *Eisenia andrei* exposed to industrially contaminated soils from south-eastern Tunisia (Gabes Governorate), *Sci. Total. Environ.* 2023. Vol. 20, No. 887. Article number: 163950. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2023.163950
- Irizar A., Rodríguez M. P., Izquierdo A., Cancio I., Marigómez I., Soto M. Effects of soil organic matter content on cadmium toxicity in *Eisenia fetida*: Implications for the use of biomarkers and standard toxicity tests, *Arch. Environ. Contam. Toxicol.* 2015. Vol. 68. P. 181–192. DOI: 10.1007/s00244-014-0060-4
- Karczewska A., Gruss I., Szopka K., Dradrach A., Twardowski J., Twardowska K. Arsenic toxicity to earthworms in soils of historical As mining sites: an assessment based on various endpoints and chemical extractions, *Environ. Geochem. Health.* 2023. Vol. 45. P. 6713–6726. DOI: 10.1007/s10653-023-01665-x
- Kurek A., Homa J., Kauschke E., Płytycz B. Characteristic of coelomocytes of the stubby earthworm, *Allobophora chlorotica* (Sav.), *European Journal of Soil Biology.* 2007. Vol. 43. P. S121–S126. DOI: 10.1016/j.ejsobi.2007.08.051
- Lebedev S. V., Sizova E. A., Gavrish I. Trophometabolic potential of *Eisenia fetida* Savigny, 1826 (Oligochata, Lumbricidae) caused by copper nanoparticles and copper oxide in the soil, *Povolzhskiy ekologicheskii zhurnal.* No. 2. P. 147–156.
- Lee B. T., Kim K. W. Lysosomal membrane response of earthworm, *Eisenia fetida*, to arsenic contamination in soils, *Environ. Toxicol.* 2009. Vol. 24, No. 4. P. 369–376. DOI: 10.1002/tox.20441
- Lourenço J. I., Pereira R. O., Silva A. C., Morgado J. M., Carvalho F. P., Oliveira J. M., Malta M. P., Paiva A. A., Mendo S. A., Gonçalves F. J. Genotoxic endpoints in the earthworms sub-lethal assay to evaluate natural soils contaminated by metals and radionuclides, *J. Hazard. Mater.* 2011. Vol. 18, No. 1. P. 788–795. DOI: 10.1016/j.jhazmat.2010.11.073
- Lourenço J., Pereira R., Silva A., Carvalho F., Oliveira J., Malta M., Paiva A., Gonçalves F., Mendo S. Evaluation of the sensitivity of genotoxicity and cytotoxicity endpoints in earthworms exposed in situ to uranium mining wastes, *Ecotoxicol. Environ. Saf.* 2012. Vol. 75, No. 1. P. 46–54. DOI: 10.1016/j.ecoenv.2011.08.024
- Maboeta M. S., Oladipo O. G., Botha S. M. Ecotoxicity of Mine Tailings: Unrehabilitated Versus Rehabilitated, *Bull. Environ. Contam. Toxicol.* 2018. Vol. 100, No. 5. P. 702–707. DOI: 10.1007/s00128-018-2322-8
- Maity S., Banerjee R., Goswami P., Chakrabarti M., Mukherjee A. Oxidative stress responses of two different ecophysiological species of earthworms (*Eutyphoeus waltoni* and *Eisenia fetida*) exposed to Cd-contaminated soil, *Chemosphere.* 2018. Vol. 203. P. 307–317. DOI: 10.1016/j.chemosphere.2018.03.189
- Maystrenko T., Rybak A. Radium uptake by earthworms *E. fetida* after exposure to contaminated soil, *J. Environ. Radioact.* 2023. Vol. 257. Article number: 107085. DOI: 10.1016/j.jenvrad.2022.107085
- Medina S., Lauer F. T., Castillo E. F., Bolt A. M., Ali A. S., Liu K. J., Burchiel S. W. Exposures to uranium and arsenic alter intraepithelial and innate immune cells in the small intestine of male and female mice, *Toxicol. Appl. Pharmacol.* 2020. Vol. 403. Article number: 115155. DOI: 10.1016/j.taap.2020.115155
- OECD Guideline for the testing of chemicals. Earthworm Reproduction Test (*Eisenia fetida*/*Eisenia andrei*). V. 222 OECD. Paris, 2016.
- OECD. Guideline for testing of chemicals. Earthworm. Acute Toxicity Tests. V. 207 OECD. Paris, 1984.
- Orekhova N. A. Hepatic effects of low-dose rate radiation in natural mouse populations (*Apodemus uralsis* and *Apodemus agrarius*): comparative interspecific analysis, *Int. J. Radiat. Biol.* 2020. Aug. Vol. 96, No. (8). P. 1038–1050. DOI: 10.1080/09553002.2020.1770362
- Reinecke A. J., Reinecke S. A. The influence of exposure history to lead on the lysosomal response in *Eisenia fetida* (*Oligochaeta*), *Ecotoxicol. Environ. Saf.* 2003. Vol. 55, No. 1. P. 30–37. DOI: 10.1016/S0147-6513(02)00086-6
- Saggiaro E. M., do Espírito Santo D. G., Sales Júnior S. F., Hauser-Davis R. A., Correia F. V. Lethal and sub-lethal effects of acetamiprid on *Eisenia andrei*: Behavior, reproduction, cytotoxicity and oxidative stress, *Ecotoxicol. Environ. Saf.* 2019. Vol. 183. P. 109572. DOI: 10.1016/j.ecoenv.2019.109572

- Soil Atlas of the Komi Republic, Pod red. G. V. Dobrovol'skogo, A. I. Taskaeva, I. V. Zaboevoy. Syktyvkar: OOO «Komi respublikanskaya tipografiya», 2010. 356 p.
- Stanovova M. V. Morphology, cytogenesis and functions of Annelida coelomocytes, *Invert. Zool.* 2019. Vol. 16, No. 3. P. 254–282. DOI: 10.15298/invertzool.16.3.06
- Svendsen C., Weeks J. M. Relevance and applicability of a simple earthworm biomarker of copper exposure. I. Links to ecological effects in a laboratory study with *Eisenia andrei*, *Ecotoxicol. Environ. Saf.* 1997a. Vol. 36, No. 1. P. 72–79. DOI: 10.1006/eesa.1996.1491
- Svendsen C., Weeks J. M. Relevance and applicability of a simple earthworm biomarker of copper exposure. II. Validation and applicability under field conditions in a mesocosm experiment with *Lumbricus rubellus*, *Ecotoxicol. Environ. Saf.* 1997b. Vol. 36, No. 1. P. 80–88. DOI: 10.1006/eesa.1996.1492
- Thomas D. J., Li J., Waters S. B., Xing W., Adair B. M., Drobna Z., Devesa V., Styblo M. Arsenic (+3 oxidation state) methyltransferase and the methylation of arsenicals, *Exp. Biol. Med.* (Maywood). 2007. Vol. 232, No. 1. P. 3–13.
- Urionabarrenetxea E., Garcia-Velasco N., Marigómez I., Soto M. Effects of elevated temperatures and cadmium exposure on stress biomarkers at different biological complexity levels in *Eisenia fetida* earthworms, *Comp. Biochem. Physiol. C. Toxicol. Pharmacol.* 2020. Vol. 231. Article number: 108735. DOI: 10.1016/j.cbpc.2020.108735
- Vivas F., Balladares S., Lobos M. G., Gaete H. Assessment toxicity of soils from areas with mining activity through the stability of the lysosomal membrane and avoidance behavior in the earthworm *Eisenia fetida*, *Bull. Environ. Contam. Toxicol.* 2022. Vol. 110, No. 1. Article number: 13. DOI: 10.1007/s00128-022-03662-9
- Vullo A. I., Vullo D. L., Basack S. B. Assessment of intensive periurban agriculture soil quality applying biomarkers in earthworms, *J. Environ. Manage.* 2023. Vol. 344. Article number: 118535. DOI: 10.1016/j.jenvman.2023.118535
- Wang Z., Cui Z. Accumulation, biotransformation, and multi-biomarker responses after exposure to arsenic species in the earthworm *Eisenia fetida*, *Toxicol. Res. (Camb.)*. 2016. Vol. 5, No. 2. P. 500–510. DOI: 10.1039/c5tx00396b
- Yadav R., Kumar R., Kumar Gupta R., Kaur T., Kiran, Kour A., Kaur S., Rajput A. Heavy metal toxicity in earthworms and its environmental implications: A review, *Environmental Advances*. 2023. Vol. 12. Article number: 100374. DOI: 10.1016/j.envadv.2023.100374
- Zhang W., Liu K., Li J., Chen L., Lin K. Uptake and depuration kinetics of lead (Pb) and biomarker responses in the earthworm *Eisenia fetida* after simultaneous exposure to decabromodiphenyl ether (BDE209), *Ecotoxicol. Environ. Saf.* 2015. Vol. 113. P. 45–51. DOI: 10.1016/j.ecoenv.2014.11.014
- Česynaitė J., Praspaliauskas M., Pedišius N., Sujetovienė G. Biological assessment of contaminated shooting range soil using earthworm biomarkers, *Ecotoxicology*. 2021. Vol. 30, No. 10. P. 2024–2035. DOI: 10.1007/s10646-021-02463-w



УДК 504.064

# ОПЫТ ПРОВЕДЕНИЯ ЛОКАЛЬНЫХ РЕКУЛЬТИВАЦИОННЫХ МЕРОПРИЯТИЙ ПО ВОССТАНОВЛЕНИЮ ТЕХНОГЕННО-ЗАСОЛЕННЫХ ПОЧВ

**НОСОВА**  
Мария Владимировна

*АО «ТомскНИПИнефть», 634027, Россия, г. Томск, пр. Мира, д. 72,  
nsmvsh@mail.ru*

**СЕРЕДИНА**  
Валентина Петровна

*доктор биологических наук, Национальный исследовательский Томский государственный университет, 634050, Россия, г. Томск, пр. Ленина, д. 36, seredina\_v@mail.ru*

**СТОВБУНИК**  
Сергей Анатольевич

*АО «ТомскНИПИнефть», 634027, Россия, г. Томск, пр. Мира, д. 72,  
StovbunikSA@tomsknipi.ru*

**Ключевые слова:**  
техногенное засоление почв  
Среднее Приобье  
легкорастворимые соли  
хлорид-ион  
опытно-промышленные испытания  
методы рекультивации

**Аннотация:** В настоящем исследовании проведен детальный анализ различных методов ремедиации почв, подвергшихся техногенному галогенезу, с особым акцентом на процессы засоления и загрязнения хлорид-ионами. Представлена оригинальная авторская концепция восстановительных мероприятий, направленная на эффективное восстановление почвенного покрова до его естественного состояния и функциональности. Экспериментальная часть работы основана на результатах рекультивационных мероприятий, выполненных на конкретном техногенно-засоленном участке в пределах Среднего Приобья. Подробно описаны методики и технологии, примененные на каждом этапе восстановительных работ, включая подготовку территории, использование специализированных реагентов и материалов, а также организацию систематического мониторинга параметров почвы в процессе ремедиации. Проведенный анализ динамики изменения концентрации хлорид-ионов в почвенных горизонтах за период с 2009 по 2023 год продемонстрировал значительное снижение содержания хлоридов. Количественные данные свидетельствуют о более чем двадцатикратном уменьшении концентрации  $Cl^-$  в верхних слоях почвы, что подтверждает высокую эффективность предложенной технологии ремедиации. Установлено, что применение разработанных методических рекомендаций не только способствует эффективному снижению концентрации ионов хлора, но и обеспечивает восстановление растительного покрова на рекультивированной территории. Это, в свою очередь, приводит к существенному уменьшению экологического ущерба, наносимого почвенным экосистемам, как в краткосрочной, так и в долгосрочной перспективе. Предложенный подход обладает высоким потенциалом для широкого внедрения в практику восстановления территорий, пострадавших от техногенного засоления, и представляет значимый вклад в повышение экологической безопасности и устойчивости окружающей среды.

© Петрозаводский государственный университет

Получена: 23 июня 2024 года

Подписана к печати: 29 сентября 2024

## Введение

Нефтяные месторождения Западной Сибири являются основным районом добычи нефти в Российской Федерации. Интенсивная разработка и эксплуатация месторождений нефтегазового профиля тесно сопряжена с локальным загрязнением всех компонентов экосистемы, в особенности почвенного покрова. Увеличение ареалов техногенно-засоленных почв – одна из актуальных экологических проблем Западной Сибири (Солнцева, 2002; Геннадиев, 2016). Их происхождение связано с аварийными разливами высокоминерализованных вод, используемых для поддержания пластового давления на нефтяных залежах. Засолению способствует также и нефтяное загрязнение земель, обусловленное сильной обводненностью сырой нефти (Середина и др., 2006). На сегодняшний день оценке пространственного распределения техногенных солевых загрязнений почв посвящены немногочисленные исследования (Wiens, 2013; Capra et al., 2015). Стоит отметить, что масштабная практика рекультивации техногенно-засоленных земель в настоящее время отсутствует. Сложность вопроса заключается как в отсутствии приемов и методических разработок для оценки характера и степени экологической опасности этого вида загрязнений, так и в трудностях, возникающих при визуальном определении границ нефтесолевого загрязнения.

За последние десять лет были предложены различные технологии рекультивации засоленных участков (Руководство по управлению..., 2017; Пунинский и др., 2020, 2021; Мещеряков и др., 2022). Однако большинство из них решают проблему локально и не являются комплексными мероприятиями по восстановлению почвенного покрова. Одним из перспективных методов считается орошение загрязненных земель пресной водой с последующим сбором и вывозом на специализированные полигоны. Хотя этот метод применяется на сельскохозяйственных землях, необходимость сбора воды после полива и ее транспортировка специализированным транспортом приводят к значительным дополнительным затратам, делая его крайне дорогостоящим и трудоемким.

Альтернативный способ удаления токсичных солей из корнеобитаемых горизонтов почвы заключается в срезке засоленного слоя грунта и его вывозе с участка. Этот метод требует использования специальной

техники, такой как землеройные машины и грузовой транспорт, что делает его высокозатратным и практически неэффективным на органомных почвах и обширных территориях. Кроме того, возникает необходимость легализовать размещение засоленного грунта на полигонах, а вынутый объем почвы восполнить чистым материалом, например торфом или песком. Однако такой подход неэффективен из-за риска накопления солей в нижележащих горизонтах, что может привести к вторичному засолению.

Механическая обработка почвы является техническим методом рекультивации, но ее применение ограничено в условиях сильно заболоченных местностей. Хотя обработка верхнего слоя ускоряет вынос легкорастворимых солей и улучшает аэрацию, благоприятствуя активности почвенных микроорганизмов, она не всегда обеспечивает необходимую эффективность в восстановлении почвенного покрова. Внесение гипса в почву способствует формированию почвенно-поглощающего комплекса за счет замещения натрия в процессах ионного обмена. Однако применение гипса требует предварительного количественного химического анализа почвы для определения оптимальной дозировки и предотвращения возможных негативных последствий.

Биологические методы рекультивации, такие как посев растений-галофитов, широко используются в сельском хозяйстве. Для эффективного рассоления почв необходимо тщательно подбирать виды галофитов, соответствующие конкретным природно-климатическим условиям и рельефу местности. Такой подход способствует постепенному восстановлению почвенного покрова и улучшению его свойств. Применение органических удобрений увеличивает содержание гуминовых веществ в почве, которое значительно снижается после разлива минерализованной воды. Однако эффективность этого метода ограничена. Например, внесение сена после вспашки предотвращает полное смыкание перемещенных слоев почвы, что ускоряет горизонтальный вынос токсичных солей. Тем не менее практика показывает, что обработка почвы фрезерованием является более предпочтительной.

Существуют также методы, основанные на использовании талых вод для ускорения выноса легкорастворимых солей, которые могут быть эффективны в условиях гумидного климата. Для усиления таяния снега применяется мульчирование поверхности по-

чвы торфом или золой. Однако этот способ может иметь двойственный эффект: хотя таяние снега способствует промыванию верхних горизонтов и снижению концентрации солей, в целом метод мало влияет на состав поверхностного стока и может приводить к образованию зон с неоднородной концентрацией легкорастворимых солей.

Рассмотренные методы рекультивации засоленных почв обладают определенными ограничениями и не всегда обеспечивают комплексное решение проблемы. Многие из них требуют значительных финансовых и трудовых ресурсов и не гарантируют долгосрочной эффективности. Это подчеркивает необходимость разработки новых, более эффективных и экономически обоснованных технологий восстановления засоленных почв, учитывающих специфические условия каждой территории и способствующих устойчивому развитию экосистем.

В связи с вышесказанным цель настоящего исследования – предложить методические рекомендации по ремедиации техногенно-засоленных почв на основании существующих технических решений и проведенных опытно-промышленных испытаний.

## Материалы

Объектом исследования послужила почва участка разлива минерализованных жидкостей на территории средней тайги Западной Сибири в пределах Ханты-Мансийского автономного округа. Очаг загрязнения возник после аварийного отказа водовода высокого давления на водораздельной равнине левобережья р. Оби. Площадь загрязнения составляет 0,6 га.

Наиболее характерным признаком солевого загрязнения почв при полевом обследовании является полная деградация растительного покрова по всей площади распространения минерализованных жидкостей. В эпицентре единично встречаются высохшие осины, выражена деградация древесно-кустарничкового яруса, на поверхности почв наблюдаются выцветы солей. В импактной зоне загрязнения в травяно-кустарничковом ярусе встречаются майник двулистный, линнея северная, костяника, хвощ лесной, вейник тупоколосковый. Общее проективное покрытие достигает 25 %. На границе загрязнения древесный ярус представлен кедром с примесью осины; в кустарничковом ярусе отмечаются рябина сибирская, багульник болотный, брусника. В травянистом ярусе преобладают сфагновые мхи, кукушкин

лен. Общее проективное покрытие в данной зоне составляет около 35 %.

Принимая во внимание высокие концентрации техногенных солей в почвах, согласно принятым классификациям почва определяется как «хемозем техногенно-засоленный» и относится к почвенной группе *Solonchaks* (Классификация и диагностика..., 2004; World Reference Base..., 2022).

На участке были приняты все необходимые меры по локализации загрязнения и недопущению распространения поллютантов на прилегающие территории. В дальнейшем участок был успешно рекультивирован по технологии, изложенной в основной части статьи.

## Методы

Отбор почвенных проб для химического анализа является важным этапом при оценке степени техногенного засоления, а также эффективности проводимых рекультивационных работ и последующего мониторинга почвенного состояния. На участке с техногенным засолением пробы отбирались в различные периоды: как во время проведения восстановительных мероприятий, так и в процессе долгосрочного мониторинга, чтобы отследить динамику изменений и оценить устойчивость достигнутых результатов.

Для обеспечения достоверности и репрезентативности данных был использован метод формирования объединенной пробы, составленной из 30 точечных проб, что соответствует требованиям ГОСТ 17.4.3.01-2017 и ГОСТ 17.4.4.02-2017. Точечные пробы отбирались равномерно по всей территории исследуемого участка с учетом особенностей техногенного засоления и специфики проводимых рекультивационных работ. Глубина отбора проб составляла до 20 см, что соответствует корнеобитаемому горизонту и позволяет оценить изменения в зоне наиболее активной биологической деятельности. Каждая проба массой не менее 100 граммов помещалась в отдельный чистый контейнер, чтобы исключить перекрестное загрязнение и сохранить первоначальные свойства образцов. Объединенная проба формировалась посредством тщательного перемешивания всех точечных проб на чистой поверхности или в специальной емкости.

Строгое соблюдение методик и стандартов при отборе проб на техногенно-засоленном участке в период рекультивации и мониторинга позволило получить достоверные и воспроизводимые результаты анализа.

Это, в свою очередь, обеспечило корректную оценку экологического состояния почв, эффективность применяемых методов восстановления и обоснование дальнейших действий по охране и рациональному использованию почвенного покрова.

Подготовка проб и определение содержания легкорастворимых солей в водной вытяжке выполнены в соответствии с ГОСТ 26423-85. Содержание хлорид-ионов определено согласно ГОСТ 26425-85 и переведено из «ммоль в 100 г почвы» в единицы измерения «ммоль(экв)/кг».

Придерживаясь указанных стандартов, удалось обеспечить высокое качество проводимых исследований и надежность полученных данных.

## Результаты

Эффективность восстановления почвенного покрова на техногенно-засоленных участках зависит от систематического мониторинга и корректировки применяемых методов ремедиации. Основной целью такого наблюдения является контроль над снижением степени засоления относительно исходного состояния, а также оценка развития самовосстановительного потенциала почв и восстановление общего проективного покрытия.

Оценка, нормирование и управление

внешними аспектами экологических функций почв направлены на регулирование их взаимодействия с окружающими природными средами, что связано с транслокационной составляющей экологического нормирования. Примером учета полифункциональности почв при создании системы экологического нормирования служит разработка нормативов по предельно допустимому содержанию загрязняющих веществ в почвах, допустимому остаточному содержанию нефти, классификации опасности отходов для окружающей среды и других аналогичных показателей. Стоит отметить, что предложенные далее методы рекультивации техногенно-засоленных почв также могут быть использованы на территориях, загрязненных при древней добыче соли и калийных руд (Митракова, 2019; Лебедева, Николаев, 2020; Новиков, Кузнецова, 2021).

Техногенное засоление почв выявляется на основе результатов химического анализа водных вытяжек, что позволяет объективно оценить степень загрязнения и эффективность проводимых восстановительных мероприятий. Ведущим ионом при солевом загрязнении почв является хлорид-ион. Ориентировочная оценка степени засоления, предложенная рядом авторов (Ковда, 1937; Зайдельман, 2017), широко используется в современной научной литературе (табл. 1).

Таблица 1. Степень засоления почв по общему содержанию солей, т.е. по величине плотного остатка

Степень засоления	Содержание солей, %
Незасоленные	Менее 0.3
Слабозасоленные	0.3–0.5
Среднезасоленные	0.5–1.0
Сильнозасоленные	1.0–2.0
Очень сильнозасоленные (в т.ч. солончаки)	Более 2.0

В соответствии с ранее проведенными исследованиями (Nosova et al., 2020, 2021), степень засоления техногенно-загрязненных почв, формирующихся в пределах средней тайги Западной Сибири, может варьировать от 0.3 до 2 %, т.е. в интервале слабозасоленные – сильнозасоленные.

В связи с ежегодным увеличением площадей загрязненных земель неоднократно предлагались технологии рекультивации засоленных участков, однако эти приемы приводят лишь к локальным улучшениям и не являются комплексными мероприятиями по восстановлению почв. Обобщая накопленный опыт по рекультивации техногенно-за-

соленных почв, можно говорить о том, что наиболее перспективными окажутся комбинации данных методов в особые комплексы. При этом комплексы рекультивации должны подбираться в зависимости от природной зоны, региона проведения восстановительных работ. Для техногенно-засоленных почв не разработана общепринятая система критериев по оценке степени и опасности засоления, как следствие, отсутствуют нормативы допустимого остаточного содержания солей после рекультивации. Эти параметры необходимы для мониторинга состояния рекультивированных участков после восстановительных работ. Исходя из анализа лите-



ратурных источников (Широкова и др., 2007; Фоминых, 2013; Мустафаев и др., 2015), составлен авторский регламент, который был использован для проведения опытно-промышленных испытаний технологии рекультивации техногенно-засоленных почв. Работы, направленные на восстановление засоленного экспериментального земельного

участка нефтяного месторождения, расположенного на территории Среднего Приобья, начались осенью 2010 г. Весь комплекс проводимых мероприятий состоял из нескольких этапов: подготовительного, технического, агротехнического и биологического (Носова, 2024) (табл. 2).

Таблица 2. Поэтапный комплекс рекультивационных мероприятий техногенно-засоленных почв

Этап рекультивационных работ	Наименование работ
Подготовительные мероприятия	Планировка участка местности с устройством искусственного микрорельефа
	Устройство замкнутого контура высотой 1.5–2 м по периметру земельного участка
	Устройство дренажной канавы
	Устройство траншей в сторону уклона рельефа
	Организация снегозадержания на засоленном участке:
	1. Устройство снежных валов
	2. Размещение снеговых запасов воды вдоль канав
	Мульчирование междурядий
	Закачка пресной воды для затопления участка (при необходимости)
	Осушение участка (откачка / вывоз промывных вод)
Технический этап	Засыпка дренажной канавы и траншей
	Фрезерование почвы
	Гипсование почв
Агротехнический этап	Известкование почв (в зависимости от удобрения)
	Гипсование (доработка вручную)
	Известкование (доработка вручную)
	В случае внесения торфа – фрезерование
	Внесение и распределение органических удобрений
Биологический этап	Посев семян трав вручную
	Посев трав механическим способом
	Повторный посев трав (при недостаточной всхожести или в случае недостижения необходимого значения проективного покрытия)
	Отбор проб для контроля процессов рассоления почв (по завершении всех этапов ремедиации)

Отбор проб почв с засоленного участка проводился на каждом из этапов проведения работ, а также в последующие годы для изучения процесса рассоления почвы. Исходные данные по содержанию солей в пределах земельного участка до начала проведения эксперимента (непосредственно после аварии) были взяты из паспорта загрязненного участка (2009 г.). Согласно протоколу, количество хлорид-ионов в верхнем почвенном горизонте объединенной пробы составило 66 866 ммоль(экв)/кг почвы. Столь высокий показатель объясняется

«залповым» выбросом минерализованной жидкости на земельный участок после порыва водовода, вследствие чего произошла глубинная пропитка почвенных горизонтов токсичными солями. В период мониторинга пробы почв отбирались и анализировались совместно с недропользователем участка. После передачи в 2010 г. данного участка в качестве опытно-промышленного полигона для апробации технологии ремедиации был произведен отбор проб. Содержание хлорид-ионов на 01.09.2010 г. составило 30 258 ммоль(экв)/кг почвы. Это означает, что после

аварии водовода высокоминерализованная жидкость пропитала почвенный профиль и частично мигрировала в сопряженные ландшафты. Поэтому первоочередным этапом работ в рамках проводимого эксперимента являлось обустройство на всей площади засоленной территории системы временных дренажных траншей в осенне-весенний период 2010–2011 гг. В течение последующих месяцев минерализованные жидкости мигрировали с дождевыми и талыми водами в дренажную канаву, обустроенную по контуру загрязненного участка, что постепенно снижало концентрацию хлорид-ионов (Носова, 2024).

Последующий мониторинг загрязненного участка был направлен на установление концентраций солей, при которых рассоление

участка за счет миграции легкорастворимых солей не происходит. Таким образом, были зафиксированы концентрации, при которых перенасыщение почвенных горизонтов солями выводит засоленную территорию из природного потенциала на долгий промежуток времени. После проведения подготовительных мероприятий концентрация хлорид-ионов снизилась в несколько раз и составила 8 602 ммоль(экв)/кг почвы на 21.06.2011 г. и 8 835 ммоль(экв)/кг почвы на 25.09.2011 г. В связи с сохранением в течение трех месяцев устойчивых, относительно стабильных концентраций хлорид-ионов было принято решение перейти к следующему этапу рекультивации техногенно-засоленного участка – механической обработке почв (рис. 1).

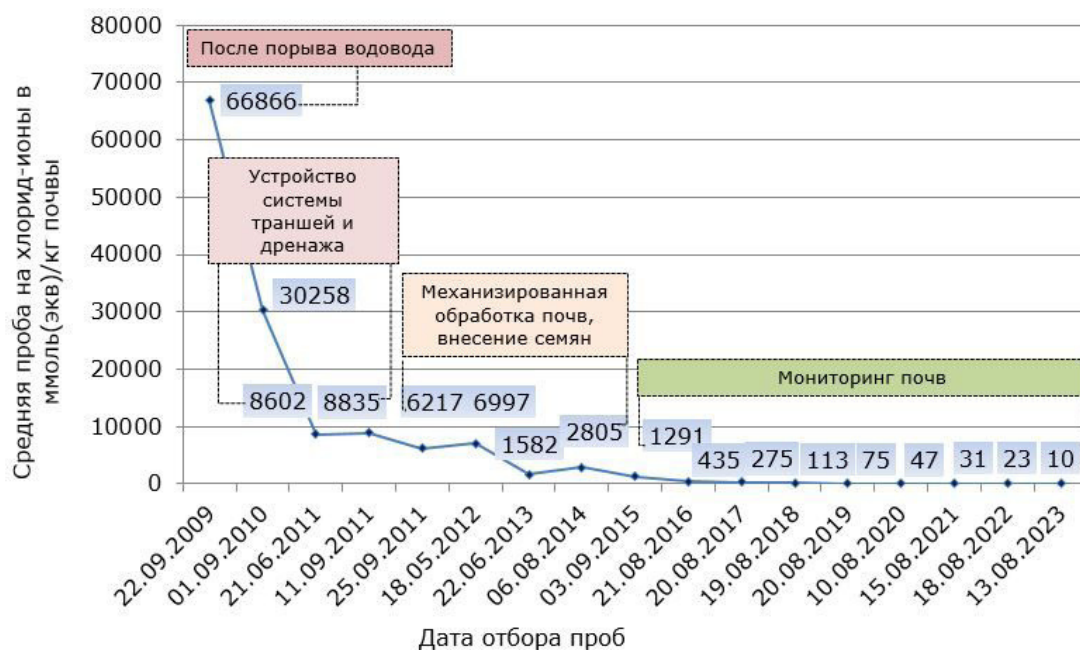


Рис. 1. Динамика изменения содержания хлорид-ионов на засоленном участке нефтяного месторождения

Fig. 1. Dynamics of changes in chloride ion content in a saline area of an oil field

Как известно, при высоком содержании солей в почвах образуется водоотталкивающий слой, который затрудняет движение воды по капиллярам почвы вглубь почвенных горизонтов. Поэтому после проведения дренажных работ необходимо рыхление и фрезерование почвы, в особенности горизонтов соленакопления для последующего улучшения водообменного баланса. С 11.09.2011 по 18.05.2012 г. на засоленной территории было проведено фрезерование с внесением гипса (3.6 т на 0.6 га) по всей площади участка, после которого также был произведен отбор почвенных проб (22.06.2013 г.).

Содержание хлорид-ионов в объединенной пробе составило 1 582 ммоль(экв)/кг почвы. Исходя из этого можно сделать промежуточный вывод, что фрезерование почвы с внесением гипса позволяет существенно снизить концентрацию токсичных солей. За две недели на засоленном участке произошло снижение концентрации хлорид-ионов практически на 30 % (Носова, 2024).

Учитывая литературные данные, позволяющие выделить солотолерантные растения (Лисс и др., 2001), а также принимая во внимание результаты собственных полевых наблюдений, были отобраны аборигенные,

местные галофиты, которые использовались для проведения заключительного этапа рекультивации – фиторемедиации. Семена трав (162 кг на 0.6 га) вносились в почву совместно с минеральными удобрениями. Итоговая травосмесь состояла из семян овсяницы луговой (55 %), полыни обыкновенной (15 %), чины лесной (15 %), клевера лугового (15 %).

## Обсуждение

Анализируя результаты отбора проб в период мониторинга в 2014 г., установлено, что количество хлорид-ионов в почве несколько увеличивается относительно результатов предыдущего года (22.06.2013 г.), динамика изменения концентрации хлорид-ионов приобретает скачкообразный характер. Как показывает химический анализ почвенных проб, отобранных в период мониторинга рекультивированного участка, содержание хлорид-ионов в корнеобитаемых горизонтах повышается с 1582 ммоль(экв)/кг почвы и составляет около 2805 ммоль(экв)/кг почвы (06.08.2014 г.). Повышение содержания хлорид-ионов связано с вторичным засолением почв. Согласно ранее проведенным исследованиям (Середина и др., 2006; Nosova et al., 2020, Носова, 2024), горизонт соленакопления может аккумулироваться в почвах на значительной глубине. В весенне-летний период при подъеме уровня грунтовых вод токсичные соли с восходящими миграционными потоками поступают из нижележащих горизонтов почвенного профиля в корнеобитаемые горизонты, обуславливая повышение их концентрации.

Таким образом, анализ почвенных проб, отобранных с участка в 2015–2023 гг., также свидетельствует о значительном улучшении экологического состояния почв после проведения рекультивационных работ. На пробных площадках загрязненного участка, которые заселены аборигенной растительностью, показатель содержания хлорид-ионов в корнеобитаемом горизонте (0–20 см) снизился с 1291 ммоль(экв)/кг почвы (2015 г.) до 10 ммоль(экв)/кг почвы (2023 г.). Постепенное снижение концентрации солей связано с биоактивными процессами, протекающими в почвах во время фиторемедиационных процессов.

Засоленный участок постепенно зарастает местными видами растений. Восстановление проективного покрытия происходит

естественным путем: от периферийной, краевой части участка к эпицентру загрязнения. В 2023 г. площадь зарастания участка местной растительностью составляла более 90 %.

Представленный опыт рекультивации засоленных участков является частью исследования экологического состояния почв в среднетаежной подзоне Западной Сибири. Опираясь на полученные результаты, в дальнейшем планируем проведение более масштабных опытно-промышленных испытаний с определением других ионов (в частности, натрия), а также изучение распределения и миграции солей по почвенному профилю.

Полученный опыт рекультивации на загрязненном участке в дальнейшем может быть использован при разработке методических рекомендаций по восстановлению техногенно-засоленных почв в условиях гумидного климата Западной Сибири.

## Заключение

Наблюдение за процессами миграции и аккумуляции солей в антропогенно-преобразованных почвах дает объективную оценку их экологического состояния. Одной из главных проблем при сдаче рекультивированных участков контролирующим органам является сложность создания равномерного по густоте и площади растительного покрова. Это связано с тем, что легкорастворимые соли, поступающие в экосистемы вследствие локальных аварийных ситуаций, аккумулируются в корнеобитаемом слое и оказывают токсическое действие на высшие растения.

При ремедиации почв необходимо использовать комбинацию различных методов, адаптированную к условиям гумидного почвообразования. Разработанные методические регламенты, а также проведенные опытно-промышленные испытания рекультивации почв, загрязненных техногенными солями, – устройство замкнутого дренажа с помощью системы траншей и последующее осушение участка (подготовительный этап); механическая обработка почв с гипсованием, фрезерованием (агротехнический этап) и внесением удобрений (технический этап); фиторемедиация аборигенными галофитами (биологический этап), подтверждают, что предложенный комплекс ремедиации почв позволяет кратно (более чем в 20 раз) снизить содержание хлорид-ионов в верхних горизонтах и восстановить растительный покров рекультивированной территории.

## Библиография

- Геннадиев А. Н. Нефть и окружающая среда // Вестник Московского университета. Серия 5: География. 2016. № 6. С. 30–39.
- ГОСТ 17.4.3.01-2017. Межгосударственный стандарт. Охрана природы. Почвы. Общие требования к отбору проб. М.: Стандартинформ, 2018. 8 с.
- ГОСТ 17.4.4.02-2017. Межгосударственный стандарт. Охрана природы. Почвы. Методы отбора и подготовки проб для химического, бактериологического, гельминтологического анализа. М.: Стандартинформ, 2018. 10 с.
- ГОСТ 26423-85. Почвы. Методы определения удельной электрической проводимости, pH и плотного остатка водной вытяжки. М.: Стандартинформ, 2011. 8 с.
- ГОСТ 26425-85. Почвы. Методы определения иона хлорида в водной вытяжке. М.: Государственный комитет СССР, 1985. 9 с.
- Зайдельман Ф. Р. Мелиорация почв : Учебник. 4-е изд., испр. и доп. М.: КДУ, 2017. 290 с.
- Ковда В. А. Солончаки и солонцы. М.: Академия наук СССР, 1937. 246 с.
- Лебедева О. С., Николаев И. А. Рекультивация засоленных почв в местах древней добычи соли // Почвоведение. 2020. № 3. С. 29–36.
- Лисс О. А., Абрамова Л. И., Аветов Н. А., Березина Н. А. Болотные системы Западной Сибири и их природоохранное значение / Под ред. д. б. н. профессора В. Б. Кунаева. Тула: Гриф и К, 2001. 584 с.
- Мещеряков М. П., Мещерякова Е. Г., Хавроница В. Н., Якубов В. В. Зотов В. Г., Мещеряков И. М. Способ очистки и рекультивации нефтезагрязненных почв. Патент Российской Федерации № 2789008. ФГБОУ ВО Волгоградский ГАУ, 2022.
- Митракова Н. В. Оценка биологической активности и токсичности почв и техногенных поверхностных образований в Пермском Прикамье : Дис. ... канд. биол. наук. Тюмень, 2019. 259 с.
- Мустафаев Ж. С., Козыкеева А. Т., Безбородов Ю. Г., Карлыханов Т. К., Абдешев К. Б. Технология промывки засоленных почв с учетом экологического ограничения // Проблемы управления водными и земельными ресурсами: Материалы Междунар. форума. М.: Изд-во РГАУ-МСХА, 2015. С. 31–41.
- Новиков В. П., Кузнецова А. Г. Методы снижения техногенного засоления почв в условиях добычи калийных руд // Геоэкология. 2021. № 2. С. 30–37.
- Носова М. В. Влияние нефтесолевого загрязнения на экологическое состояние почв поймы реки Оби в условиях среднетаежной подзоны Западной Сибири : Дис. ... канд. биол. наук. Томск, 2024. 213 с.
- Пунинский В. С., Кизяев Б. М., Шевченко В. А. Способ биомелиорации засоленных сухостепных, полупустынных земель в зоне ветровой эрозии и комбинированный агрегат для его осуществления. Патент Российской Федерации № 2760480. ФГБНУ ВНИИГиМ им. А. Н. Костякова, 2021.
- Пунинский В. С., Шевченко В. А. Комбинированный агрегат биомелиорации земель с переработкой лесокустарника для утилизации щепы, древесной золы и подсева семян. Патент Российской Федерации № 2740173. ФГБНУ ВНИИГиМ им. А. Н. Костякова, 2020.
- Руководство по управлению засоленными почвами / Под ред. Р. Варгаса. Rome: FAO, 2017. 153 с.
- Середина В. П., Андреева Т. А., Алексеева Т. П., Бурмистрова Т. И., Терещенко Н. Н. Нефтезагрязненные почвы: свойства и рекультивация. Томск: НИ ТПУ, 2006. 270 с.
- Солнцева Н. П. Эволюционные тренды почв в зоне техногенеза // Почвоведение. 2002. № 1. С. 9–16.
- Фоминих Д. Е. Техногенное засоление почв как геоэкологический фактор при разработке нефтяных месторождений Среднего Приобья : Дис. ... канд. геол.-минерал. наук. Томск, 2013. 165 с.
- Широкова Ю. И., Полуашова Г., Ражабов К., Кошеков Р. Эффективность промывных поливов // Исследования в сфере ирригации и дренажа: Материалы Междунар. науч.-практ. конф. Алматы, 2007. С. 1–14.
- Шишов Л. Л., Тонконогов В. Д., Лебедева И. И., Герасимова М. И. Классификации и диагностика почв России. Смоленск: Ойкумена, 2004. 342 с.
- Capra G. F., Ganga A., Grilli E., Vacca S., Buondonno A. A review on anthropogenic soils from a worldwide perspective // Journal of Soils and Sediments. 2015. № 15. P. 1602–1618. DOI: 10.1007/s11368-015-1110-x
- Nosova M. V., Seredina V. P., Fedorchuk I. M. Transformation features of the main physicochemical and physical parameters of oil-contaminated alluvial soils in humid soil formation environment (Western Siberia) // IOP Conference Series: Earth and Environmental Science. 2021. № 723. P. 1–6. DOI: 10.1088/1755-1315/732/5/052029
- Nosova M. V., Seredina V. P., Rybin A. S. Ecological State of Technogeneous Saline Soil of Oil-Contaminated Alluvial Ecosystems and Their Remediation Techniques // IOP Conference Series: Materials Science and Engineering. 2020. № 921. P. 1–7. DOI: 10.1088/1757-899X/921/1/012018

- Wiens J. A. Oil in the environment: legacies and lessons of the Exxon Valdez oil spill. United Kingdom: Press Cambridge University, 2013. 482 p.
- World Reference Base for Soil Resources. International Soil Classification System for Naming Soils and Creating Legends for Soil Maps World Soil Resources Reports. Rome: FAO, 2022. № 106. P. 181.

# EXPERIENCE IN CONDUCTING LOCAL RECLAMATION MEASURES TO RESTORE TECHNOGENICALLY SALINE SOILS

**NOSOVA**  
Maria Vladimirovna

*JSC TomskNIPIneft, 634027, Russia, Tomsk, Mira Ave., 72,  
nsmvsh@mail.ru*

**SEREDINA**  
Valentina Petrovna

*D.Sc., National Research Tomsk State University, 634027, Russia, Tomsk,  
Mira Ave., 72, seredina\_v@mail.ru*

**STOVBUNIK**  
Sergei Anatolyevich

*JSC TomskNIPIneft, 634027, Russia, Tomsk, Mira Ave., 72,  
StovbunikSA@tomsknipi.ru*

## Keywords:

technogenic soil  
salinization  
Middle Ob region  
lightly soluble salts  
chloride ion  
pilot testing  
reclamation methods

**Summary:** In this study, a detailed analysis of various methods of remediation of soils subjected to technogenic halogenesis was carried out, with special emphasis on the processes of salinization and contamination with chloride ions. An original author's three-stage concept of restoration measures aimed at effective remediation of the soil cover to its natural state and functionality is presented. The experimental part of the work is based on the results of reclamation measures carried out on a specific technogenically saline site within the Middle Ob region. The methods and technologies applied at each stage of restoration work are described in detail, including the preparation of the territory, the use of specialized reagents and materials, as well as the organization of systematic monitoring of soil parameters during the remediation process. The analysis of the dynamics of changes in the concentration of chloride ions in soil horizons for the period from 2009 to 2023 showed a significant decrease in the content of chlorides. Quantitative data indicate a more than twenty-fold decrease in the concentration of  $\text{Cl}^-$  in the upper soil layers, which confirms the high efficiency of the proposed remediation technology. It was established that the application of the developed methodological recommendations not only contributes to an effective reduction in the concentration of chlorine ions, but also ensures the restoration of vegetation cover on the reclaimed territory. This, in turn, leads to a significant reduction in the environmental damage caused to soil ecosystems, both in the short and long term. The proposed approach has a high potential for widespread implementation in the practice of restoration of territories affected by technogenic salinization, and represents a significant contribution to improving safety and sustainability of the environment.

**Received on:** 23 June 2024

**Published on:** 29 September 2024

## References

- Capra G. F., Ganga A., Grilli E., Vacca S., Buondonno A. A review on anthropogenic soils from a worldwide perspective, *Journal of Soils and Sediments*. 2015. No. 15. R. 1602–1618. DOI: 10.1007/s11368-015-1110-x
- Fominyh D. E. Technogenic soil salinization as a geo-ecological factor in the development of oil fields in the Middle Ob region: Dip. ... kand. geol, mineral. nauk. Tomsk, 2013. 165 p.
- Gennadiev A. N. Oil and the environment, *Vestnik Moskovskogo universiteta. Seriya 5: Geografiya*. 2016. No. 6. P. 30–39.
- Guidance on saline soil management, Pod red. R. Vargasa . Rome: FAO, 2017. 153 p.
- Interstate standard. Nature conservation. Soils. General sampling requirements. M.: Standartinform, 2018. 8 p.
- Interstate standard. Nature conservation. Soils. Methods of sampling and preparation of samples for chemical, bacteriological, helminthological analysis. M.: Standartinform, 2018. 10 p.
- Kovda V. A. Salt marshes and alcali soils. M.: Akademiya nauk SSSR, 1937. 246 p.
- Lebedeva O. S. Nikolaev I. A. Reclamation of saline soils in ancient salt mining areas, *Pochvovedenie*. 2020.

No. 3. P. 29–36.

- Liss O. A. Abramova L. I. Avetov N. A. Berezina N. A. Swamp systems of Western Siberia and their environmental significance, Pod red. d. b. n. professora V. B. Kunaeva. Tula: Grif i K, 2001. 584 p.
- Mescheryakov M. P. Mescheryakova E. G. Havronina V. N. Yakubov V. V. Zotov V. G. Mescheryakov I. M. Method for cleaning and reclamation of oil-contaminated soils. Patent Rossiyskoy Federacii No. 2789008. FGBOU VO Volgogradskiy GAU, 2022.
- Mitrakova N. V. Assessment of biological activity and toxicity of soils and technogenic surface formations in the Perm Kama region: Dip. ... kand. biol. nauk. Tyumen', 2019. 259 p.
- Mustafaev Zh. S. Kozykeeva A. T. Bezborodov Yu. G. Karlyhanov T. K. Abdeshev K. B. Technology for washing saline soils taking into account environmental restrictions, Problemy upravleniya vodnymi i zemel'nymi resursami: Materialy Mezhdunar. foruma. M.: Izd-vo RGAU-MSHA, 2015. P. 31–41.
- Nosova M. V. The influence of oil-salt pollution on the ecological state of soils in the floodplain of the Ob River in the conditions of the middle taiga subzone of Western Siberia: Dip. ... kand. biol. nauk. Tomsk, 2024. 213 p.
- Nosova M. V., Seredina V. P., Fedorchuk I. M. Transformation features of the main physicochemical and physical parameters of oil-contaminated alluvial soils in humid soil formation environment (Western Siberia), IOP Conference Series: Earth and Environmental Science. 2021. No. 723. R. 1–6. DOI: 10.1088/1755-1315/732/5/052029
- Nosova M. V., Seredina V. P., Rybin A. S. Ecological State of Technogeneous Saline Soil of Oil-Contaminated Alluvial Ecosystems and Their Remediation Techniques, IOP Conference Series: Materials Science and Engineering. 2020. No. 921. R. 1–7. DOI: 10.1088/1757-899X/921/1/012018
- Novikov V. P. Kuznecova A. G. Methods for reducing technogenic soil salinization in conditions of potassium ore mining, *Geoekologiya*. 2021. No. 2. P. 30–37.
- Puninskiy V. S. Kizyaev B. M. Shevchenko V. A. A method of bioreclamation of saline dry-steppe, semi-desert lands in the zone of wind erosion and a combined unit for its implementation. Patent Rossiyskoy Federacii No. 2760480. FGBNU VNIIGiM im. A. N. Kostyakova, 2021.
- Puninskiy V. S. Shevchenko V. A. Combined unit for bioreclamation of land with processing of forest shrubs for the disposal of wood chips, wood ash and sowing of seeds. Patent Rossiyskoy Federacii No. 2740173. FGBNU VNIIGiM im. A. N. Kostyakova, 2020.
- Seredina V. P. Andreeva T. Alekseeva T. P. Burmistrova T. I. Tereschenko N. N. Oil-contaminated soils: properties and remediation. Tomsk: NI TPU, 2006. 270 p.
- Shirokova Yu. I. Poluashova G. Razhabov K. Koshekov R. Efficiency of flushing irrigation, *Issledovaniya v sfere irrigacii i drenazha: Materialy Mezhdunar. nauch, prakt. konf. Almaty*, 2007. P. 1–14.
- Shishov L. L. Tonkonogov V. D. Lebedeva I. I. Gerasimova M. I. Classification and diagnostics of soils in Russia. Smolensk: Oykumena, 2004. 342 p.
- Soils. Methods for determining chloride ion in aqueous extract. M.: Gosudarstvennyy komitet SSSR, 1985. 9 p.
- Soils. Methods for determining electrical conductivity, pH and solid residue of aqueous extract. M.: Standartinform, 2011. 8 p.
- Solnceva N. P. Evolutionary trends of soils in the technogenesis zone, *Pochvovedenie*. 2002. No. 1. P. 9–16.
- Wiens J. A. Oil in the environment: legacies and lessons of the Exxon Valdez oil spill. United Kingdom: Press Cambridge University, 2013. 482 p.
- World Reference Base for Soil Resources. International Soil Classification System for Naming Soils and Creating Legends for Soil Maps World Soil Resources Reports. Rome: FAO, 2022. No. 106. P. 181.
- Zaydel'man F. R. Soil reclamation: Uchebnik. 4-e izd., ispr. i dop. M.: KDU, 2017. 290 c.



УДК 597.2/.5:574.91(282.247.133)

# ФЕНОТИПИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ЧУЖЕРОДНЫХ ВИДОВ ПРИ РАЗНЫХ МЕХАНИЗМАХ ВСЕЛЕНИЯ В БАССЕЙН Р. ВЫЧЕГДА

**РАФИКОВ**  
Руслан Раисович

кандидат биологических наук, Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук, 167982, г. Сыктывкар, ГСП-2, ул. Коммунистическая, 28, rafikov@ib.komisc.ru

**Ключевые слова:**  
белоглазка  
ротан-головешка  
вселенцы  
фенотипическое  
разнообразие  
европейский северо-восток России  
Вычегда

**Аннотация:** В работе представлено описание морфологического разнообразия чужеродных для бассейна р. Вычегда популяций белоглазки и ротана-головешки. Их вселение произошло в результате разных механизмов инвазии – самостоятельного расселения и акклиматизации. Показано, что белоглазка широко распространилась по магистральному руслу р. Вычегда, вплоть до верхнего течения, а акклиматизированный ротан обитает в нескольких пожарных водоемах дачных обществ в районе среднего течения реки. Сравнение морфологических описаний выборки белоглазки с ее номинативной формой позволило установить более широкий размах изменчивости количества лучей в анальном плавнике и тычинок на первой жаберной дуге. Для ротана также отмечено большее число лучей в грудном и спинном плавниках. Данные изменения можно расценивать как результат адаптации исследованных популяций чужеродных видов к обитанию в условиях приобретенной части ареала. С помощью показателя  $\mu$  Животовского выявлен сходный уровень внутривидового морфологического разнообразия выборок ротана и белоглазки. Это может указывать на общность протекающих процессов при вселении вида на новую территорию. Однако частота асимметричного проявления на признак в выборке ротана оказалась высокой (4 балла) и соответствовала уровню значительного отклонения от нормы. На основании проделанной работы выдвинута гипотеза о том, что популяция, формирующаяся из небольшого числа особей в водоеме малой площади, испытывает большее воздействие экологических факторов на период раннего онтогенеза по сравнению с самостоятельно расселяющимися по руслам рек видами. Предполагается, что в основе данного процесса лежат эффекты «основателя» и «горлышка бутылки».

© Петрозаводский государственный университет

**Рецензент:** А. Д. Быков

**Получена:** 18 мая 2024 года

**Подписана к печати:** 27 сентября 2024

## Введение

Активное хозяйственное освоение водных экологических систем в XX в. привело к становлению проблемы биологических инвазий, т.е. миграции и вселению гидробионтов за пределы своих «материнских» ареалов (Биологические инвазии..., 2004; Стерлигова, Ильмаст, 2009). К антропогенно-обусловленным причинам расселения видов относятся преобразование среды обитания или изменение ее экологических характери-

стик, целенаправленная интродукция и реинтродукции видов, а также случайное вселение (Биологические инвазии..., 2004).

Для водных экологических систем данная проблема наиболее актуальна, поскольку при их трансформации устраняются географические барьеры для распространения обитающих в них гидробионтов. В результате данного процесса возможно изменение состава и структуры рассматриваемых сообществ, что приводит к экологическим и



экономическим последствиям (Lodge, 1993).

Одним из интересных аспектов исследования инвазионного процесса является изучение фенотипического разнообразия чужеродных видов. Известно, что внутривидовая изменчивость количественных признаков является результатом сложной системы взаимодействия генофонда группы и условий конкретной ландшафтно-географической зоны (Кирпичников, 1987; Павлов, 2007). Сильно различающаяся численность стартовых группировок (от нескольких единиц до сотен тысяч) при разных путях инвазии, а также воздействие естественного отбора в конечном итоге формируют определенное фенотипическое разнообразие популяций чужеродных видов, которое представляет основу для их возможной дифференциации.

В бассейне реки Вычегда, являющейся одной из крупнейших рек Республики Коми, в XX–XXI вв. произошла натурализация белоглазки *Ballerus sapa* (Pallas, 1814). Основными источниками вселения здесь явились гидротехнические сооружения, среди которых наибольшую роль в процессе расселения сыграли каналы, соединяющие бассейны крупнейших речных систем (Новоселов, 2000).

Иной коридор инвазий представлен различными искусственными водоемами, среди которых, помимо водохранилищ, есть даже незначительные по площади пожарные водоемы и карьеры (Захаров, Бознак, 2011; Рафиков 2016). Так, например, в пожарных водоемах дачных обществ в нескольких километрах от г. Сыктывкара обнаружен ротан-головешка *Percottus glenii* Dybowski, 1877, вселенный туда аквариумистами или рыбаками-любителями в 90-х годах прошлого столетия (Бознак, 2004).

Неоднородность условий формирования популяций рассматриваемых видов и разная численность их стартовых группировок позволяют нам предположить, что показатели морфологического разнообразия и стабильность развития особей в популяциях ротана-головешки и белоглазки могут отличаться.

Наблюдения за процессами инвазии дают возможность выявить происходящие изменения рыбной части сообщества крупных речных систем европейского северо-востока России, что необходимо для прогнозирования возможных экологических и экономи-

ческих последствий. Изучение биологических особенностей популяций чужеродных видов, характеризующихся разными механизмами (способами) инвазии, позволит оценить процесс адаптации вида к новым условиям обитания, внести вклад в понимание причин и направленности микроэволюционного процесса при расселении видов.

Цель данной работы – описать фенотипическое разнообразие популяций белоглазки и ротана-головешки в пределах бассейна р. Вычегда.

## Материалы

Материал, использованный для данной работы, собирался крючковыми и сетными орудиями лова в нескольких малых прудах (район расположения – N 61°40'56.8» E 50°45'48.0») на территории дачных массивов с 2012 по 2014 г., а также русловой части р. Вычегда в районе г. Сыктывкара с 2022 по 2024 г. Объем обработанного материала составил: две выборки по 30 экз. ротана-головешки и 31 экз. белоглазки. Также для сравнительного анализа использована выборка леща в количестве 34 экз. из того же района отлова (рис. 1).

Площадь малых прудов, где обитает ротан, составляет от 3 до 6 га, грунт песчаный с наилком. Вдоль берегов произрастают лиственные и хвойные породы деревьев, а также отмечены заросли рогоза и различных видов осок. Вода имеет коричневатую окраску с прозрачностью около 0.9 м по диску Секки. По результатам гидрохимического анализа, проведенного на базе лаборатории «Экоаналит» Института биологии Коми НЦ УрО РАН, вода относится к гидрокарбонатно-кальциевому классу 1-го типа с повышенным содержанием ионов натрия и калия. Минерализация составила до 300 мг/л, что в два раза выше, чем в пойменных водоемах бассейна среднего течения р. Вычегда. В летний период отмечено большое количество нитчатых водорослей, покрывающих собой дно водоема, а также зарастание поверхности водного зеркала исследованных прудов ряской малой *Lemna minor* L.

Более высокая минерализация, содержание азота и фосфора, а также интенсивное развитие водорослей свидетельствуют о происходящем антропогенном эвтрофировании указанных водных объектов (Рафиков, 2018).

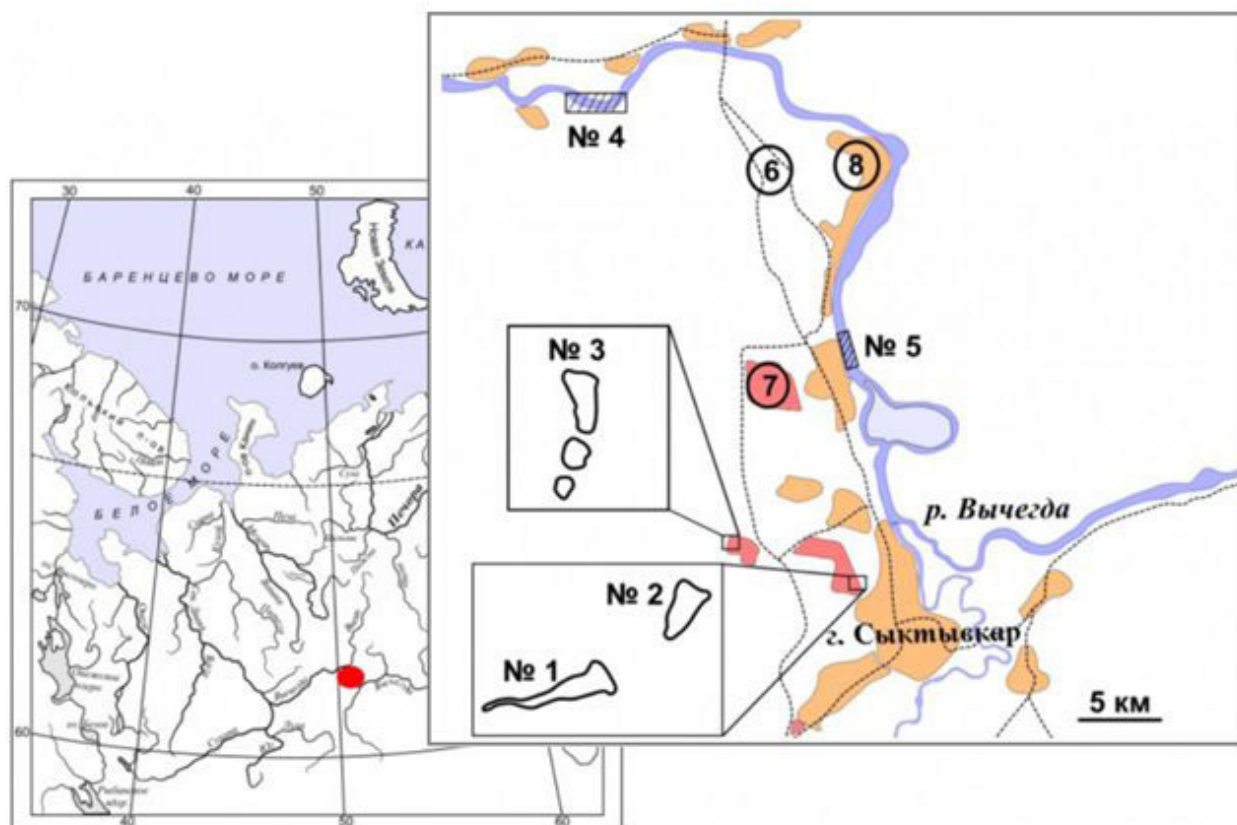


Рис. 1. Карта-схема района исследования в бассейне р. Вычегда. Условные обозначения: № 1 и 2 – места отлова ротана в дачном массиве «Дырнос», № 3 – место поимки ротана в дачном массиве «Находка», № 4–5 – места отлова белоглазки и леща в русле р. Вычегда, 6 – автодороги, 7 – дачи, 8 – населенные пункты

Fig. 1. Schematic map of the research area in the Vychehda River basin. Symbols: 1 and 2 – ponds, places of catching Chinese sleeper in the dacha community "Dyrnos", 3 – pond, place of catching Chinese sleeper in the dacha community "Nakhodka", 4–5 – places of catching white-eye bream and eastern bream in the Vychehda River, 6 – highways, 7 – dachas, 8 – settlements

## Методы

Обработку материала проводили в лабораторных условиях по стандартным методикам (Правдин, 1966), используя для подготовки данной работы лишь группу стабильных в онтогенезе меристических признаков:  $ll$  – число прободенных чешуй в боковой линии (для ротана *squma* – число поперечных рядов чешуй в боку тела),  $D$  или  $D_2$ ,  $A$ ,  $V$ ,  $P$  – число ветвистых лучей соответственно в спинном (для ротана во втором спинном), анальном, брюшном и грудном плавнике,  $sp. br.$  – число тычинок на 1-й жаберной дуге,  $vert.$  – общее число позвонков. Для более точного определения количества лучей в плавниках и тычинок на первой жаберной дуге указанные структуры окрашивали ализариновым красным (Якубовский, 1970). Значения парных морфологических признаков представлены по левой стороне тела. При наличии сросшихся позвонков их количество было определено по остаткам

сочленовых поверхностей и остистым отросткам, произведен перерасчет их общего количества.

Статистическая обработка данных проведена с использованием программного пакета PAST 3.25. Вследствие отсутствия полового диморфизма по всем исследованным меристическим признакам выборки представлены смешанным по половому составу материалом. Значение признаков номинативных форм представлено из монографии «Атлас пресноводных рыб России» (Атлас..., 2003).

Для оценки стабильности развития чужеродных видов проведено определение частоты асимметричного проявления на признак (Захаров и др., 2000) в билатеральных морфологических признаках (*squma* или  $ll$ ,  $P$ ,  $V$ ,  $sp. br.$ ), определен уровень морфологического разнообразия с применением коэффициента вариации, показателя ( $\mu$ ) Животовского и доли ( $h$ ) редких морф (Животовский, 1980) на основании семи признаков, указанных в табл. 1 и 3.

## Результаты

На фоне достаточно интенсивного рыболовства, сосредоточенного в рассматриваемом водотоке, хозяйственно ценных (сиг обыкновенный, хариус европейский) и крупных частичковых (щука, лещ) видов рыб, увеличивается промысловое значение менее ценных представителей ихтиофауны, одним из которых является расселяющаяся белоглазка. В бассейне р. Северная Двина она стала отмечаться в 1960-х гг., а в р. Вычегда – в начале 1970-х гг. (Соловкина, 1975; Новоселов, 2000). На сегодняшний день данный вид освоил русловые биотопы достаточно обширной территории бассейна р. Северная Двина, в т.ч. нижнее и среднее течения (до района с. Усть-Кулом) самого крупного притока – р. Вычегда.

Нам неизвестно, как именно (посредством аквариумистов или рыбаков-любителей) ротан-головешка был акклиматизирован в пруды дачного общества возле г. Сыктывкара, однако необходимо отметить, что по прошествии двух десятилетий спектр водоемов, где он был обнаружен, увеличился. Помимо озер № 1 и 2, где отобран материал, обнаружены особи ротана в других пожарных водоемах (№ 3) на удалении 10 км от первого места обнаружения (см. рис. 1). В иных водных объектах бассейна р. Вычегда данный вид пока не зафиксирован.

Величина и диапазон изменчивости меристических признаков белоглазки и ротан-головешки из бассейна р. Вычегда (см. табл. 1) соответствуют их видовым стандартам по большей части показателей (Атлас..., 2003). Однако необходимо отметить, что белоглазка характеризуется большим количеством лучей в анальном плавнике и тычинок на жаберной дуге. Ротан, в свою очередь, имеет большее число лучей в грудном и спинном плавниках. При анализе опубликованных данных обнаружены разнонаправленные значимые отличия с указанными выборками. Например, ротан из водоемов Республики Коми значимо отличается ( $Tst = 4$  при  $p < 0.05$ ) меньшим количеством ветвистых лучей во втором спинном и анальном ( $Tst = 7.5$  при  $p < 0.05$ ) плавниках по сравнению с нативной популяцией из района г. Хабаровска. Однако какая-либо географическая обусловленность (зависимость от широты местности) этих изменений не прослеживается.

Результаты, полученные на основании морфологических описаний одних и тех же признаков (указаны в табл. 1 и 3),

свидетельствуют о том, что популяционное разнообразие белоглазки ( $\mu = 3.61 \pm 0.11$  и  $h = 0.14 \pm 0.02$ ) и ротана ( $\mu = 3.44 \pm 0.12$  и  $3.45 \pm 0.09$ ;  $h = 0.15 \pm 0.03$  и  $0.09 \pm 0.02$ ) достоверно не различаются. В то же время показатель частоты асимметричного проявления на признак и его балльная оценка для ротан-головешки указывают на существенные отклонения стабильности индивидуального развития его выборок от нормы (табл. 2).

Одним из факторов успешной натурализации вселенцев является их филогенетическое сходство с аборигенными видами рыб (Xu et al., 2024). Так, например, для белоглазки, активно расселяющейся по магистральному руслу р. Вычегда, можно указать близкородственный вид – лещ *Abramis brama* (Linnaeus, 1758). Это довольно широко распространенный и массовый вид в бассейне изучаемой реки. Морфологическое разнообразие его выборки оказалось выше ( $3.93 \pm 0.11$ ,  $Tst = 2.1$  при  $p < 0.05$ ), чем у белоглазки, при отсутствии значимых различий в уровне асимметрии.

Наибольший вклад в показатель общей морфологической изменчивости леща и белоглазки внесли одни и те же морфологические структуры, среди которых: число прободенных чешуй в боку тела, ветвистых лучей в анальном плавнике и количество жаберных тычинок (см. табл. 3).

## Обсуждение

Рассматриваемые виды рыб очень отличаются по своим предпочтениям к главным экологическим характеристикам, что подтверждается принадлежностью к разным фаунистическим комплексам рыб (Никольский, 1980). Так, например, белоглазка относится к понтокаспийскому ихтиокомплексу, а ротан-головешка – к китайскому равнинному. Однако, несмотря на то, что основная черта представителей понтокаспийского ихтиокомплекса – это теплолюбивость, близкое филогенетическое сходство белоглазки с широко распространенным в данном бассейне лещом может свидетельствовать о ее предрасположенности к расселению в условиях Севера (Xu et al., 2024). На сегодняшний день белоглазка расселилась по руслу Северной Двины и вплоть до верхнего течения одного из крупных притоков – р. Вычегда.

Представители китайского равнинного комплекса имеют высокий инвазивный потенциал, что позволило им расселиться по всей России, сопредельным странам и не только (Решетников, 2009; Интересова, 2016;

Таблица 1. Значения меристических признаков ротана-головешки по нашим и опубликованным данным

Район поимки, широта	Значение морфологического признака							Источник
	<i>squma</i>	$D_2$	<i>A</i>	<i>V</i>	<i>P</i>	<i>sp. br.</i>	<i>vert.</i>	
Номинативная форма	36–43	9–11	7–10	5	10–14	11–14	-	Атлас..., 2003
Респ. Коми, пруды (61°)	36–43	8–12	6–10	5	14–18	10–14	29–31	Наши данные (объединенная выборка, $n = 60$ )
	$38.5 \pm 0.2$	$9.9 \pm 0.1$	$8.2 \pm 0.1$	5	$15.5 \pm 0.1$	$11.9 \pm 0.1$	$29.8 \pm 0.1$	
Архангельская обл., озеро (62°)	-	8–11	7–11				29–31	Касьянов, Горошкова, 2012
	-	10.1 $\pm$ 0.2	9.1 $\pm$ 0.2				30.0 $\pm$ 0.1	
г. Хабаровск, старица (48°)	-	9–12	9–12	-	-	-	29–31	Щербакова и др., 2017
	-	10.8 $\pm$ 0.2	9.9 $\pm$ 0.2	-	-	-	30.2 $\pm$ 0.1	
г. Саранск, озеро (54°)	-	10–12	8–12	-	-	-	29–31	Сусляев и др., 2016
	-	10.8 $\pm$ 0.2	9.3 $\pm$ 0.2	-	-	-	29.9 $\pm$ 0.1	
Подмосковье, карьер (55°)	-	6–12	6–11	4–5	8–15	-	-	Шемонаев, Кириленко, 2013
	-	10	8	5	11	-	-	
Томская обл., пруд (56°)	-	10–12	8–10	5	10–14	10–13	-	Богданов, 2023
	-	11.3 $\pm$ 0.1	9.0 $\pm$ 0.2	5	13.1 $\pm$ 0.2	10.9 $\pm$ 0.1	-	
Самарская обл., озеро (53°)	-	9–12	8–11	5	15–18	-	-	Журавлев, 2012
	-	10.9 $\pm$ 0.1	9.7 $\pm$ 0.1	5	16.7 $\pm$ 0.1	-	-	
Иркутское вод-ще (52°)	38–44	12–14	10–13	5	15–17	-	-	Nikolić et al., 2021
	41	13	11.5	5	16.2	-	-	
Верхнее течение р. Обь, пойма (53°)	36–42	10–12	8–10	-	11–14	11–12	28–30	Журавлев, 2012
	$37.7 \pm 0.3$	$11.0 \pm 0.1$	$9.1 \pm 0.1$	-	$12.3 \pm 0.1$	$11.1 \pm 0.1$	$28.4 \pm 0.1$	
Сербия, пойма р. Дунай (44°)	-	9–13	7–11	3–6	12–14	-	-	Nikolić et al., 2021
	-	10.4 $\pm$ 0.1	9.7 $\pm$ 0.1	3.3 $\pm$ 0.1	13.0 $\pm$ 0.1	-	-	

Примечание. Над чертой – пределы варьирования, под чертой – среднее значение признака  $\pm$  его ошибка (при наличии).

Таблица 2. Значения показателей морфологического разнообразия и флуктуирующей асимметрии исследованных выборок белоглазки, леща и ротана-головешки

Вид	Число особей	ЧАП/П	Балл	Показатель Животовского ( $\mu$ )	Доля редких морф ( $h$ )
Белоглазка	31	$0.26 \pm 0.03$	1	$3.61 \pm 0.11$	$0.14 \pm 0.02$
Лещ	34	$0.30 \pm 0.04$	2	$3.93 \pm 0.11$	$0.13 \pm 0.02$
Ротан озеро № 1	30	$0.36 \pm 0.04$	3	$3.45 \pm 0.09$	$0.09 \pm 0.02$
Ротан озеро № 2	30	$0.40 \pm 0.04$	4	$3.44 \pm 0.12$	$0.15 \pm 0.03$

Примечание. ЧАП/П – частота асимметричного проявления на признак, балл – балльная оценка показателя асимметрии.

Таблица 3. Основные показатели изменчивости меристических признаков белоглазки и леща из бассейна р. Вычегда

Признак	Белоглазка (n = 31)					Лещ (n = 34)					
	min–max	$X \pm x_m$	CV	m	$\mu$	min–max	$X \pm x_m$	CV	m	$\mu$	
II	49–54	$51.8 \pm 0.2$	2.3	6	$5.3 \pm 0.4$	52–60	$55.4 \pm 0.4$	3.1	9	$8.2 \pm 0.5$	
D	8	8	0	1	$1.0 \pm 0.0$	9–10	$9.1 \pm 0.1$	3.2	2	$1.6 \pm 0.1$	
A	36–43	$40.0 \pm 0.3$	4.5	8	$7.3 \pm 0.4$	23–28	$25.6 \pm 0.2$	5.3	6	$5.7 \pm 0.2$	
V	7–8	$8.0 \pm 0.1$	2.3	2	$1.4 \pm 0.2$	8–9	$8.0 \pm 0.1$	2.2	2	$1.3 \pm 0.2$	
P	16–18	$16.7 \pm 0.1$	3.4	3	$2.6 \pm 0.2$	16–17	$16.5 \pm 0.1$	3.1	2	$2.0 \pm 0.0$	
sp. br.	20–25	$22.2 \pm 0.2$	5.9	6	$5.4 \pm 0.3$	21–27	$24.0 \pm 0.3$	6.2	7	$6.1 \pm 0.4$	
vert.	45–47	$46.4 \pm 0.1$	1.2	3	$2.5 \pm 0.2$	43–45	$44.1 \pm 0.1$	1.3	3	$2.7 \pm 0.2$	
Уровень морфологического разнообразия, рассчитанный по выборке ( $\mu$ )					$3.6 \pm 0.1$						$3.9 \pm 0.1$

Примечание. min–max – пределы варьирования,  $x \pm x_m$  – среднее значение признака  $\pm$  его ошибка, CV – коэффициент вариации, m – количество вариантов (морф),  $\mu$  – показатель Животовского.

Кудерский, 2015; Лукина, 2011). В частности, ротан характеризуется такими особенностями, как короткий жизненный цикл, широкий спектр питания и значительный уровень толерантности к различным экологическим факторам (Касьянов, Горошкова, 2012). Данные виды можно рассматривать как пример разных механизмов вселения – саморасселения и целенаправленного или случайного вселения малой группой.

Проведенное исследование показало, что размах изменчивости выборок белоглазки и ротана-головешки на приобретенной части ареала по некоторым морфологическим признакам выходит за пределы ранее описанной номинативной формы изучаемых видов (Атлас..., 2003).

Известно, что число элементов в некоторых скелетных структурах рыб может не только отражать наследственную норму реакции, сформировавшуюся в процессе адаптации вида к условиям конкретной локальной ландшафтно-географической зоны, но также быть связано с температурой окружающей среды, при которой проходит ранний онтогенез (Кожара и др., 1996; Ершов, 2003). Нативные популяции ротана-головешки практически не обитали севернее 54° с.ш., а белоглазки севернее 59–60° с.ш. Известно, что значительный уровень изменчивости может наблюдаться в группировках, обитающих в неоптимальных условиях, например на границе занимаемого ареала (Яковлев, Изюмов, 1982). Более высокие показатели

изменчивости отмечались для инвазивных популяций ротана и другими авторами (Журавлев, 2012; Касьянов, Горошкова, 2012; Шемонаев, Кириленко, 2013). Количественные изменения в морфотипе исследованных группировок свидетельствуют об увеличении изменчивости особей и возможных адаптивных перестройках к условиям приобретенной части ареала.

Показано отсутствие значимых различий в показателях популяционного разнообразия (индекс Животовского и доля редких морф) между выборками белоглазки и ротана-головешки. В то же время при сравнении белоглазки и близкородственного вида – леща обнаружены значимые различия. С одной стороны, это может объясняться индивидуальным характером изменчивости разных видов рыб, с другой – отражать общую тенденцию снижения популяционного разнообразия при вселении на новую территорию.

Популяция, формирующаяся из небольшого числа особей в водоеме малой площади, испытывает эффекты «основателя» и «горлышка бутылки», приводящие к обеднению генофонда. Некоторые авторы связывали с пониженной величиной гетерозиготности популяции (которая также наблюдается и при инвазивном процессе) повышенный уровень флуктуирующей асимметрии, т.е. ухудшение процессов стабильности развития особей (Handford, 1980; Møller, 1997). В таких условиях ранний онтогенез наиболее подвержен воздействию разных экологиче-

ских факторов, что затрудняет поддержание гомеостаза развития особей. Данное предположение может объяснять высокие значения асимметрии в выборках ротана-головешки (4 балла по 5-балльной шкале – значительный уровень отклонений от нормы). Ранее были описаны различные фенодивизии (аномалии позвоночного столба и лучей в плавниках) у исследованных выборок ротана. Так, например, у особей из пруда № 2 до 57 % (17 особей из 30 экз.) от выборки имели компрессии позвонков, включающее срастание позвонков в количестве от 1 до 3 случаев на 1 особь. Количество аномалий позвоночника в выборке из пруда № 1 составила до 20 %, или 6 особей из 30 экз. (Рафиков, 2018). Для чужеродных популяций ротана уже описаны случаи большого числа аномалий (до 40 % выборки) в строении плавников (Шемонаев, Кириленко, 2013). Показан высокий уровень флуктуирующей асимметрии (0.35–0.42, что соответствует 3–4 баллам), рассчитанной по единой методике с применением тех же признаков для популяций ротана из некоторых водоемов Тюменской области (Бойченко, 2020).

В качестве альтернативной причины качественных и количественных изменений фенотипических характеристик указанных видов можно предположить неравнозначный характер отбора в популяциях видов-вселенцев, находящихся в разных условиях. При расселении в естественном водном объекте чужеродный вид встраивается в систему отношений в сообществе, как и аборигенные виды, в частности отношения по типу «хищник – жертва». В изолированных водных объектах может не быть естественных хищников, которые бы нивелировали особей с дефектами развития.

После накопления морфологических описаний других чужеродных видов рыб, оби-

тающих на территории Республики Коми, высказанная гипотеза будет проверена на более широком перечне видов из разных местообитаний. В дополнение к изучению фенотипических признаков актуально применение дополнительных молекулярно-генетических маркеров для изучения изменений генетического разнообразия расселяющихся видов.

## Заключение

Проведенная работа показала, что в бассейне р. Вычегда расширяется ареал чужеродных видов рыб. С момента начала инвазии белоглазка распространилась по русловым местообитаниям нижнего и среднего течений рассматриваемой реки. Количество водных объектов, где был обнаружен ротан-головешка, также увеличилось до трех, однако все они являются пожарными водоемами дачных обществ. В придаточных (пойменные озера, курьи) водоемах бассейна р. Вычегда данный вид пока не отмечался.

В результате исследования было установлено, что размах изменчивости по некоторым морфологическим признакам выходит за пределы ранее описанной номинативной формы изучаемых видов, что можно расценивать как происходящую адаптацию исследованных чужеродных видов к обитанию в условиях приобретенной части ареала.

Показано, что популяция, формирующаяся из нескольких особей в водоеме малой площади, характеризуется низкой стабильностью индивидуального развития ее особей и наличием большого числа фенодивизий. В качестве основной гипотезы необходимо указать, что подобные популяции могут подвергаться большему воздействию экологических факторов в период раннего онтогенеза по сравнению с самостоятельно расселяющимися группировками других видов в русле крупных рек.

## Библиография

- Атлас пресноводных рыб России: В 2 т. Т. 1 / Под ред. Ю. С. Решетникова. М.: Наука, 2003. 379 с.
- Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах / А. Ф. Алимов, Н. Г. Богущкая, М. И. Орлова. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2004. 436 с.
- Богданов Б. Э. Ротан-головешка *Perccottus glenii* в системе Иркутского водохранилища: распространение, морфология, экология // Байкальский зоологический журнал. 2023. № 2 (34). С. 21–25.
- Бознак Э. И. Головешка-ротан *Perccottus glenii* (Eleotridae) из бассейна реки Вычегды // Вопросы ихтиологии. 2004. Т. 44, № 5. С. 712–713.
- Бойченко К. А. Флуктуирующая асимметрия ротана *Perccottus glenni* в водоемах Тюменской области // Фундаментальные основы инновационного развития науки и образования: Сборник статей VII Международной научно-практической конференции, Пенза, 23 апреля 2020 года. Пенза: Наука и Просвещение, 2020. С. 24–26.
- Ершов Н. П. О географической изменчивости меристических признаков у бельдюги *Zoarces viviparus* (L.) и керчака *Myoxocephalus scorpius* (L.) // Вестник Санкт-Петербургского университета. Се-

- рия 3: Биология. 2003. № 4. С. 64–72.
- Животовский Л. А. Показатель внутривидового разнообразия // Журнал общей биологии. 1980. Т. 41, № 6. С. 828–836.
- Журавлев В. Б. Морфоэкологическая характеристика ротана пойменных водоемов верхнего течения Оби // Вестник НГАУ (Новосибирский государственный аграрный университет). 2012. № 2-2 (23). С. 28–31.
- Захаров А. Б., Бознак Э. И. Современные изменения рыбного населения крупных рек Европейского Северо-Востока России // Российский журнал биологических инвазий. 2011. № 1. С. 23–33.
- Захаров В. М., Баранов А. С., Борисов В. И., Валецкий А. В., Кряжева Н. Г., Чистякова Е. К., Чубинишвили А. Т. Здоровье среды: методика оценки. М.: Центр экологической политики России, 2000. 68 с.
- Интересова Е. А. Чужеродные виды рыб в бассейне Оби // Российский журнал биологических инвазий. 2016. Т. 9, № 1. С. 83–100.
- Касьянов А. Н., Горошкова Т. В. Изучение морфологических признаков у ротана *Perccottus glenii* (Perciformes, Eleotrididae), интродуцированного в водоемы европейской части России // Сибирский экологический журнал. 2012. № 1. С. 81–86.
- Кирпичников В. С. Генетика и селекция рыб. Л.: Наука, 1987. 520 с.
- Кожара А. В., Изюмов Ю. Г., Касьянов А. Н. Общая и географическая изменчивость числа позвонков у некоторых пресноводных рыб // Вопросы ихтиологии. 1996. Т. 36, вып. 2. С. 179–194.
- Кудерский Л. А. Избранные труды. Исследования по ихтиологии, рыбному хозяйству и смежным дисциплинам. Акклиматизация рыб в водоемах России. (Сборник научных трудов ФГБНУ ГосНИОРХ. Т. 4, вып. 343.) СПб.: Товарищество научных изданий КМК, 2015. 290 с.
- Лукина И. И. Распространение ротана (*Perccottus Glenii* Dybowski, 1877) в Беларуси // Российский журнал биологических инвазий. 2011. № 2. С. 114–119.
- Никольский Г. В. Структура вида и закономерности изменчивости рыб. М.: Пищевая промышленность, 1980. 183 с.
- Новоселов А. П. Современное состояние рыбной части сообществ в водоемах Европейского Северо-Востока России : Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 2000. 50 с.
- Павлов Д. А. Морфологическая изменчивость в раннем онтогенезе костистых рыб. М.: ГЕОС, 2007. 264 с.
- Правдин И. Ф. Руководство по изучению рыб. М.: Пищепромиздат, 1966. 376 с.
- Решетников А. Н. Современный ареал ротана *Perccottus glenii* Dybowski, 1877 (Odontobutidae, Pisces) в Евразии // Российский журнал биологических инвазий. 2009. № 3. С. 22–35.
- Решетников А. Н., Голубцов А. С., Журавлев В. Б., Ломакин С. Л., Резвый А. С. Расширение ареалов ротана *Perccottus glenii*, верховки *Leucaspilus delineatus* и уклейки *Alburnus alburnus* в бассейне р. Обь // Сибирский экологический журнал. 2017. № 6. С. 696–707.
- Рафиков Р. Р. Морфологическая характеристика и особенности питания головешки-ротана (*Perccottus glenii* Dybowski, 1877) в северо-восточной части приобретенного ареала (территория Республики Коми) // Известия Самарского научного центра РАН. 2018. Т. 20, № 5. С. 43–49.
- Рафиков Р. Р. Формирование рыбного населения искусственных водоемов на территории Республики Коми : Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Сыктывкар, 2016. 20 с.
- Соловкина Л. Н. Рыбные ресурсы Коми АССР. Сыктывкар: Коми книжное изд-во, 1975. 168 с.
- Стерлигова О. П., Ильмаст Н. В. Виды-вселенцы в водных экосистемах Карелии // Вопросы ихтиологии. 2009. Т. 49, № 3. С. 372–370.
- Суляев В. В., Решетникова С. Н., Интересова Е. А. Биология ротана *Perccottus glenii* Dybowski, 1877 в водоемах южно-таежной зоны Западной Сибири // Вестник НГАУ (Новосибирский государственный аграрный университет). 2016. № 1 (38). С. 78–85.
- Татарко К. И. Влияние температуры на меристические признаки рыб // Вопросы ихтиологии. 1968. Т. 8, № 3. С. 425–439.
- Шемонаев Е. В., Кириленко Е. В. Аномалии плавников ротана-головешки *Perccottus glenii* Dybowski, 1877 из озер Мордовинской поймы // Экологический сборник 4: Труды молодых ученых Поволжья. Всероссийская научная конференция с международным участием / Под ред. проф. С. В. Саксонова. Тольятти: ИЭВБ РАН: Кассандра, 2013. XXII + 211 с.
- Щербакова В. Д., Сайнчук А. Д., Самойлов К. Ю., Бурменский В. А., Павлов С. Д., Пивоваров Е. А., Сенчукова А. Л. Ротан-головешка (*Perccottus glenii* Dybowski, 1877) из озера-карьера Сима (Одинцовский район, Московская область): первые данные о новой популяции вида // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. 2017. Т. 122, № 6. С. 14–24.
- Яковлев В. Н., Изюмов Ю. Г. Морфологическая изменчивость и внутривидовая структура волжского леща // Экология водных организмов верхневолжских водохранилищ. Л.: Наука, 1982. С. 171–193.
- Якубовский М. Методы выявления и окраски системы каналов в боковой линии и костных образо-

- ваний у рыб *in toto* // Зоологический журнал. 1970. Т. 49, № 9. С. 1398–1402.
- Handford P. Heterozygosity at enzyme loci and morphological variation // *Nature*. 1980. Vol. 286. P. 261–262. DOI: 10.1038/286261a0
- Lodge D. M. Biological invasions: lessons for ecology // *Trends in Ecology and Evolution*. 1993. Vol. 8. P. 133–137. DOI: 10.1016/0169-5347(93)90025-K
- Møller A. P. Developmental stability and fitness: A review // *The American Naturalist*. 1997. Vol. 149, № 5. P. 916–932.
- Nikolić D., Skorić S., Cvijanović G., Jaćimović M., Đikanović V., Mićković B. Morphometric and meristic characteristics of the Amur sleeper (*Perccottus glenii*) from the Danube River drainage channel // *Archives of Biological Sciences*. 2021. Vol. 73. P. 381–388.
- Xu M., Li Sp., Liu C., Todesco P., Dick J., Fang M., Wei H., Yu F., Shu L., Wang X., Gu D., Mu X. Global freshwater fish invasion linked to the presence of closely related species // *Nature Communications*. 2024. Vol. 15:1411. P. 1–11. DOI: 10.1038/s41467-024-45736-8

## **Благодарности**

Работа выполнена в рамках государственного задания «Разнообразие фауны и пространственно-экологическая структура животного населения европейского северо-востока России и сопредельных территорий в условиях изменения окружающей среды и хозяйственного освоения» № гос. регистрации 122040600025-2 (2022-2024 гг.).



# PHENOTYPIC DIVERSITY OF ALIEN SPECIES UNDER DIFFERENT MECHANISMS OF INTRODUCTION INTO THE VYCHEGDA RIVER BASIN

**RAFIKOV**  
Ruslan Raisovich

*PhD, Institute of Biology of Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, 28 Kommunisticheskaya St., 167982 Syktyvkar, Komi Republic, Russia, rafikov@ib.komisc.ru*

## Keywords:

white-eye bream  
Chinese sleeper  
alien species of fish  
phenotypic diversity  
European Northeast of Russia  
Vychegda

**Summary:** This paper presents a description of the morphological diversity of populations of white-eye bream and Chinese sleeper, which are alien to the Vychegda River basin. Their introduction occurred as a result of different mechanisms of invasion – self-settlement and acclimatization. It is shown that the white-eye bream has widely spread along the main channel of the Vychegda River, up to the upper stream. The acclimatized Chinese sleeper inhabits several fire ponds of dacha communities in the middle stream of the Vychegda River. Comparison of morphological descriptions of the white-eye bream sample with its nominative form allowed establishing a wider range of variability in the number of rays in the anal fin and rakers on the first gill arch. For the Chinese sleeper, there are also a greater number of rays in the pectoral and dorsal fins. These changes can be regarded as the result of the adaptation of the studied populations of alien species to inhabit the conditions of the acquired part of the range. Using the Zhivotovsky  $\mu$  indicator, a similar level of intrapopulation morphological diversity of Chinese sleeper and white-eye bream samples was revealed. This may indicate the similarity of ongoing processes when a species moves into a new territory. However, the frequency of asymmetric manifestation per trait in the Chinese sleeper sample turned out to be high (4 points) and corresponded to the level of significant deviation from the norm. Based on the work done, a hypothesis was put forward that a population formed from a small number of individuals in a small reservoir area is more influenced by environmental factors during the period of early ontogenesis compared with species independently settle along riverbeds. It is assumed that the «founder» and «bottle neck» effects are the basis of this process.

**Reviewer:** A. D. Bikov

**Received on:** 18 May 2024

**Published on:** 27 September 2024

## References

- Atlas of freshwater fish of Russia. Vol. 1, Pod red. Yu. P. Reshetnikova. M.: Nauka, 2003. 379 p.
- Biological invasions in aquatic and terrestrial ecosystems, A. F. Alimov, N. G. Boguckaya, M. I. Orlova . M.: Tovarischestvo nauchnyh izdaniy KMK, 2004. 436 p.
- Bogdanov B. E. Amur sleeper *Perccottus glenii* in Irkutsk reservoir water system: distribution, morphology, ecology, Baykal'skiy zoologicheskij zhurnal. 2023. No. 2 (34). P. 21–25.
- Boychenko K. A. Fluctuating asymmetry of the Chinese sleeper (*Perccottus glenni*) in water bodies of the Tyumen region, Fundamental'nye osnovy innovacionnogo razvitiya nauki i obrazovaniya: Sbornik statey VII Mezhdunarodnoy nauchno-prakticheskoy konferencii, Penza, 23 aprelya 2020 goda. Penza: Nauka i Prosveschenie, 2020. P. 24–26.
- Boznak E. I. Amur sleeper *Perccottus glenii* (eleotridae) in the Vychegda river basin, Voprosy ihtologii. 2004. T. 44, No. 5. P. 712–713.
- Ershov N. P. About geographical variability of meristic traits in the eelpout *Zoarces viviparus* (L.) and the shorthorn sculpin *Myoxocephalus scorpius* (L.), Vestnik Sankt-Peterburgskogo universiteta. Seriya 3: Biologiya. 2003. No. 4. P. 64–72.
- Handford P. Heterozygosity at enzyme loci and morphological variation, Nature. 1980. Vol. 286. P. 261–262. DOI: 10.1038/286261a0
- Interesova E. A. Non-native freshwater fish species in the Ob river basin, Rossiyskiy zhurnal biologicheskikh invaziy. 2016. T. 9, No. 1. P. 83–100.
- Kas'yanov A. N. Goroshkova T. V. The study of morphological features in the Amur sleeper *Perccottus glenii* (Perciformes, Eleotrididae) introduced into the reservoirs of the European part of Russia, Sibirskiy

- ekologicheskii zhurnal. 2012. No. 1. P. 81–86.
- Kirpichnikov V. S. Genetics and selection of fish. L.: Nauka, 1987. 520 p.
- Kozhara A. V. Izyumov Yu. G. Kas'yanov A. N. General and geographic variability in vertebral number in some freshwater fishes, *Voprosy ihtiologii*. 1996. T. 36, vyp. 2. P. 179–194.
- Kuderskiy L. A. Selected Works. Research in ichthyology, fisheries and related disciplines. Acclimatization of fish in water bodies of Russia. (Sbornik nauchnykh trudov FGBNU GosNIORH. T. 4, vyp. 343.) SPb.: Tovarischestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2015. 290 p.
- Lodge D. M. Biological invasions: lessons for ecology, *Trends in Ecology and Evolution*. 1993. Vol. 8. P. 133–137. DOI: 10.1016/0169-5347(93)90025-K
- Lukina I. I. Distribution of Chinese sleeper (*Perccottus glenii* dybowski, 1877) in Belarus, *Rossiyskiy zhurnal biologicheskikh invaziy*. 2011. No. 2. P. 114–119.
- Møller A. P. Developmental stability and fitness: A review, *The American Naturalist*. 1997. Vol. 149, No. 5. P. 916–932.
- Nikol'skiy G. V. The structure of the species and patterns of fish variability. M.: Pischevaya promyshlennost', 1980. 183 p.
- Nikolić D., Skorić S., Cvijanović G., Jaćimović M., Đikanović V., Mićković B. Morphometric and meristic characteristics of the Amur sleeper (*Perccottus glenii*) from the Danube River drainage channel, *Archives of Biological Sciences*. 2021. Vol. 73. P. 381–388.
- Novoselov A. P. The current state of the fish communities in the water bodies of the European Northeast of Russia: Avtoref. dip. ... d-ra biol. nauk. M., 2000. 50 p.
- Pavlov D. A. Morphological variability in the early ontogeny of bony fishes. M.: GEOS, 2007. 264 p.
- Pravdin I. F. A guide to the study of fish. M.: Pischepromizdat, 1966. 376 p.
- Rafikov R. R. Formation of fish population of artificial reservoirs on the territory of the Komi Republic: Avtoref. dip. ... kand. biol. nauk. Syktyvkar, 2016. 20 p.
- Rafikov R. R. The morphological characteristic and features of nutrition of Chinese sleeper (*Perccottus glenii* Dybowski, 1877) in the northeastern part of the acquired range (The Komi Republic territory), *Izvestiya Samarskogo nauchnogo centra RAN*. 2018. T. 20, No. 5. P. 43–49.
- Reshetnikov A. Golubcov A. S. Zhuravlev V. B. Lomakin S. L. Rezvyy A. S. Range expansion of Amur sleeper *Perccottus glenii*, ovsianka *Leucaspis delineatus*, and bleak *Alburnus alburnus* in the Ob river basin, *Sibirskiy ekologicheskii zhurnal*. 2017. No. 6. P. 696–707.
- Reshetnikov A. N. The current range of Chinese sleeper *Perccottus glenii* Dybowski, 1877 (Odontobutidae, Pisces) in Eurasia, *Rossiyskiy zhurnal biologicheskikh invaziy*. 2009. No. 3. P. 22–35.
- Scherbakova V. D. Saynchuk A. D. Samoylov K. Yu. Burmenskiy V. A. Pavlov S. D. Pivovarov E. A. Senchukova A. L. The Chinese sleeper (*Perccottus glenii* Dybowski, 1877) from Sima quarry lake (Odintsovo district, Moscow region): the first data on the new population of species, *Byulleten' Moskovskogo obschestva ispytateley prirody. Otdel biologicheskii*. 2017. T. 122, No. 6. P. 14–24.
- Shemonaev E. V. Kirilenko E. V. Anomalies of the fins of the Chinese sleeper *Perccottus glenii* Dybowski, 1877 from the lakes of the Mordovinskaya floodplain, *Ekologicheskii sbornik 4: Trudy molodykh uchenykh Povolzh'ya. Vserossiyskaya nauchnaya konferenciya s mezhdunarodnym uchastiem, Pod red. prof. P. V. Saksonova. Tol'yatti: IEVB RAN: Kassandra, 2013. XXII + 211 p.*
- Solovkina L. N. Fish resources of the Komi ASSR. Syktyvkar: Komi knizhnoe izd-vo, 1975. 168 p.
- Sterligova O. P. Il'mast N. V. Alien species in the aquatic systems of Karelia, *Voprosy ihtiologii*. 2009. T. 49, No. 3. P. 372–370.
- Suslyayev V. V. Reshetnikova S. N. Interesova E. A. Biology of Chinese sleeper *Perccottus glenii* Dybowski, 1877 in the basins of south-taiga zone of Western Siberia, *Vestnik NGAU (Novosibirskiy gosudarstvennyy agrarnyy universitet)*. 2016. No. 1 (38). P. 78–85.
- Tatarko K. I. The effect of temperature on the meristic characteristics of fish, *Voprosy ihtiologii*. 1968. T. 8, No. 3. P. 425–439.
- Xu M., Li Sp., Liu C., Todesco P., Dick J., Fang M., Wei H., Yu F., Shu L., Wang X., Gu D., Mu X. Global freshwater fish invasion linked to the presence of closely related species, *Nature Communications*. 2024. Vol. 15:1411. P. 1–11. DOI: 10.1038/s41467-024-45736-8
- Yakovlev V. N. Izyumov Yu. G. Morphological variability and intraspecific structure of the Volga bream, *Ekologiya vodnykh organizmov verhnepovolzhskikh vodohranilisch. L.: Nauka, 1982. P. 171–193.*
- Yakubovskiy M. Methods of detection and staining of the canal system in the lateral line and bony formations in fish in toto, *Zoologicheskii zhurnal*. 1970. T. 49, No. 9. P. 1398–1402.
- Zaharov A. B. Boznak E. I. Current changes in fish population of the European Russian North-East large rivers, *Rossiyskiy zhurnal biologicheskikh invaziy*. 2011. No. 1. P. 23–33.
- Zaharov V. M. Baranov A. S. Borisov V. I. Valeckiy A. V. Kryazheva N. G. Chistyakova E. K. Chubinishvili A. T. Environmental health: a methodology for assessment. M.: Centr ekologicheskoy politiki Rossii, 2000. 68 p.
- Zhivotovskiy L. A. Indicator of intrapopulation diversity, *Zhurnal obschey biologii*. 1980. T. 41, No. 6. P. 828–836.
- Zhuravlev V. B. *Perccottus glennipoymennyyh vodoemov verhnego techeniya Obi*, *Vestnik NGAU (Novosibirskiy gosudarstvennyy agrarnyy universitet)*. 2012. No. 2-2 (23). P. 28–31.



УДК 574.583

# СРЕДООБРАЗУЮЩЕЕ ВЛИЯНИЕ *CASTOR FIBER* L. НА СООБЩЕСТВА ЗОО- ПЛАНКТОНА МАЛЫХ РЕК НА ТЕРРИТО- РИИ ГОСУДАРСТВЕННОГО ПРИРОДНОГО ЗАПОВЕДНИКА «КОЛОГРИВСКИЙ ЛЕС» ИМ. М. Г. СЕНИЦЫНА

**СИРОТИН**  
Алексей Леонидович

*Костромской государственный университет, 156005, Костром-  
ская область, городской округ город Кострома, город Кострома,  
ул. Дзержинского, д. 17/11, lasirotin@gmail.com*

**СИРОТИНА**  
Марина Валерьевна

*доктор биологических наук, Костромской государственный универ-  
ситет, ФГБУ «Государственный природный заповедник Кологрив-  
ский лес имени М. Г. Сеницына», 156005, Костромская область, го-  
родской округ город Кострома, город Кострома, ул. Дзержинского,  
д. 17/11, 157440, Костромская область, г. Кологрив, ул. Централь-  
ная, д. 15, mvsiroтина@gmail.com*

**Ключевые слова:**  
зоопланктон  
малые реки  
зоогенный фактор  
Кологривский лес

**Аннотация:** Исследован зоопланктон малых рек на территории государственного природного заповедника «Кологривский лес» им. М. Г. Сеницына (Костромская область) в условиях влияния зоогенного фактора. В составе зоопланктона выявлено 107 видов. Из них 42 вида относятся к Cladocera, 19 видов – Sorperoda, 46 видов – Rotifera. Выделены доминирующие виды и определены значения численности, биомассы зоопланктона, индекса видового разнообразия Шеннона и индекса выравненности по Пиелу для малых рек Сеха, Понга, Ломенга, Лондушка, Черная, Талица на участках, подверженных зоогенной деятельности, и на участках, не испытывающих воздействия *Castor fiber* L. Отмечена средообразующая роль бобра для зоопланктонных сообществ, влияние деятельности *Castor fiber* на видовой состав, количественные показатели зоопланктона, комплекс абиотических факторов (температуру, pH, значения БПК<sub>5</sub>, удельную электропроводность). С помощью статистических методов выявлено, что в условиях зоогенной деятельности достоверно выше численность, биомасса зоопланктона, индекс видового разнообразия, однако индекс выравненности по Пиелу ниже по сравнению с участками, не подверженными зоогенной трансформации. Зоогенная деятельность оказывает влияние на абиотические факторы, тем самым опосредованно действуя на сообщества зоопланктона. В условиях действия зоогенного фактора выше температура водного объекта, значения биологического потребления кислорода (БПК<sub>5</sub>), но ниже значения удельной электропроводности и водородного показателя. На малых реках изученного участка южной тайги обыкновенный бобр является средообразующим видом для зоопланктона, замедляя течение водотоков, способствуя повышению температуры воды, влияя на другие абиотические факторы среды, формируя специфичные рефугиумы для зоопланктонных сообществ.

© Петрозаводский государственный университет

Получена: 03 июня 2024 года

Подписана к печати: 23 сентября 2024

## Введение

Обыкновенный бобр (*Castor fiber* L.) – вид-реинтродуцент на территории Костромской области, практически уничтоженный в ее экосистемах человеком к началу XX в. В 1958 г. бобры были завезены из Воронежского заповедника в Костромскую область, где широко распространились по всем подходящим водоемам и водотокам. Бобры успешно освоили и особо охраняемые природные территории, где отсутствует антропогенное влияние и фактор беспокойства (Зайцев и др., 2018). В экосистемах бобры играют средообразующую роль вида-эдификатора и значительно изменяют гидрологический режим водотоков, влияют на гидрохимические свойства природных вод, оказывают формирующее действие на состав и количественные характеристики гидробиоценозов (Крылов, 2005; Завьялов, 2015; Завьялов и др., 2005). Под воздействием зоогенного фактора меняется состав водных экосистем, в них начинают развиваться виды, характерные для лентических гидробиоценозов. Изменения затрагивают и береговые фитоценозы, водную и прибрежно-водную растительность (Завьялов, 2015; Завьялов и др., 2005). Мониторинг этих процессов является особенно актуальным на заповедных территориях, где особое внимание уделяется сохранению уникальных коренных участков леса, которые не подвергались воздействию антропогенного фактора.

На изменения, привносимые бобрами в природные экосистемы, чутко реагируют организмы зоопланктона. При запруживании русел рек, уменьшении скорости течения, как правило, происходит увеличение численности и биомассы зоопланктона, меняется его таксономическая структура и состав экологических групп (Крылов, 2005, 2008, 2012; Czerniawski et al., 2017; Осипов и др., 2017; Grudzinski et al., 2022). Обыкновенный бобр, выступая в качестве средообразующего вида, влияет на параметры среды обитания зоопланктонных организмов. Важной задачей представляется выявление конкретных абиотических факторов, которые изменяются под воздействием зоогенного фактора и составляют экологический спектр параметров, оказывающих влияние на развитие зоопланктоценозов. Организмы зоопланктона могут служить биоиндикаторами состояния гидроэкосистем (Макеев, Гаврилко, 2014; Кадочников, 2014; Голубева, 2016; Ильин и др., 2016; Шурганова и др., 2017; Лобуни-

чева и др., 2023). Сообщества зоопланктона могут быть использованы для мониторинга сукцессионных процессов на заповедных территориях, которые подвергаются зоогенному воздействию, что обуславливает актуальность проведенных исследований.

Целью исследований было выявить влияние *Castor fiber* на сообщества зоопланктона и абиотические факторы среды, имеющие значение для развития зоопланктона малых рек на заповедной территории.

## Материалы

Исследования проводились на территории государственного природного заповедника «Кологривский лес» им. М. Г. Синицына (рис. 1) в июне 2023 г. Заповедник расположен в подзоне южной тайги на территории Костромской области и предназначен для сохранения участка уникальных коренных темнохвойных лесов. Изучен зоопланктон малых рек кологривского участка заповедника (Понга, Лондушка, Сеха, Ломенга, Черная, Талица). Пробы зоопланктона отбирали на участках, не подверженных зоогенной деятельности, и на участках рек, трансформированных *Castor fiber*.

Река Сеха имеет длину 34 км, ширина на изученных участках составляла 4.0–7.6 м при глубине 0.28–0.7 м. Скорость течения находилась в диапазоне 0.2–0.31 м/с. Исследования проводились в верхнем, среднем и нижнем течении реки. Рипаль р. Сехи во многих местах покрыта макрофитами.

Река Понга имеет длину 73 км, ширину от 8.1 до 18.0 м, образуется при слиянии рек Лондушки и Сехи. Исследования проводились в верхнем и среднем течении реки. На изученных участках глубина реки составляла от 0.15 до 0.30 м на перекатах и до 2 м в плесах. Скорость течения реки колебалась от 0.55 м/с на перекатах до 0.09 м/с в плесах.

Река Лондушка имеет длину 26 км, глубину 0.4–0.6 м на перекатах и до 1.5 м и более в плесах, ширина реки на исследованных участках составляет от 2.0 до 3.5 м в летнюю межень и до 5–10 м в весенний период. Исследования проводились в среднем и нижнем течении реки. Скорость течения изменялась от 0.57 м/с на проточной части реки до нулевых значений на участках, подпруженных бобровыми плотинами. Русло реки в значительной мере зарастает высшей водной растительностью.

Река Черная является притоком р. Сехи, имеет длину около 8 км. Ширина водотока составляла от 2.3 до 6.3 м, скорость течения

– 0.33–0.6 м/с. Исследования проводились в среднем и нижнем течении реки.

Река Талица – приток р. Понга. Значительная часть реки преобразована зоогенной деятельностью обыкновенного бобра, однако в период исследования бобровые поселения оказались нежилыми. На исследованном участке средняя глубина реки составила 0.4 м при ширине 4 м.

Река Ломенга является правым притоком реки Лондушки, ее длина составляет 14 км, средняя ширина реки на изученном участке находилась в пределах 4.7–4.9 м, глубина – 0.54 м. Скорость течения составляла 0.03–0.15 м/с. Низкая скорость течения была обусловлена подпруживанием реки бобровой плотиной.

Изученные бобровые пруды – это пруды руслового типа, отгороженные плотинами, они не образовывали больших разливов. Хотя подобные пруды могут существовать

в течение нескольких сезонов, но в период весеннего половодья они промываются тальными водами.

## Методы

Отбор проб проводился количественной сетью Джеди (размер ячеи 74 мкм) путем процеживания 50 л воды, пробы фиксировались формалином, концентрация доводилась до 4 %. Отобрано 86 количественных и 27 качественных проб, обработку проб проводили с помощью традиционных гидробиологических методик (Салазкин и др., 1982). Оценка видового разнообразия выполнена с помощью информационного индекса Шеннона – Уивера ( $H'_n$ ), бит/экз. (Shannon, Weaver, 1963), выравненность оценивалась по индексу Пиелу ( $E'_n$ ) (Pielou, 1966), доминирующие виды выделены при помощи индекса Палия – Ковнацки ( $D$ ) (Шитиков и др., 2003).



Рис. 1. Основные реки на кологривском участке заповедника «Кологривский лес» с привязкой к территории Костромской области

Fig. 1. The main rivers in the Kologrivsky cluster of the Kologrivsky Forest nature reserve with reference to the territory of the Kostroma region

Одновременно с отбором проб зоопланктона проводили измерения температуры воды, pH измеряли карманным водонепроницаемым pH-метром HI 98127 pHep4 (Hanna Instruments, США). Для расчета БПК<sub>5</sub> количество растворенного кислорода измеряли амперометрическим датчиком растворенного кислорода с термоэлектрическим преобразователем ДКТП-02 и комбинированным анализатором жидкости «Эксперт-001-2.0.1». Удельную электропроводность измеряли кондуктометром «Эксперт-002-2-6п» с погружным датчиком УЭП-П-С для водоемов. Статистическую обработку полученных результатов проводили в программах Statistica 12 и Microsoft Excel. Проверку равенства медиан и значимости полученных данных осуществляли при помощи U-критерия Манна – Уитни (Mann, Whitney, 1947), ранговую корреляцию оценивали при помощи теста Спирмена (Кобзарь, 2006).

## Результаты

В результате исследований в составе зоопланктона малых рек изученного участка южной тайги выявлено 107 видов, из них к надотряду Cladocera относятся 42 вида (39.2 %), к классу Веслоногие (Copepoda) – 19 видов (17.8 %), к типу Коловратки (Rotifera) – 46 видов (43 %). Для исследованных водотоков и их зарегулированных участков были выделены доминирующие виды. На изученных участках реки Сехи доминировали ювенильные стадии Copepoda ( $D = 14.91–60.21$ ), *Ceriodaphnia megops* Sars, 1862 ( $D = 13.50–16.25$ ), *Scapholeberis mucronata* (O. F. Müller, 1776) ( $D = 2.33–12.26$ ), *Euchlanis dilatata* Ehrenberg, 1832 ( $D = 7.41–19.62$ ). На р. Понге кроме копеподитов и науплиусов Copepoda в числе доминантов и субдоминантов были взрослые *Eucyclops serrulatus* ( $D = 1.43–15.52$ ) и коловратки *Euchlanis dilatata* ( $D = 2.73–43.33$ ). На р. Лондушке, кроме ювенильных Copepoda ( $D = 9.63–26.05$ ), преобладали *Acroperus harpae* (Baird, 1834) ( $D = 6.17–11.76$ ) и *Euchlanis dilatata* ( $D = 7.23–10.92$ ). Для реки Черной доминантом являлся *Polyphemus pediculus* (Linnaeus, 1761) при значении индекса  $D = 80.59–90.15$ . Копеподиты Cyclopoida находились в числе доминантов и субдоминантов ( $D = 5.31–12.94$ ). На р. Талице преобладали копеподиты Cyclopoida ( $D = 16.89–40.90$ ), среди Cladocera доминировали *Polyphemus pediculus* ( $D = 11.25–18.12$ ). Также к числу доминантов и субдоминантов относились *Euchlanis dilatata* ( $D = 7.93–22.72$ ). На изученном участке р. Ломенги доминировали копеподиты Cyclopoida ( $D = 22.34–75.87$ ), к

числу доминантов и субдоминантов относились науплиусы Cyclopoida ( $D = 1.10–19.56$ ), *Daphnia (Daphnia) longispina* (O.F.Müller, 1776) ( $D = 2.63–12.62$ ) и *Scapholeberis mucronata* ( $D = 1.62–10.47$ ).

На участках рек, подверженных зоогенной деятельности, доминантами и субдоминантами являлись ювенильные стадии Copepoda ( $D = 2.85–40.92$ ), *Alona affinis* (Leydig, 1860) ( $D = 2.32–12.18$ ), *Ceriodaphnia megops* ( $D = 2.04–43.56$ ) и *Chydorus sphaericus* (O. F. Müller, 1776) ( $D = 2.34–24.75$ ), *Polyarthra vulgaris* Carlin, 1943 ( $D = 7.31–15.99$ ), *Euchlanis dilatata* ( $D = 2.88–12.84$ ) и *Conochilus unicornis* Rousset, 1892 ( $D = 8.24–12.08$ ).

В июне 2023 г. средние показатели численности и биомассы зоопланктона исследованных рек имели невысокие значения (табл. 1). Самая высокая численность зоопланктона отмечена для участков рек, подверженных зоогенному влиянию. Наиболее высокие значения биомассы зоопланктона наблюдались на станциях отбора проб на р. Ломенге, на р. Лондушке и на участках рек, подверженных деятельности обыкновенного бобра.

Следует отметить, что реки Лондушка и Ломенга в период исследования были в высокой степени зарегулированы бобрами таким образом, что и на участках, достаточно удаленных от бобровых плотин, течение отсутствовало, что отразилось на повышении биомассы зоопланктона. Значения индекса видового разнообразия Шеннона – Уивера были наиболее высокими на исследованных участках р. Ломенги, но на остальных изученных водотоках этот показатель ниже, чем на участках, подверженных зоогенной деятельности. Индекс выравненности по Пиелу на участках рек, подверженных зоогенному влиянию, в среднем ниже большинства аналогичных показателей для участков водотоков, не подверженных влиянию бобра. Однако самый низкий индекс выравненности по Пиелу характерен для р. Черной (см. табл. 1).

Значимость отмеченных закономерностей можно подтвердить с помощью статистических методов, используя коэффициент Манна – Уитни. В результате исследований выявлено, что показатели численности зоопланктона на участках малых рек на территории заповедника «Кологривский лес», подверженных зоогенной деятельности, значительно выше по сравнению с участками рек без влияния обыкновенного бобра (рис. 2А) ( $p = 0.000033$ ). Также значимым является влияние зоогенного фактора на биомассу зоопланктона (рис. 2Б) ( $p = 0.000101$ ).

Таблица 1. Средние показатели численности, биомассы, индекса видового разнообразия ( $H_n$ ), индекса выравненности ( $E_n$ ) зоопланктона исследованных рек в июне 2023 г.

Название реки	Численность, тыс. экз./ $M^3$	Биомасса, мг/ $M^3$	$H_n$	$E_n$
Сеха	12.23 ± 3.53	286.21 ± 91.35	2.35 ± 0.11	0.78 ± 0.02
Понга	6.99 ± 1.33	128.41 ± 34.60	2.07 ± 0.12	0.78 ± 0.03
Лондушка	19.55 ± 4.24	625.56 ± 197.24	1.70 ± 0.24	0.68 ± 0.09
Черная	4.72 ± 0.94	322.91 ± 78.56	0.78 ± 0.15	0.36 ± 0.09
Талица	0.44 ± 0.09	15.95 ± 3.21	2.18 ± 0.12	0.84 ± 0.02
Ломенга	23.80 ± 9.57	1171.72 ± 268.25	2.98 ± 0.06	0.83 ± 0.02
Участки рек, подверженные зоогенной деятельности	71.39 ± 18.84	608.10 ± 133	2.44 ± 0.12	0.69 ± 0.03

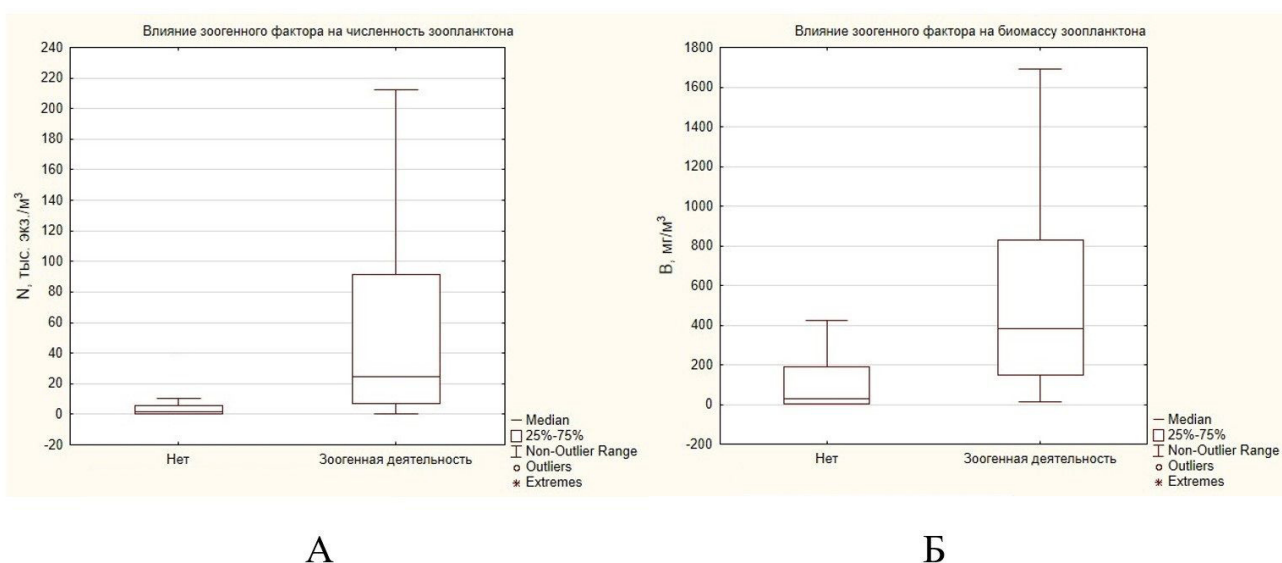


Рис. 2. Влияние зоогенного фактора на численность и биомассу зоопланктона  
 Fig. 2. The influence of the zoogenic factor on the abundance and biomass of zooplankton

Зоогенный фактор оказывается связанным и с видовым разнообразием в зоопланктоценозах. Анализ с помощью коэффициента Манна – Уитни значений индекса видового разнообразия Шеннона – Уивера ( $H_n$ ) в условиях зоогенного воздействия и без него

показал существующую зависимость (рис. 3А). Видовое разнообразие зоопланктона в условиях зоогенной деятельности повышается. Разница между медианными значениями индексов в условиях зоогенного пресса и без него является значимой ( $p = 0.021069$ ).

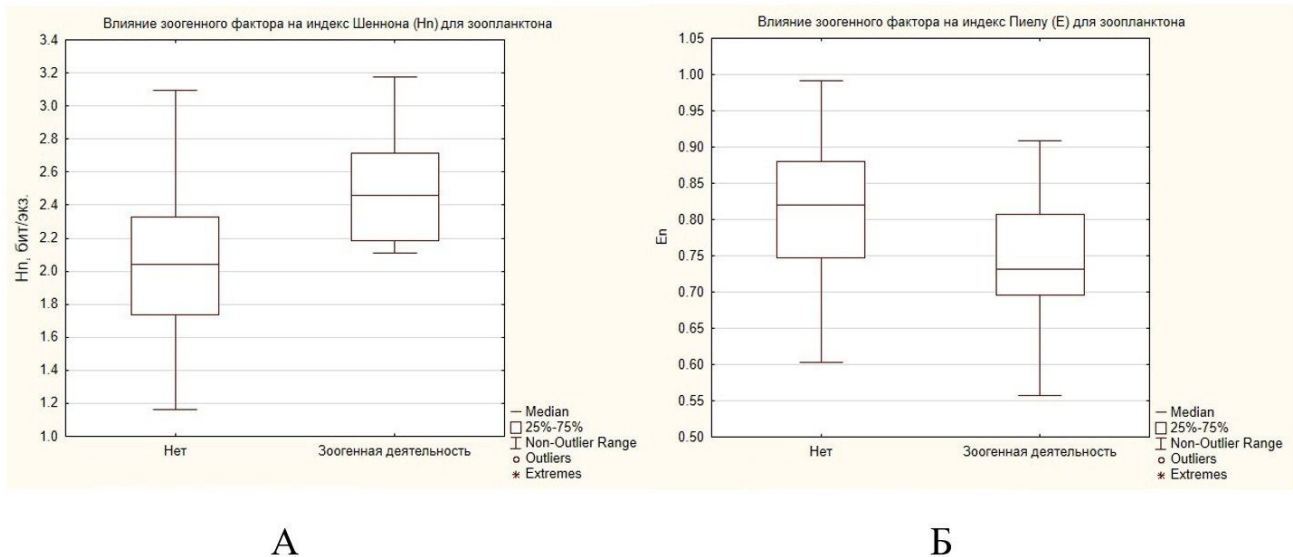


Рис. 3. Влияние зоогенного фактора на индекс видового разнообразия зоопланктона Шеннона – Уивера ( $H_n$ ) и индекс выровненности по Пиелу ( $E_n$ )

Fig. 3. The influence of the zoogenic factor on the Shannon – Weaver index of zooplankton species diversity ( $H_n$ ) and the Pielou evenness index ( $E_n$ )

Одновременно коэффициент Манна – Уитни позволил найти закономерность между действием зоогенного фактора и индексом выровненности по Пиелу ( $E_n$ ) (рис. 3Б). При отсутствии зоогенной деятельности значения индекса по Пиелу выше, соответственно, сообщество зоопланктона является более выровненным. Разница между значениями индекса выровненности является существенной при уровне значимости ( $p = 0.010159$ ), что является значимым. При зоогенном воздействии в бобровых прудах на определенных стадиях сукцессии в массе могут развиваться крупные ветвистоусые (*Daphnia longispina*, *Polyphemus pediculus*), что снижает выровненность сообществ.

Обыкновенный бобр как средообразующий вид оказывает опосредованное дей-

ствие на зоопланктоценозы через изменение значений ряда абиотических факторов, среди которых важнейшую роль играет замедление скорости течения водотоков (Крылов, 2005). Однако зоогенный фактор влияет и на другие абиотические факторы, имеющие важное значение для развития зоопланктона. Нами на станциях отбора зоопланктонных проб фиксировались показатели (табл. 2) и анализировалось влияние зоогенного фактора, который выступал в качестве эдификатора, изменяя ряд характеристик среды обитания зоопланктонных организмов. Значимость влияния зоогенного фактора определялась при помощи коэффициента Манна – Уитни.

Таблица 2. Некоторые абиотические показатели на исследованных участках водотоков

Название реки	Температура, °C	pH	БПК <sub>5</sub>	Удельная электропроводность (ЕС), мкСм/см
Сеха	15.07 ± 0.69	7.42 ± 0.09	1.06 ± 0.21	44.04 ± 5.75
Понга	11.8 ± 0.19	7.37 ± 0.05	1.91 ± 0.19	63.77 ± 0.78
Лондушка	12.96 ± 0.80	6.95 ± 0.16	3.19 ± 0.55	54.01 ± 4.64
Черная	15.65 ± 0.02	8.0 ± 0.01	2.73 ± 1.48	53.16 ± 4.45
Талица	15.01 ± 0.01	7.45 ± 0.15	-*	64.11 ± 25.20
Ломенга	15.00 ± 0.01	7.10 ± 0.30	1.54 ± 0.53	42.9 ± 6.72
Участки рек, подверженные зоогенной деятельности	16.76 ± 0.68	6.32 ± 0.16	4.01 ± 0.52	12.14 ± 2.45

Примечание. \* – данные отсутствуют.



Так, в условиях действия зоогенного фактора температура оказалась значительно более высокой по сравнению с незарегулированными участками водотоков (рис. 4А). Разница между значениями является существенной при уровне значимости  $p = 0.000019$ . В отсутствии течения бобровые

пруды лучше прогреваются солнцем, что обеспечивает более высокую температуру и создает благоприятные условия для развития зоопланктона. Также нами выявлена зависимость между наличием зоогенной деятельности и значениями водородного показателя (pH) (рис. 4Б).

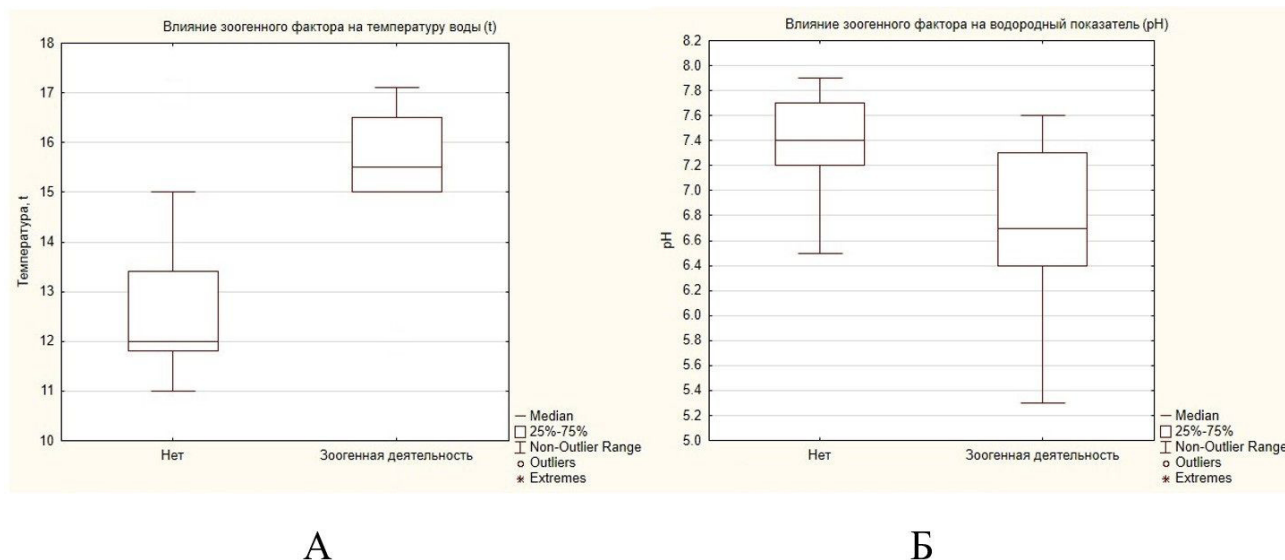


Рис. 4. Влияние зоогенного фактора на температуру и водородный показатель (pH) воды водотоков и водоемов исследованной территории

Fig. 4. The influence of the zoogenic factor on the temperature and pH value of water in watercourses and waterbodies in the studied area

Значения водородного показателя на участках водотоков и водоемов без зоогенной деятельности выше по сравнению с участками, подверженными влиянию обыкновенного бобра. Разница между значениями показателей без зоогенного влияния и с его наличием является существенной при уровне значимости  $p = 0.000314$ .

Зоогенный фактор также оказывает влияние на биологическое потребление кислорода (БПК<sub>5</sub>) (рис. 5А). Биологическое потребление кислорода является одним из важных критериев определения уровня загрязнения водных объектов органическими веществами и отражает содержание легкоокисляющихся органических веществ.

На участках, подверженных зоогенной деятельности, значения БПК<sub>5</sub> являются достоверно более высокими по сравнению с участками, не подверженными влиянию обыкновенного бобра. Разница является статистически значимой ( $p = 0.012125$ ). Повышение значений БПК<sub>5</sub> связано с наличием органического загрязнения участков, под-

верженных влиянию зоогенного фактора. Кроме экскретов и экскрементов бобра органика поступает в воды рек вместе с остатками древесины и макрофитов, наличие которых в водотоках обусловлено трофической и строительной деятельностью бобра.

Действие зоогенного фактора оказывает влияние и на значения удельной электропроводности (ЕС). Значения удельной электропроводности выше на участках, не подверженных зоогенной деятельности, по сравнению с участками, подверженными влиянию обыкновенного бобра. Разница между значениями является существенной при уровне значимости  $p = 0.000008$ . Удельная электропроводность поверхностных вод характеризует приблизительную концентрацию в воде неорганических электролитов – катионов и анионов.

Также нами был проведен корреляционный анализ по Спирмену и выявлена корреляционная зависимость и значимость факторов, влияющих на показатели зоопланктона (табл. 3).

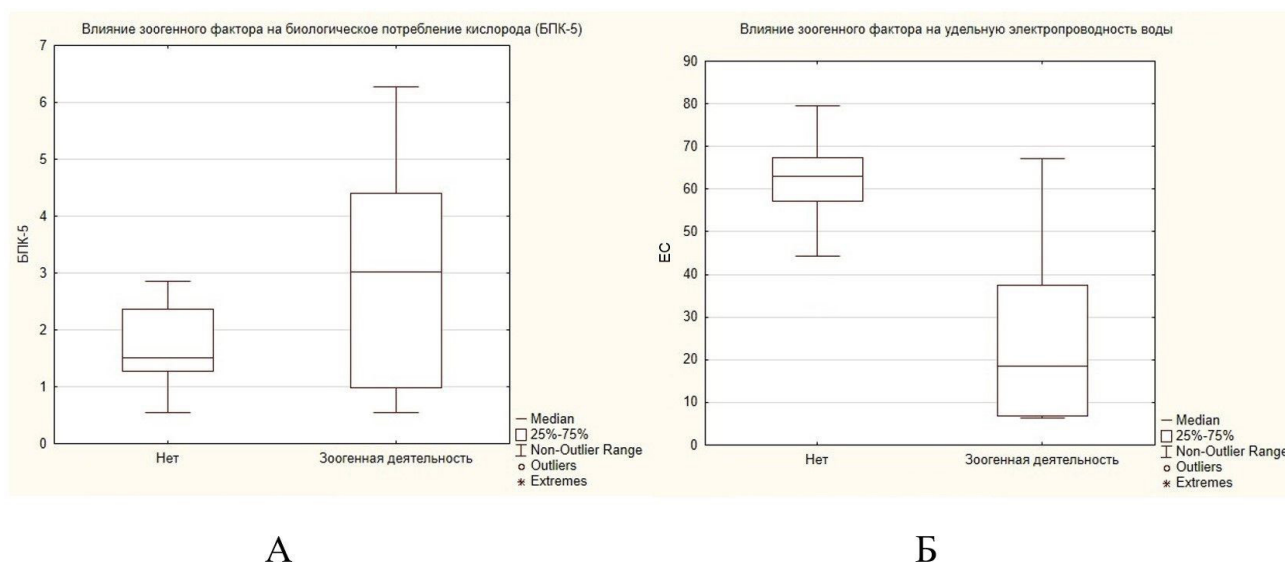


Рис. 5. Влияние зоогенного фактора на значения биологического потребления кислорода (БПК<sub>5</sub>) и удельной электропроводности (ЕС), мкСм/см  
 Fig. 5. The influence of the zoogenic factor on the values of biological oxygen demand (BOD<sub>5</sub>) and specific electrical conductivity (EC), μS/cm

Таблица 3. Корреляционная зависимость показателей и факторов исследуемых водоемов (ранговая корреляция Спирмена)

	N	B	Hn	En	pH	t	EC	БПК5	ЗФ*
N	1.00								
B	<b>0.93</b>	1.00							
Hn	<b>0.29</b>	<b>0.37</b>	1.00						
En	<b>-0.43</b>	<b>-0.38</b>	0.19	1.00					
pH	<b>-0.53</b>	<b>-0.43</b>	<b>-0.35</b>	0.26	1.00				
t	<b>0.36</b>	<b>0.33</b>	<b>0.35</b>	<b>-0.36</b>	<b>-0.47</b>	1.00			
EC	<b>-0.51</b>	<b>-0.40</b>	<b>-0.32</b>	0.29	<b>0.56</b>	<b>-0.79</b>	1.00		
БПК5	<b>0.30</b>	0.24	-0.01	-0.05	<b>-0.42</b>	0.09	-0.28	1.00	
ЗФ*	<b>0.62</b>	<b>0.58</b>	<b>0.35</b>	<b>-0.38</b>	<b>-0.54</b>	<b>0.64</b>	<b>-0.67</b>	<b>0.38</b>	1.00

Примечание. ЗФ – зоогенный фактор; значимые коэффициенты ( $p < 0.05$ ) выделены.

В табл. 3 показана умеренная прямая зависимость ( $0.3 \leq r \leq 0.7$ ) численности, биомассы зоопланктона, индекса Шеннона – Уивера, температуры водотока, значений БПК<sub>5</sub> от наличия зоогенного фактора. В отношении pH среды, значений удельной электропроводности, индекса выравненности по Пиелу отмечается умеренная обратная зависимость.

### Обсуждение

Количественные и структурные показатели сообществ зоопланктона речных экосистем зависят от комплекса экологических факторов. Среди них для водотоков особенно важными являются гидрологические факторы (Крылов, 2002, 2005). Одновременно биотические факторы обладают значитель-

ной эдификаторной ролью, влияя на абиотические характеристики среды. Среди биотических факторов особенно заметное влияние на сообщества зоопланктона имеют высшие водные растения (Крылов, 2005; Мухортова, 2011; Гаврилко, 2019) и деятельность обыкновенного бобра (Крылов, 2005; Завьялов и др., 2005, 2015). Заросли макрофитов в водотоках могут снижать скорость течения, создавать убежища для зоопланктеров, что положительно сказывается на развитии зоопланктона. Но наибольшее влияние на комплекс условий обитания зоопланктона оказывает зоогенный фактор. Под его влиянием значительно снижается (порой до нулевых значений) скорость течения водотока, изменяются значения температуры, водородного показателя, содержания кислорода, удель-

ной электропроводности и др.

Общий видовой состав зоопланктона исследованных участков рек характеризуется доминированием ювенильных стадий *Sopropoda* и широким распространением коловраток *Euchlanis dilatata*. Доминирование науплиальных и копеподитных стадий веслоногих рачков отмечено как для незарегулированных участков рек, так и для участков, где наблюдалась зоогенная деятельность. Однако на участках, подверженных влиянию обыкновенного бобра, выявлено большее количество ветвистоусых рачков и коловраток в качестве субдоминантов и доминантов (*Alona affinis*, *Ceriodaphnia megops*, *Chydorus sphaericus*, *Polyarthra vulgaris*, *Euchlanis dilatata*, *Conochilus unicornis*). Таким образом, в условиях влияния зоогенного фактора увеличивается доля ветвистоусых, являющихся плавающими и ползающими вторичными фильтраторами и коловраток – вертикаторов, что связано с повышением концентрации питательной взвеси в воде бобрового пруда.

Зоогенный фактор оказывает влияние на количественные показатели зоопланктона – численность и биомассу, по которым мы отмечаем значимо более высокие значения, что подтверждается коэффициентом Манна – Уитни. Также успешное развитие сообществ зоопланктона отражает индекс видового разнообразия Шеннона – Уивера, который в условиях зоогенного фактора является значимо более высоким по сравнению с незарегулированными участками рек. Однако при протекании зоогенных сукцессий в бобровых прудах могут в массе развиваться крупные ветвистоусые ракообразные (Крылов, 2005), что может привести к снижению индекса выравненности по Пиелу, что также подтверждается значениями коэффициента Манна – Уитни.

Зоогенный фактор оказывает влияние на абиотические факторы среды, нами отме-

чено влияние деятельности *Castor fiber* на температуру водотока, значения БПК<sub>5</sub>, вызывающее увеличение этих показателей. Повышение температуры воды связано с лучшей прогреваемостью вод в условиях замедленного водотока. Увеличение значений БПК<sub>5</sub> вызвано увеличением содержания органических веществ в воде зоогенно трансформированных участков, что требует большего количества кислорода для процессов его окисления. Одновременно в зоогенно трансформированных водотоках значения pH сдвигаются в сторону более кислых, отмечена более низкая электропроводность воды. Кислотность воды, как правило, увеличивается при более активном распаде органических веществ, которым характеризуются зарегулированные участки водотоков. Электропроводность воды – показатель, который связан со значениями кислотности природных вод (Женихов и др., 2022), уменьшающийся при снижении значений pH.

## Заключение

Таким образом, ведущим биотическим фактором, определяющим развитие сообществ зоопланктона малых рек на территории государственного природного заповедника «Кологривский лес» им. М. Г. Синицына, является зоогенная деятельность. Обыкновенный бобр формирует в изученных водотоках специфические условия в рефугиумах зоопланктонных организмов, которые значимо отличаются от параметров среды на участках рек, не подверженных зоогенной деятельности. Сложный комплекс факторов, складывающийся в зоогенно трансформированных участках водотоков, обеспечивает успешное развитие зоопланктонных организмов, что проявляется в повышении количественных показателей зоопланктона, в увеличении значений индекса видового разнообразия, а также отражается на изменении видового состава зоопланктоценозов.

## Библиография

- Гаврилко Д. Е. Структурно-функциональная организация сообществ зоопланктона зарослей высших водных растений (на примере водотоков Нижегородской области) : Дис. ... канд. биол. наук. Н. Новгород, 2019. 279 с.
- Голубева Д. О., Золотарева Т. В., Кудрин И. А., Шурганова Г. В. Биоиндикация малых рек нагорной части Нижнего Новгорода на основе анализа видовой структуры зоопланктона // Сборник докладов VI Всероссийского фестиваля науки. Н. Новгород: ННГАСУ, 2016. С. 423–426.
- Женихов К. Ю., Женихов Ю. Н., Шлеттерер М., Кузовлев В. В. Многолетние исследования влияния болотных вод на гидрохимический режим реки Тудовки в естественных условиях // Сборник Всероссийской конференции с международным участием, посвященной 90-летию организации Центрально-Лесного государственного природного биосферного заповедника, 150-летию основателя и первого директора Григория Леонидовича Граве, 140-летию эколога, профессора Владимира Владимировича Станчинского. М.: Т-во научн. изданий КМК, 2022. С.

176–184.

- Завьялов Н. А. Средообразующая деятельность бобра (*Castor fiber* L.) в европейской части России . Великий Новгород, 2015. 320 с. (Труды государственного природного заповедника «Рдейский». Вып. 3).
- Завьялов Н. А., Крылов А. В., Бобров А. А., Иванов В. К., Дгебуадзе Ю. Ю. Влияние речного бобра на экосистемы малых рек . М.: Наука, 2005. 186 с.
- Зайцев В. А., Сиротина М. В., Мурадова Л. В., Ситникова О. Н. Бобры заповедника «Кологривский лес» // Бобры в заповедниках европейской части России / Под ред. Н. А. Завьялова, Л. А. Хляп. Великие Луки: ООО «Великолукская типография», 2018. С. 125–180.
- Ильин М. Ю., Кудрин И. А., Золотарева (Куклина) Т. В., Шурганова Г. В. Биоиндикация водных объектов особо охраняемых природных территорий Нижегородской области на основе анализа видовой структуры зоопланктона // Вода: химия и экология. № 3. Н. Новгород, 2016. С. 60–66.
- Кадочников Д. А., Кузнецова Е. М., Овчанкова Н. Б. Оценка экологического состояния малых рек г. Перми (р. Егошихи и р. Данилихи) по биологическим показателям // Экосистемы малых рек: биоразнообразие, экология, охрана: Материалы лекций II Всероссийской школы-конференции 18–22 ноября 2014 г. Т. II. Ярославль, 2014. С. 172–174.
- Кобзарь А. И. Прикладная математическая статистика . М.: Физматлит, 2006. 816 с.
- Крылов А. В. Влияние жизнедеятельности бобров на зоопланктон предгорной реки (Монголия) // Биология внутренних вод. 2008. № 1. С. 78–80. DOI: 10.1007/s12212-008-1011-4
- Крылов А. В. Изменение структурной организации зоопланктона малой реки в условиях различной проточности // Биология внутренних вод. 2002. № 2. С. 51–54.
- Крылов А. В. Зоопланктон равнинных малых рек . М.: Наука, 2005. 263 с.
- Крылов А. В. Речной бобр (*Castor fiber* L.) как ключевой вид экосистемы малой реки (на примере Приокско-Террасного государственного биосферного природного заповедника) . М.: Т-во научн. изданий КМК, 2012. С. 60–77.
- Лобуничева Е. В., Макаренкова Н. Н., Ивичева К. Н., Филоненко И. В., Литвин А. И., Попета Е. С., Думнич Н. В. Оценка экологического состояния малой реки урбанизированной территории по характеристикам фитопланктона, зоопланктона и зообентоса на примере р. Содема (Вологодская область) // Трансформация экосистем. 2023. № 6 (4). С. 119–140. DOI: 10.23859/estr-230922
- Макеев И. С., Гаврилко Д. Е. Метазойный планктон как показатель экологического состояния малых водотоков Нижнего Новгорода // Зоологические исследования регионов России и сопредельных территорий: Материалы III Международной научной конференции / Под ред. проф. А. И. Дмитриева. Н. Новгород: НГПУ им. К. Минина, 2014. С. 123–127.
- Мухортова О. В. Фитофильные сообщества зоопланктона нижнего течения реки Сок // Особенности пресноводных экосистем малых рек Волжского бассейна. / Под ред. Г. С. Розенберга, Т. Д. Зинченко. Тольятти: Кассандра, 2011. С. 121–128.
- Осипов В. В., Башинский И. В., Подшивалина В. Н. О влиянии деятельности речного бобра – *Castor fiber* (*Castoridae*, *Mammalia*) на биоразнообразие экосистем малых рек лесостепной зоны // Поволжский экологический журнал. 2017. № 1. С. 69–83. DOI: 10.18500/1684-7318-2017-1-69-83
- Салазкин А. А., Иванова М. Б., Огородникова В. А. Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах. Зоопланктон и его продукция . Л.: ГосНИОРХ, 1982. 55 с.
- Шитиков В. К., Розенберг Г. С., Зинченко Т. Д. Количественная гидроэкология: методы современной идентификации . Тольятти: ИЭВБ РАН, 2003. 463 с.
- Шурганова Г. В., Кудрин И. А., Гаврилко Д. Е., Ильин М. Ю., Золотарева Т. В., Жихарев В. С., Голубева Д. О. Изменения видовой структуры зоопланктонных сообществ разнотипных водотоков Нижегородской области как показатели качества их вод и экологического состояния // Биоиндикация в мониторинге пресноводных экосистем III: Материалы Международной конференции / Под ред. В. А. Румянцевой, И. С. Трифионовой. СПб.: Своё издательство, 2017. С. 382–385.
- Czerniawski R., Sługocki L., Kowalska-Góralaska M. Effects of beaver dams on the zooplankton assemblages in four temperate lowland streams (NW Poland) // Biologia. 2017. № 72/4. P. 417–430. DOI: 10.1515/biolog-2017-0047
- Grudzinski B., Fritz K., Golden H. E., Johnson T. A., Rech J. A., Levy J. A global review of beaver dam impacts: Stream conservation implications across biomes // Global Ecology and Conservation. 2022. № 37. P. 1–15. DOI: 10.1016/j.gecco.2022.e02163
- Mann H. B., Whitney D. R. On a test of whether one of two random variables is stochastically larger than the other // Annals of Mathematical Statistics. 1947. Vol. 18. P. 50–60.
- Pielou E. The measurement of diversity in different types of biological collections // Journal of Theoretical

Biology. 1966. Vol. 13. P. 131–144. DOI: 10.1016/0022-5193(66)90013-0  
Shannon C. E., Weaver. W. The mathematical theory of communication. IL: University of Illinois Press  
Urbana, 1963. 117 p.

# ENVIRONMENT-FORMING INFLUENCE OF *CASTOR FIBER* L. ON ZOOPLANKTON COMMUNITIES OF SMALL RIVERS IN THE TERRITORY OF THE M. G. SINITSYN KOLOGRIVSKY FOREST STATE NATURE RESERVE

**SIROTIN**  
Alexey Leonidovich

*Kostroma State University, 156005, Kostroma region, Kostroma, Dzerzhinsky St., 17/11, lasirotin@gmail.com*

**SIROTINA**  
Marina Valerievna

*D.Sc., Kostroma State University, M. G. Sinitsyn Kologrivsky Forest State Nature Reserve, 156005, Kostroma region, Kostroma, Dzerzhinsky St., 17/11; 157440, Kostroma region, Kologriv, Central St., 15, mvsiroтина@gmail.com*

**Keywords:**  
zooplankton  
small rivers  
zoogenic factor  
Kologrivsky forest

**Summary:** The zooplankton of small rivers in the territory of the M. G. Sinitsyn Kologrivsky Forest State Nature Reserve (Kostroma region) was studied under the influence of a zoogenic factor. 107 species were identified among zooplankton. Of these, 42 species belong to Cladocera, 19 species - to Copepoda, and 46 species - to Rotifera. The dominant species were identified and the values of abundance, zooplankton biomass, Shannon species diversity index and Piel uniformity index were determined for small rivers Seha, Ponga, Lomenga, Londushka, Chornaya, Talitsa in areas exposed to zoogenic activity and in areas not affected by *Castor fiber* L. The environment-forming role of the beaver for zooplankton communities, the influence of *Castor fiber* activity on the species composition, quantitative indicators of zooplankton, and a complex of abiotic factors (temperature, pH, BOD5 values, and specific electrical conductivity) were noted. Using statistical methods, it was revealed that in the conditions of zoogenic activity, the abundance, biomass of zooplankton, and the species diversity index are significantly higher, but Piel uniformity index is lower compared to areas not exposed to zoogenic transformation. Zoogenic activity influences abiotic factors, thereby indirectly affecting zooplankton communities. Under the influence of the zoogenic factor, the temperature of the water body, the values of the hydrogen index, and the values of biological oxygen demand (BOD5) are higher, but the specific electrical conductivity is lower. In the small rivers of the studied area of the southern taiga, the common beaver is a habitat-forming species for zooplankton. This animal slows down the flow of watercourses, contributes to an increase in water temperature, influences other abiotic environmental factors, and forms specific refugiums for zooplankton communities.

**Received on:** 03 June 2024

**Published on:** 23 September 2024

## References

- Czerniawski R., Sługocki L., Kowalska-Górska M. Effects of beaver dams on the zooplankton assemblages in four temperate lowland streams (NW Poland), *Biologia*. 2017. No. 72/4. P. 417–430. DOI: 10.1515/biolog-2017-0047
- Gavrillo D. E. Structural and functional organization of zooplankton communities in thickets of higher aquatic plants (using the example of watercourses in the Nizhny Novgorod region): *Dip. ... kand. biol. nauk. N. Novgorod*, 2019. 279 p.
- Golubeva D. O. Zolotareva T. V. Kudrin I. A. Shurganova G. V. Bioindication of small rivers in the mountainous part of Nizhny Novgorod based on the analysis of the species structure of zooplankton, *Sbornik dokladov VI Vserossiyskogo festivalya nauki. N. Novgorod: NNGASU*, 2016. P. 423–426.
- Grudzinski B., Fritz K., Golden H. E., Johnson T. A., Rech J. A., Levy J. A global review of beaver dam impacts: Stream conservation implications across biomes, *Global Ecology and Conservation*. 2022. No. 37.

- P. 1–15. DOI: 10.1016/j.gecco.2022.e02163
- Il'in M. Yu. Kudrin I. A. Shurganova G. V. Bioindication of water bodies of specially protected natural areas of the Nizhny Novgorod region based on the analysis of the species structure of zooplankton, *Voda: himiya i ekologiya*. No. 3. N. Novgorod, 2016. P. 60–66.
- Kadochnikov D. A. Kuznecova E. M. Ovchankova N. B. Assessment of the ecological state of small rivers in Perm (Egoshikha and Danilikha rivers) based on biological indicators, *Ekosistemy mal'nykh rek: bioraznoobrazie, ekologiya, ohrana: Materialy lekciy II Vserossiyskoy shkoly-konferencii 18–22 noyabrya 2014 g. T. II. Yaroslavl'*, 2014. P. 172–174.
- Kobzar' A. I. Applied mathematical statistics. M.: Fizmatlit, 2006. 816 p.
- Krylov A. V. Changes in the structural organization of zooplankton in a small river under conditions of different flow rates, *Biologiya vnutrennih vod*. 2002. No. 2. P. 51–54.
- Krylov A. V. Impact of the activities of beavers on the zooplankton of a piedmont river (Mongolia), *Biologiya vnutrennih vod*. 2008. No. 1. P. 78–80. DOI: 10.1007/s12212-008-1011-4
- Krylov A. V. River beaver (*Castor fiber* L.) as a key species of the ecosystem of a small river (on the example of the Prioksko-Terrasny State Biosphere Nature Reserve). M.: T-vo nauchn. izdaniy KMK, 2012. P. 60–77.
- Krylov A. V. Zooplankton of lowland small rivers. M.: Nauka, 2005. 263 p.
- Lobunicheva E. V. Ivicheva K. N. Filonenko I. V. Litvin A. I. Popeta E. S. Dumnich N. V. Assessment of the ecological state of a small river in an urbanized area based on the characteristics of phytoplankton, zooplankton and zoobenthos on the example of the Sodema river (Vologda region), *Transformatsiya ekosistem*. 2023. No. 6 (4). P. 119–140. DOI: 10.23859/estr-230922
- Makeev I. S. Gavrilko D. E. Metazoan plankton as an indicator of the ecological state of small watercourses in Nizhny Novgorod, *Zoologicheskie issledovaniya regionov Rossii i sopredel'nykh territoriy: Materialy III Mezhdunarodnoy nauchnoy konferencii, Pod red. prof. A. I. Dmitrieva. N. Novgorod: NGPU im. K. Minina*, 2014. P. 123–127.
- Mann H. B., Whitney D. R. On a test of whether one of two random variables is stochastically larger than the other, *Annals of Mathematical Statistics*. 1947. Vol. 18. P. 50–60.
- Muhortova O. V. Phytophilic communities of zooplankton in the lower reaches of the Sok River, *Osobennosti presnovodnykh ekosistem mal'nykh rek Volzhskogo basseyna.*, Pod red. G. P. Rozenberga, T. D. Zinchenko. Tol'yatti: Cassandra, 2011. P. 121–128.
- Osipov V. V. Bashinskiy I. V. Podshivalina V. N. On the impact of the activities of the river beaver – *Castor fiber* (Castoridae, Mammalia) on the biodiversity of ecosystems of small rivers in the forest-steppe zone, *Povolzhskiy ekologicheskiy zhurnal*. 2017. No. 1. P. 69–83. DOI: 10.18500/1684-7318-2017-1-69-83
- Pielou E. The measurement of diversity in different types of biological collections, *Journal of Theoretical Biology*. 1966. Vol. 13. P. 131–144. DOI: 10.1016/0022-5193(66)90013-0
- Salazkin A. A. Ivanova M. B. Ogorodnikova V. A. Methodological recommendations for collecting and processing materials during hydrobiological studies in freshwater bodies. *Zooplankton and its products*. L.: GosNIORH, 1982. 55 p.
- Shannon C. E., Weaver W. The mathematical theory of communication. IL: University of Illinois Press Urbana, 1963. 117 p.
- Shitikov V. K. Rozenberg G. S. Zinchenko T. D. Quantitative hydroecology: modern identification methods. Tol'yatti: IEVB RAN, 2003. 463 p.
- Shurganova G. V. Kudrin I. A. Gavrilko D. E. Il'in M. Yu. Zolotareva T. V. Zhiharev V. S. Golubeva D. O. Changes in the species structure of zooplankton communities of different types of watercourses in the Nizhny Novgorod region as indicators of their water quality and ecological state, *Bioindikatsiya v monitoringe presnovodnykh ekosistem III: Materialy Mezhdunarodnoy konferencii, Pod red. V. A. Rumyantseva, I. P. Trifonovoy. SPb.: Svoe izdatel'stvo*, 2017. P. 382–385.
- Zav'yalov H. A. Krylov A. B. Bobrov A. A. Ivanov V. K. Dgebuadze Yu. Yu. The influence of the river beaver on the ecosystems of small rivers. M.: Nauka, 2005. 186 p.
- Zav'yalov N. A. Environment-forming activity of the beaver (*Castor fiber* L.) in the European part of Russia. *Velikiy Novgorod*, 2015. 320 p. (Trudy gosudarstvennogo prirodnogo zapovednika «Rdeyskiy». Vyp. 3).
- Zaycev V. A. Sirotnina M. V. Muradova L. V. Sitnikova O. N. Beavers of the Kologrivsky Forest Nature Reserve, *Bobry v zapovednikah evropeyskoy chasti Rossii*, Pod red. N. A. Zav'yalova, L. A. Hlyap. Velikie Luki: OOO «Velikolukskaya tipografiya», 2018. P. 125–180.
- Zhenihov K. Yu. Zhenihov Yu. N. Shletterer M. Kuzovlev V. V. Long-term studies of the influence of swamp waters on the hydrochemical regime of the Tudovka River under natural conditions, *Sbornik Vserossiyskoy konferencii s mezhdunarodnym uchastiem, posvyaschennoy 90-letiyu organizatsii Central'no-Lesnogo gosudarstvennogo prirodnogo biosfernogo zapovednika, 150-letiyu osnovatelya i pervogo direktora Grigoriya Leonidovicha Grave, 140-letiyu ekologu, professora Vladimira Vladimirovicha Stanchinskogo*. M.: T-vo nauchn. izdaniy KMK, 2022. P. 176–184.



УДК 574.4:510.644.4

## РЕШЕНИЕ ЗАДАЧИ КЛАССИФИКАЦИИ С ПОМОЩЬЮ НЕЧЕТКОЙ ЛОГИКИ

**КОРОСОВ**

**Андрей Викторович**

*доктор биологических наук, Петрозаводский государственный университет, Петрозаводск, пр. Ленина, 33, korosov@psu.karelia.ru*

### Ключевые слова:

нечеткая логика  
функция принадлежности  
диагностика пола  
обыкновенная гадюка

**Аннотация:** Работа посвящена использованию методов нечеткой логики для решения задач классификации биологических объектов. Рассмотрено построение и использование нечеткого вывода методом Заде – Мамдани. Поставлена задача выработки логических правил прижизненного определения пола гадюки по серии качественных и количественных морфологических признаков. Показаны два варианта решения задачи с помощью методов формальной бинарной логики и с помощью методов нечеткой логики. Рассмотрены основные компоненты формальной логики (понятия, суждения, законы) и нечеткой логики (функции принадлежности, лингвистические переменные, вычисление нечетких умозаключений). Указаны методы задания функций принадлежности; реализован метод составления логистических уравнений с использованием распределений значений признаков по обширной выборке животных. Предлагается интерпретировать функции принадлежности как семантический фильтр, усиливающий диагностические свойства изучаемых признаков. Все расчеты проиллюстрированы численными примерами. Для всех этапов моделирования написаны свои скрипты, прикрепленные по гиперссылке к тексту. Выполнение скриптов в среде пакета R позволит в деталях ознакомиться со всеми этапами исследования. Обсуждаются причины невестребованности данного метода в практике экологических исследований. Рассмотрены вопросы настройки параметров и способы верификации логической модели. Отмечено активно развивающееся направление интеграции нечеткой логики с нейросетевым моделированием.

© Петрозаводский государственный университет

**Получена:** 18 мая 2024 года

**Подписана к печати:** 27 сентября 2024

### Введение

Нечеткая логика призвана трансформировать множество неточных фактов и соображений в конкретный вывод, решение, действие. Начиная с семидесятых годов алгоритмы нечеткой логики используются для управления роботами и производственными процессами (Рыбин, 2007). Нечеткая логика – это синтез аппарата формальной логики и теории множеств (Паклин, 2021). По мнению ряда авторов, теория нечеткой логики оказалась главным прорывом математики прошлого века (Ланге, 2018). В экологической сфере она позволяет класси-

фицировать природные явления (объекты) (Меншуткин, 2010) в медицине – диагностировать заболевания (Харьков, 2011; Зюбова, 2013; Быков и др., 2016; Ramirez-Mendoza, 2022). Нарботки нечеткой логики используются в близких дисциплинах – биометрике (biometrics – распознавание личности по биологическим свойствам, Du, 2012) и биоинформатике (bioinformatics – моделирование структуры биологических макромолекул, Baldi, Brunak, 2001; Bandyopadhyay et al., 2007). Собственно биометрия (biostatistics, прежняя biometrics), широко используемая в экологических исследованиях, практически игнорирует эту область: ни в одном до-



статочно свежем учебнике по биометрии (Quinn, Keough, 2002; Дюк, Эмануэль, 2003; Chang, 2011; Джеймс и др., 2016; Соколов и др., 2016; Pagano, Gauvreau, 2018) нет предложений по использованию нечеткой логики. Основной лейтмотив нашей публикации состоит в популяризации этого метода количественной обработки экологических данных.

Цель сообщения – показать алгоритм конструирования классификационных построений в экологических исследованиях с помощью аппарата нечеткой логики.

В нашем сообщении рассмотрен подход к решению задачи определения пола обыкновенной гадюки (*Vipera berus* L.) по качественным и количественным признакам. По мере изложения задач вводятся необходимые теоретические понятия. Расчеты выполнены в среде R (The R..., 2023). Все этапы можно повторить, выполняя представленные в тексте скрипты. Перед чтением статьи мы рекомендуем ознакомиться с кратким, но рельефным описанием изучаемой технологии (Палкин, 2021). Этот удачный текст поможет создать общее впечатление о методе, тогда как наш материал детально покажет все этапы осуществления процедуры.

## Материалы

Данные по морфологии обыкновенной гадюки собраны нами в 1992–2023 гг. на островах Кижского архипелага (Коросов, 2010). В качестве источника данных служит обширная таблица, сокращенный вариант которой ([datavip.csv](http://datavip.csv), 325 записей) доступен по гиперссылке. Пол гадюк из представленной базы данных определялся по серии внешних морфологических признаков, часть из которых проанализирована в статье. Подтверждение определений пола выполнено при вскрытии около 50 особей.

## Традиционные методы исследований

Нечеткая логика является развитием формальной («четкой») логики и решает в том числе похожие задачи, например классификацию особей по статусу. Рассмотрим решение задачи прижизненной диагностики пола обыкновенной гадюки сначала методами традиционной логики, а в следующем разделе – с помощью нечеткой логики.

Цель предстоящей работы состоит в том, чтобы составить *логические правила*, которые позволяют по внешним морфологическим признакам выявить среди гадюк самцов и самок. Сначала предстоит изучить

экстерьерные признаки, выявить значения, характерные для разнополых особей, и в заключение построить логическую модель для идентификации пола. В качестве характеристик выступают следующие: окраска спины и хвоста, размеры тела и хвоста.

Для введения в метод понадобится ряд терминов формальной логики и теории множеств. Формальная (аристотелева) логика изучает методы правильного мышления и рассматривает три главных темы: понятия, суждения и «законы» логики (Свинцов, 1987).

Вводя биологическое *понятие*, например «хвост», о котором пойдет речь, нужно видеть весь путь становления этого понятия. Непосредственное чувственное *восприятие* конкретных хвостов гадюк сохраняем в памяти как *представление* о них. Опыт изучения разнообразных примеров приводит к *абстрагированию* от конкретного наполнения, к обобщению, собственно к *понятию*, относящемуся ко всем объектам данного класса: «хвост – это часть тела, орган животного, который включает в себя позвоночный столб и расположен позади ануса или клоаки». Определение понятия дается по правилам: определяемое равно определяющему, без логического круга, с положительным содержанием, видовые признаки следуют за родовыми. В нашем примере используются следующие понятия: тело, хвост, спина, окраска, размеры, пол.

(Здесь не обойтись без примеров ошибочных дефиниций. Так, непрофессионализм некоторых авторов Википедии виден по логическим ошибкам даже в простейших определениях: «Хвост... – отдел сегментированного тела, расположенный позади анального отверстия и *не содержащий* кишечника» (<https://ru.wikipedia.org/wiki/Хвост>); налицо отрицательное содержание, т. е. ошибка в построении дефиниции. Однако известное определение Н. Винера «... информация – это... *не* вещество и *не* энергия...» (что, в принципе, позволяет добавить: «и не заячий хвостик»), на наш взгляд, не следует рассматривать как ошибку, но как умышленную провокацию, заставляющую исследователей глубже вникать в тему.)

Понятия объединяются в словесные конструкции – *простые суждения*, логически сочетающие субъект (предмет, «хвост») и предикат (характеристики, «длинный») и поэтому обладающие *свойством истинности* (ИСТИНА – это когда суждение соответствует наблюдению, и ЛОЖЬ – когда не

соответствует). В формализованной теории множеств суждения обозначаются латинскими буквами (A, B...), а значения истинности — цифрами 0 и 1, в среде R – константами FALSE, TRUE. Утверждение «длинный хвост» (A) истинно, если перед нами самец гадюки, и ложно, если самка; для любой самки  $A = 0$ , для самца  $A = 1$ . Другое утверждение, «спина серая», для самцов истинно,  $B = 1$ , для самок – ложно,  $B = 0$ .

Память подсказывает, что для самцов истинными будут следующие суждения: спина серая, спина синяя, спина черная, хвост длинный, хвост (снизу) черный, тело длинное, тело короткое.

Таблица 1. Значения истинности для суждения «самец» по характеристикам гадюк

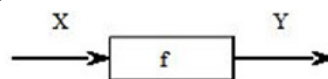
Хвост длинный, A	Спина серая, B	$A \cap B$	$A \cup B$	$A \rightarrow B$
0	0	0	0	1
0	1	0	1	1
1	0	0	1	0
1	1	1	1	1

Смысл операций, представленных в табл. 1 для гадюк из нашего примера, очевиден. **Конъюнкция** ( $\cap$ ). Это не самец, когда хвост не длинный И спина не серая ( $0 \cap 0 = 0$ ), когда хвост не длинный И спина серая ( $0 \cap 1 = 0$ ), когда хвост длинный И спина не серая ( $1 \cap 0 = 0$ ). У самца обязательно длинный хвост и серая спина ( $1 \cap 1 = 1$ ). **Дизъюнкция** ( $\cup$ ). Это может быть самец, когда ИЛИ хвост длинный ( $1 \cup 0 = 1$ ), ИЛИ спина серая ( $0 \cup 1 = 1$ ), ИЛИ и хвост длинный, и спина серая ( $1 \cup 1 = 1$ ); это не самец, если хвост не длинный и спина не серая ( $0 \cup 0 = 0$ ). **Импликация** ( $\rightarrow$ ). Когда хвост не длинный, то спина не серая ( $0 \rightarrow 0 = 1$ ); импликация истинна (это не самец). Когда хвост длинный, то спина серая ( $1 \rightarrow 1 = 1$ ); импликация истинна (это самец). В отличие от первых союзов, импликация содержит неравнозначные суждения, второе важнее. Поэтому если верное (второе) суждение получено из неверного (первого) суждения, в целом оно считается истинным. Все равно, какой хвост, когда спина серая ( $0 \rightarrow 1 = 1$ ), импликация истинна. Независимо от того, какой хвост, когда спина не серая ( $1 \rightarrow 0 = 0$ ), импликация ложна (это не самец).

Сложные суждения должны подчиняться «законам логики»: тождества, непротиворечия, исключения третьего. Формальная логика имеет дело только с двумя значениями – ИСТИНА и ЛОЖЬ: если данная особь самец (ИСТИНА), то это не самка (ЛОЖЬ), и

наоборот. Здесь проявляется закон исключения третьего: *суждение может быть либо истинным, либо ложным, третьего не дано*. Стремление к однозначности характерно для интерпретации человеком явления окружающего мира, когда все хочется свести к дихотомии: «Крым наш или нет?», «пить вредно или полезно?». И это понятно, поскольку управленческие решения должны приниматься только тогда, когда ситуация «созреет»; таков, например, механизм одноконтурной отрицательной обратной связи. Дискретное, в т.ч. дихотомическое, решение при моделировании во многих случаях полезно, но это не единственный путь.

Теперь есть все термины, чтобы построить логическую модель для идентификации пола гадюк. Любая модель включает в себя **входные** переменные (X), **действия** над ними (f) и **выходные** переменные (Y) (Коросов, 2002).



**Выходная** переменная – это пол особи со значениями «самец» ( $y = 1$ ) и «самка» ( $y = 0$ ). Для большей наглядности можно эти значения отобразить на диаграмме, где по оси абсцисс отложить значения пола, а по оси ординат – истинность этого утверждения (иначе – нашу уверенность в конкретном диагнозе,  $\mu$ ) (рис. 1).

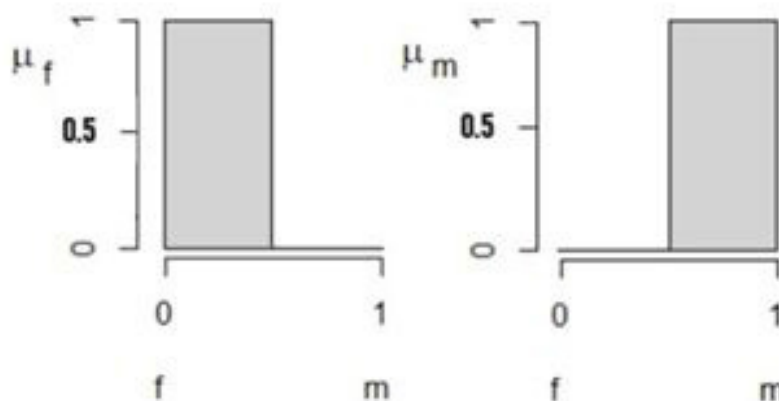


Рис. 1. Выходные функции принадлежности  $\mu_f$  «самки» и  $\mu_m$  «самцы» для признака «пол» (y)  
 Fig. 1. The output membership functions  $\mu_f$  "females" and  $\mu_m$  "males" for the attribute "sex" (y)

**Входные** переменные – это морфологические характеристики особей: окраска спины и хвоста, размер тела и хвоста (табл. 2). Вспоминая свою многолетнюю работу с гадюками (Коросов, 2010), можно отметить пять основных градаций окраски спины: коричневая (самки), зеленая (самки), серая (самцы), синяя (самцы), черная (оба пола). У

самцов хвост снизу почти весь черный, у самок на треть – желтый. Размер хвоста тоже отличается: он короткий у самок и длинный у самцов. По размерам тела гадюки обоего пола могут быть средними и крупными (мелкие молодые особи не рассматриваются, т. к. они однотипно окрашены в коричневые ювенильные тона).

Таблица 2. Обозначения и значения модельных переменных

Свойство	Градации (термы)				
Окраска спины (Color)	коричневая (dark yellow)	зеленая (salad)	серая (grey)	синяя (blue)	темная (dark)
Окраска хвоста (Tail)	желтый (yellow)	черный (black)			
Размер тела (Length total)	средний (small)	крупный (big)			
Длина хвоста (Length caudal)	короткий (short)	длинный (long)			
Пол (Sex)	самка (female) (y = 0)	самец (male) (y = 1)			

Практика показывает, что одни характеристики однозначно указывают на самцов, например, самки не могут быть ни серыми, ни синими. Некоторые характеристики имеют смысл только в сочетании с какими-то другими, например, у средних самцов хвост короткий и неотличим от крупных самок, черную окраску могут иметь оба пола. Разные свойства отличаются по трудоемкости их получения, например, определить окраску хвоста снизу можно только поймав змею. По причине определенной опасности этой процедуры такое свойство нельзя рекомендовать как приоритетное; сначала следует понять, можно ли идентифицировать особь по другим характеристикам, дистанционно.

**Действия** над входными переменными – это логические операции преобразования входных переменных в выходные. Для диагностики пола особи необходимо отобразить такие сочетания значений изучаемых признаков, которые характерны для самок, и отдельно – которые характерны для самцов. Все возможные сочетания градаций этих характеристик отображены в обобщающей табл. 3. Часть сочетаний не была включена в таблицу, поскольку они невозможны. Например, в природе нет средних коричневых самок с желтым и длинным хвостом. Таким образом, была создана модель в виде правил классификации (см. табл. 3).

Таблица 3. Правила для диагностики пола обыкновенной гадюки

Входные переменные				Выходная переменная	Краткая запись правила
окраска спины, $S_o$	окраска хвоста, $T$	размер тела, $L_t$	длина хвоста, $L_c$	пол, $y$	$B \cap T \cap S \cap L \rightarrow y$
коричневая	желтая	средний	короткий	самка	$y \cap n \cap s \cap s \rightarrow 0$
зеленая	желтая	средний	короткий	самка	$s \cap n \cap s \cap s \rightarrow 0$
серая	черная	средний	короткий	самец	$g \cap n \cap b \cap s \cap n \rightarrow 1$
синяя	черная	средний	короткий	самец	$b \cap n \cap b \cap s \cap n \rightarrow 1$
темная	черная	средний	короткий	самец	$d \cap n \cap b \cap s \cap n \rightarrow 1$
темная	желтая	средний	короткий	самка	$d \cap n \cap y \cap n \cap s \cap n \rightarrow 0$
коричневая	желтая	крупный	короткий	самка	$y \cap n \cap y \cap n \cap b \cap n \rightarrow 0$
зеленая	желтая	крупный	короткий	самка	$s \cap n \cap y \cap n \cap b \cap n \rightarrow 0$
серая	черная	крупный	длинный	самец	$g \cap n \cap b \cap n \cap b \cap n \rightarrow 1$
синяя	черная	крупный	длинный	самец	$b \cap n \cap b \cap n \cap b \cap n \rightarrow 1$
темная	черная	крупный	длинный	самец	$d \cap n \cap b \cap n \cap b \cap n \rightarrow 1$
темная	желтая	крупный	короткий	самка	$d \cap n \cap y \cap n \cap b \cap n \rightarrow 0$

Каждая строка из табл. 3 представляет собой сложное суждение, в котором для объединения пяти простых суждений используются три союза И (конъюнкция), а также союз ВЛЕЧЕТ (импликация):  $B \cap T \cap S \cap L \rightarrow y$ . Применяя рассмотренные ранее обозначения, все продукционные правила были записаны в символической форме.

Итак, логическая модель (см. табл. 3) построена. Теперь настает время воспользоваться результатами проделанной работы. Таблица дает однозначную идентификацию пола гадюки по описанным морфологическим признакам.

Проанализируем первые попавшиеся в Интернете картинки по запросу «vipera berus» (рис. 2). Гадюка серой масти ( $gn... \rightarrow 1$ ) (<https://avatars.mds.yandex.net/i?id=8bd188b4d5dde604dc081a659bcdd95f4d17ea98-4860111-images-thumbs&n=13>) легко определяется как самец ( $y = 1$ ); у крупной коричневой змеи виден короткий и на треть желтый хвост ( $ynynbns \rightarrow 0$ ) (<https://avatars.mds.yandex.net/i?id=f440ff55dcee3023f7e2fdbc6edfaa4932af31-10525373-images-thumbs&n=13>), значит, это самка ( $y = 0$ ).



Рис. 2. Фото из Интернета: самец и самка обыкновенной гадюки  
Fig. 2. Photo from the Internet: male and female common viper

Представленный выше алгоритм классификации был основан на экспертном мнении (воспоминаниях) автора о наличии тех или иных показателей у разнополых гадюк. Во многих случаях представлений экспертов достаточно, чтобы можно было составить успешную классификацию, тем более что существуют методы, позволяющие путем итеративных опросов нескольких экспертов прийти к выравненным оценкам (Григорьева и др., 2018). Иногда и не существует других путей анализа ситуации. Однако в нашем случае мы можем обратиться к фактам, ста-

тистике и построить распределения выбранных значений в изученной выборке (рис. 3) для уточнения диагностических свойств рассмотренных характеристик. В среде R распределение показателя позволяют построить функции **table()** для качественных данных, **hist()** – для количественных. В расчетах использована обучающая выборка из 250 экз., выбранных случайно. Расчет и построение частотных распределений входных переменных (см. рис. 3) выполняется в первой части скрипта [01 memfun.R](#).

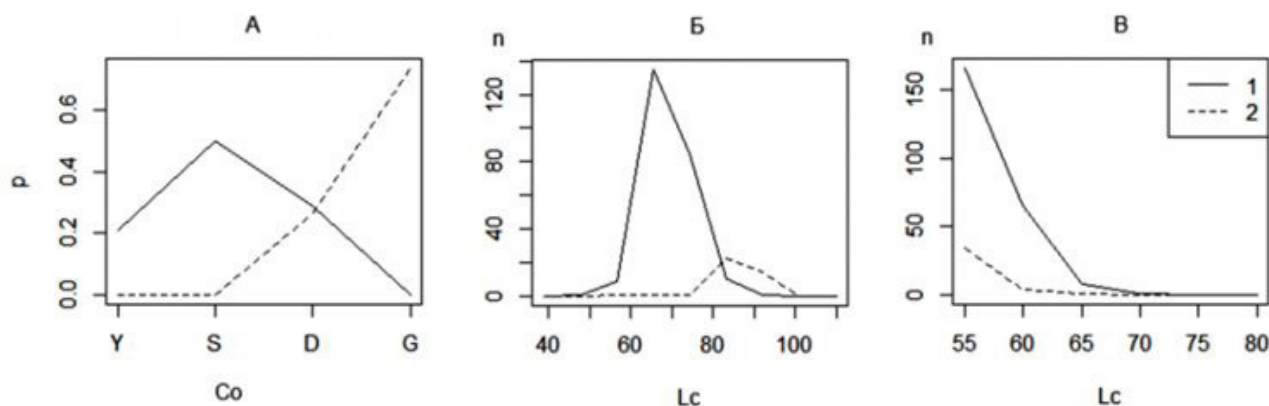


Рис. 3. Распределение самок (1) и самцов (2) гадюки по окраске спины (Co, А), по длине хвоста (Lc, Б) и по длине тела (Lt, В)

Fig. 3. Distribution of female (1) and male (2) vipers by back coloration (Co, A), tail length (Lc, Б) and body thickness (Lt, В)

Анализ распределений показывает, что у разных полов есть представители со всеми вариантами окраски, даже одна серая самка! Утверждение (суждение) «серая спина» для самцов оказалось не абсолютно истинным,  $V \neq 1$ . Еще хуже оказалась ситуация с длиной хвоста: трансгрессия между распределениями для разнополых животных «на глаз» больше половины от размаха выборки. Иначе говоря, вопреки экспертному мнению, утверждение «у самцов хвост длинный» далеко от истины,  $A < 1$ .

Итак, реальность указывает на то, что экспертные бинарные утверждения не были абсолютно истинными. Если стоит цель описать действительность, то категории «истинность» и «ложность» должны быть не дискретными целочисленными, но непрерывными дробными.

Собственно в этом и состоит переход от четкой логики к нечеткой: с подачи автора, Л. Заде (1976), истинность стала рассматриваться как переменная, которая принимает не два, а множество разных значений: «очень истинно», «более-менее истинно»,

«не очень ложно» и т. д., и выражаться дробным числом в диапазоне от 0 до 1.

### Оригинальные методы исследований

В стремлении включить в логические категории все многообразие мира, автор теории нечеткой логики (Заде, 1975) приблизил ее к естественному языку, который в большей мере соответствует действительности, чем формальная бинарная логика Аристотеля. Теорию и приложения нечеткой логики можно найти во многих публикациях (Рыбин, 2007; Григорьева и др., 2018; Ланге, 2018; Чернов, 2018 и др.).

#### Функция принадлежности

В первую очередь было предложено отказаться от дискретной степени истинности и вместо двух значений ЛОЖЬ (0) и ИСТИНА (1) использовать дробную степень истинности, которая была названа «функция принадлежности» (**membership function**, обозначается MF или  $\mu$ ). В литературе можно найти разные синонимичные обозначения для этой функции – характеристическая, совместимости, соответствия, уверенности,

истинности. В каждом случае имеется в виду «степень принадлежности определенного значения характеристики  $x$  к данному классу объектов». Эта степень принимает дробные значения в пределах от 0 до 1 (Заде, 1975).

Функции принадлежности могут быть заданы, исходя из теоретических представле-

ний, мнений экспертов или с опорой на эмпирические данные.

Функцию принадлежности можно задать графически или аналитически, с помощью формул (Чернов, 2018). Часто используют функции в форме треугольника, трапеции, гауссианы и логита (рис. 4).

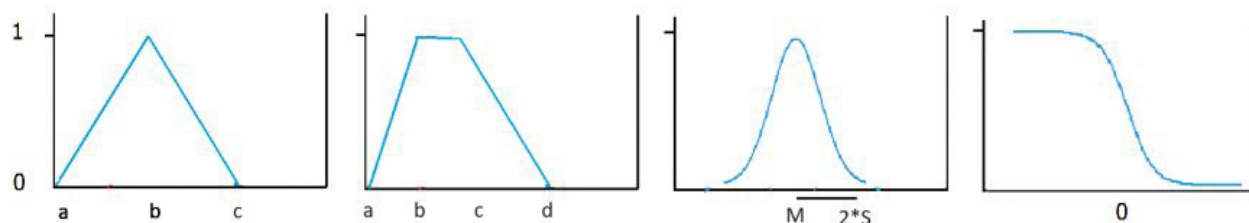


Рис. 4. Варианты форм функции принадлежности  
Fig. 4. Variants of the forms of the membership function

Для треугольной функции принадлежности аналитическая форма определяется тремя значениями абсциссы для левой ( $a$ ), средней ( $b$ ) и правой ( $c$ ) вершин треугольника, в которых функция принадлежности равна 0, 1, 0; промежуточные значения MF вычисляются по формуле:

$$\mu(x) = \begin{cases} 1 - \frac{b-x}{b-a}, & a \leq x \leq b \\ 1 - \frac{x-b}{c-b}, & b \leq x \leq c \\ 0, & x \notin (a; c) \end{cases}$$

Трапеция задается четверкой значений  $x$  ( $a, b, c, d$ ), которым соответствуют значения MF: 0, 1, 1, 0. Промежуточные значения MF вычисляются по формуле:

$$\mu(x) = \begin{cases} 1 - \frac{b-x}{b-a}, & a \leq x \leq b \\ 1, & b \leq x \leq c \\ 1 - \frac{x-c}{d-c}, & c \leq x \leq d \\ 0, & x \notin (a; d) \end{cases}$$

Ключевые точки ( $a, b, c, d$ ) задаются, исходя из теоретических или практических соображений. Частным случаем трапеции можно считать прямоугольник, для задания которого достаточно всего двух значений – одной

абсциссы и одной ординаты (см. выше).

Функция принадлежности может быть задана гауссовой кривой с двумя параметрами (средней  $M$  и стандартным отклонением  $S$ ):  $\mu_x = a * \exp\{-[(x - M) / S]^2\}$ . В этом случае предварительно нужно изучить статистические свойства базовой переменной  $x$  и назначить параметры  $M$  и  $S$ .

Для той же цели можно использовать формулу логита:  $\mu_x = 1/(1 + \exp(-(a_0 + a_1 * x)))$ , заранее подбирая параметры кривизны ( $a$ ) и смещения. Для моделирования двух альтернативных термов удобнее всего выбрать именно этот вариант.

Параметры функций принадлежности в процессе работы над моделью могут быть изменены, в т. ч. с помощью методов оптимизации.

\* \* \*

Решая поставленную задачу, для начала составим функции принадлежности в графической форме. Для этого найдем относительные веса тех или иных значений для каждой группы, используя ранее полученные распределения.

Так, окраску D (черную) имеют 69 самок из 237 (0.29 из 1) и 10 самцов из 39 (0.26 из 1) (табл. 4). Рассчитав отношение долей (0.29 и 0.26) к сумме (0.55), находим, что при обнаружении, например, черной особи (Dark) степень уверенности в том, что это самка, составит 0.52, что самец – 0.48.

Таблица 4. Расчет значений функции принадлежности  $\mu_{Co}$  для показателя окраски Co

Показатель	Пол	Варианты окраски спины				Сумма
		Yellow-dark	Salad	Dark	Grey	
Число самок	f	50	118	69	0	237
Число самцов	m	0	0	10	28	38
Доля от самок	f	0.21	0.5	0.29	0	1
Доля от самцов	m	0	0	0.26	0.74	1
$\mu_{CoF}$	f	1	1	0.52	0	
$\mu_{CoM}$	m	0	0	0.48	1	

Расчет эмпирических входных функций принадлежности выполняется во второй части скрипта [01 memfun.R](#). Все рассчитанные эмпирические значения функций принад-

лежности были записаны в файлы 'mfCo.csv', 'mfLc.csv', 'mfLt.csv' и представлены на диаграмме (рис. 5). Для упрощения расчетов данные по окраске хвоста опустили.

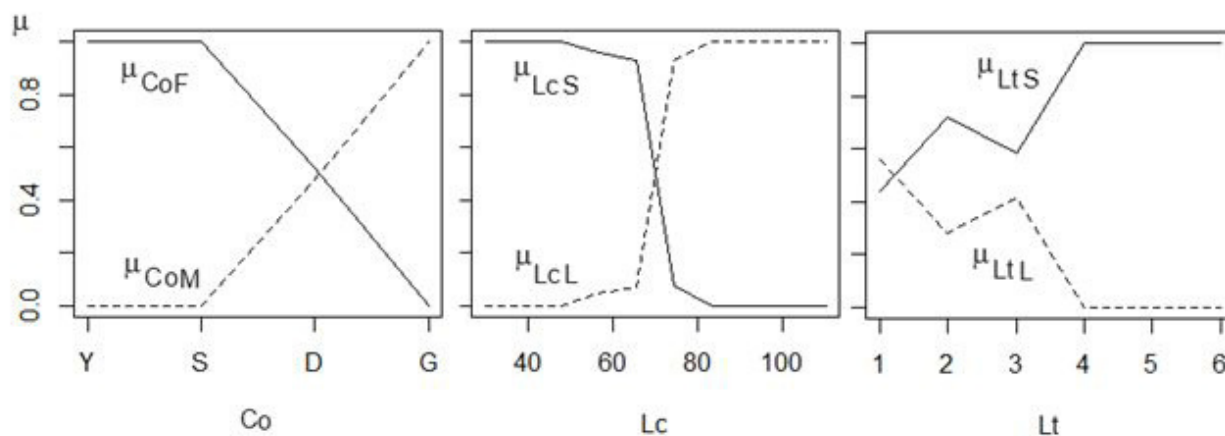


Рис. 5. Функции принадлежности для показателей окраска спины (Co) («цветная, самочья»,  $\mu_{CoF}$ ; «бесцветная, самцовая»,  $\mu_{CoM}$ ), длина хвоста (Lc) («хвост короткий»,  $\mu_{LcS}$ ; «хвост длинный»,  $\mu_{LcL}$ ) и длина тела (Lt) («тело короткое»,  $\mu_{LtS}$ ; «тело длинное»,  $\mu_{LtL}$ )

Fig. 5. Accessory functions for indicators back coloration (Co) ("colored, female",  $\mu_{CoF}$ ; "colorless, male",  $\mu_{CoM}$ ), tail length (Lc) ("tail short",  $\mu_{LcS}$ ; "tail long",  $\mu_{LcL}$ ) and body length (Lt) ("body short",  $\mu_{LtS}$ ; "body long",  $\mu_{LtL}$ )

Рассмотрим показатель «длина хвоста» (Lc) для класса объектов «самки гадюки» (см. рис. 3, 5). Не все значения длины хвоста принадлежат этому классу. Значения менее 50 мм, действительно, принадлежат только самкам (см. рис. 3, 5), значения от 50 до 70 мм частично принадлежат не только самкам, но и самцам; ...; ни одно значение более 90 мм не принадлежит самкам. По этому описанию (используя частоты распределения) можно построить график, соответствующий ходу функции принадлежности значений длины хвоста, обнаруженной у самок гадюки. От 30 до 50 мм она будет равна единице, затем начнется снижение, и с 90 мм она будет равна нулю (см. рис. 5). Поскольку все же часть значений из этого ряда встречается и у самцов, эту функцию принадлежности следует назвать «короткий хвост» ( $\mu_{LcS}$ ). Анало-

гичное построение нужно выполнить и для самцов (см. рис. 5), построив функцию принадлежности «длинный хвост» ( $\mu_{LcL}$ ).

Для конкретных значений переменной Lc первый график  $\mu_{LcS}$  читается так: для промера Lc = 60 мм с уверенностью на 90 % ( $\mu_{LcS} = 0.9$ ) мы можем утверждать, что хвост короткий. Для того же значения на втором графике  $\mu_{LcL}$ : утверждение «хвост длинный» для Lc = 60 мм истинно на 10 %. Важно отметить, что отдельные функции принадлежности – это как бы прежние дискретные суждения («у самцов хвост длинный»), которые в новой интерпретации расширились, разрослись до серии количественных оценок истинности, отображаемых в виде графика функции.

В дальнейшем при упоминании термина «функция принадлежности» перед внутренним взором читателя должен возникать об-

раз одной кривой линии графика, отражающего соответствие всех изучаемых значений признака  $x$  – одному из классов.

Таким образом, говоря о каком-то свойстве одной группы в рамках нечеткой логики, мы имеем в виду два ряда значений: 1) базовую переменную (это собственно промеры, например,  $x_1$ , длина хвоста, варьирующая от 20 до 110 мм) и 2) функцию принадлежности (степень уверенности, что эти числа принадлежат данной группе,  $\mu$ , варьирующей от 0 до 1).

Рассматривая все эти графики, по-прежнему можно видеть, что обычно самки крупнее, у самцов хвост длиннее, серые особи – самцы, а зеленые – самки. Однако теперь прежние простые однозначные суждения «расширились», получив плавные количественные характеристики, т. е. они стали полнее описывать действительность. Став функциями принадлежности, эти утверждения не потеряли смысла логических суждений (со своей степенью истинности). Именно поэтому над ними можно производить логические операции, строить логические модели, т. е. соединять пропозициональными союзами в сложные логические суждения.

#### Лингвистическая переменная

Автор теории нечеткой логики предложил название «лингвистические переменные» для подобных многозначных характеристик. В примере их три: «окраска спины гадюки», «размер хвоста гадюки», «размер тела гадюки». Обозначение «лингвистическая» (или «словесная») эти переменные получили потому, что они призваны словами охарактеризовать какие-то градации. Так, «длина тела» ( $L_t$ ) включает две градации, два качества особей, обозначенные словами «длинное тело» (рис. 5: 1) (в основном сам-

ки) и «короткое тело» (рис. 5: 2) (в основном самцы). В нашем примере лингвистическая переменная «длина тела» составлена из двух функций принадлежности (называемых еще «термы»). Две другие лингвистические переменные – «длина хвоста» и «окраска спины» также имеет по два терма, по две функции принадлежности. На диаграмме (рис. 5) показаны три лингвистические переменные. В строгое определение лингвистических переменных входят не только список термов, значения базового признака  $x$  и функции принадлежности  $\mu_x$ , но и другие характеристики. Однако пока достигнутого объема знаний достаточно для построения нашей модели.

#### Построение логической модели (продукционные правила)

Новая логическая модель имеет типичную структуру: **входные** переменные в результате некоторых **действий** над ними должны превращаться в **выходные** переменные (рис. 6).

Однако на этом пути «четкие» входные переменные (имеющие физическую размерность – граммы, секунды, миллиметры,  $x, y$ ) преобразуются в «нечеткие» величины – функции принадлежности ( $\mu_x, \mu_y$ ), выражающие степень соответствия конкретных значений тем или иным классам объектов. Такое преобразование названо *фаззификацией*. Далее выполняются некие действия (по определенным правилам) над преобразованными входными величинами, в результате получают преобразованную выходную величину ( $\mu_y$ ). Затем выполняется обратное преобразование нечеткой переменной  $\mu_y$  в «четкую» величину, выходное модельное значение  $y'$ . Эта операция названа *дефаззификация*.

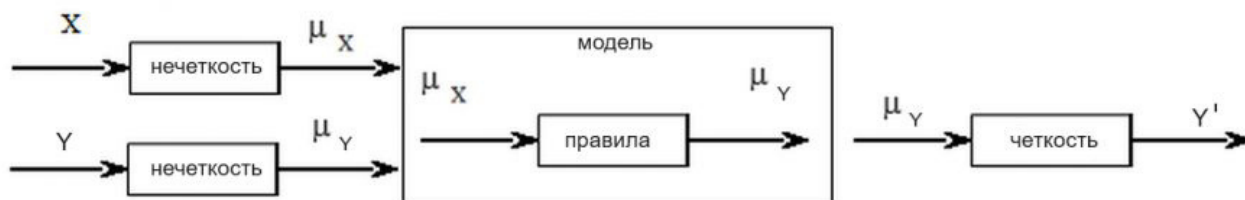


Рис. 6. Схема моделирования с помощью аппарата нечеткой логики

Fig. 6. The scheme of modeling using the fuzzy logic apparatus



Вернемся к примеру.

**Выходная** лингвистическая переменная («пол» со значениями  $y = 1$  «самец» и  $y = 0$  «самка») по-прежнему задана как два терма (прямоугольной формы) со значениями функций принадлежности 0 и 1 (см. рис. 1).

**Входные** лингвистические переменные «окраска спины», «длина хвоста», «размер тела» заданы в виде графиков функций принадлежности  $\mu_{Co}$ ,  $\mu_{Lc}$ ,  $\mu_{Lt}$  для базовых переменных  $Co$ ,  $Lc$ ,  $Lt$  (см. рис. 5).

**Действия** над входными переменными – это логические операции преобразования входных лингвистических переменных в выходные лингвистические переменные. В примере смысл этих операций состоит в том, чтобы, получив характеристики конкретных особей, можно было оценить, насколько хорошо они соответствуют характеристикам самок и самцов.

Существует несколько алгоритмов нечеткого моделирования; ниже рассмотрен алгоритм Мамдани (Осовский, 2002; Григорьева и др., 2018; Чернов, 2018).

*Производные правила для расчета выходных функций принадлежности*

Общая формула нечеткого логического вывода выглядит так же, как и для формальной логики  $\mu_{Co} \cap \mu_{Lc} \cap \mu_{Lt} \rightarrow \mu_S$ . Однако из-за изменения смысла входных переменных операции конъюнкции, дизъюнкции и импликации в нечеткой логике приняли форму действий над множествами, это операции пересечения, усечения, объединения.

Конъюнкция становится *пересечением* множеств в точке  $x$ :

$$\mu_{FM} = \mu_{Co} \cap \mu_{Lc} \cap \mu_{Lt} = \min(\mu_{Co}, \mu_{Lc}, \mu_{Lt}).$$

Импликация принимает смысл *усечения* выходной функции принадлежности.

Дизъюнкция становится *объединением* усеченных множеств в точке  $x$ :

$$\mu_{FM} = \mu_{F1} \cup \mu_{F2} \cup \dots \cup \mu_{M7} \cup \mu_{M8} = \max(\mu_{F1}, \dots, \mu_{M8}).$$

Используя эти операции, составляем модель – таблицу производных правил (табл. 5), которые позволяют по конкретным значениям характеристик ( $Co$ ,  $Lc$ ,  $Lt$ ) для каждой особи определить пол ( $y$ ).

С формальной стороны производные правила должны строиться так, чтобы рассматривать все возможные сочетания функций принадлежности (как это было сделано в табл. 5). Если какие-то сочетания невозможны, то их не включают в таблицу и не используют в расчетах. В нашем примере все три входные функции имеют по два терма,

значит, общее число комбинаций термов равно восьми:  $2^3 = 8$ .

Составление производных правил представляет собой не формальный, а основанный на интеллектуальном этапе работы при моделировании с помощью нечеткой логики. Для каждого сочетания входных функций принадлежности нужно подобрать такую выходную функцию принадлежности, чтобы она была адекватна реальности. При этом необходимо учитывать все наблюдаемые сочетания характеристик у разнокачественных объектов. Например, даже если особь имеет светлую самцовую окраску, но короткий хвост и длинное тело, это явно самка (правило 6). Если построенные правила не охватывают всех вариаций реальности, значит, нужно увеличивать число термов и расширять спектр возможных ситуаций, строить дополнительные производные правила.

Возможна и более компактная форма записи тех же правил:

$$\min(\mu_{CoF}, \mu_{LcS}, \mu_{LtS}) \rightarrow \mu_F$$

$$\min(\mu_{CoF}, \mu_{LcS}, \mu_{Ltl}) \rightarrow \mu_F$$

$$\min(\mu_{CoF}, \mu_{Lcl}, \mu_{LtS}) \rightarrow \mu_M$$

$$\min(\mu_{CoF}, \mu_{Lcl}, \mu_{Ltl}) \rightarrow \mu_F$$

$$\min(\mu_{CoM}, \mu_{LcS}, \mu_{LtS}) \rightarrow \mu_M$$

$$\min(\mu_{CoM}, \mu_{LcS}, \mu_{Ltl}) \rightarrow \mu_F$$

$$\min(\mu_{CoM}, \mu_{Lcl}, \mu_{LtS}) \rightarrow \mu_M$$

$$\min(\mu_{CoM}, \mu_{Lcl}, \mu_{Ltl}) \rightarrow \mu_M$$

Последовательно рассмотрим смысл *пересечения*, *усечения* и *объединения* функций принадлежности для правил 1 и 7, представленных в табл. 5.

*Правило 1.*  $\min(\mu_{CoF}, \mu_{LcS}, \mu_{LtS}) \rightarrow \mu_F$  означает, что для некоей особи неизвестного пола, имеющей индивидуальные значения трех переменных (самочья цветная окраска, короткий хвост, короткое тело –  $F, S, S$ ), мы сначала определяем три значения функции принадлежности ( $\mu_{CoF}$ ,  $\mu_{LcS}$ ,  $\mu_{LtS}$ ), затем выбираем наименьшее (рис. 7). Отыскивая самое слабое звено в наших суждениях, мы выбираем *минимальный*, но тем самым *гарантированный* результат. После этого выбора мы *усекаем* ( $\rightarrow$ ) функцию принадлежности «самки» ( $\mu_F$ ) по этому уровню, получая определенную степень уверенности, что при данном конкретном сочетании значений ( $F, S, S$ ) перед нами самка.

Так, конкретная темная особь с хвостом 80 мм и телом 57 см ( $Co = D$ ,  $Lc = 80$ ,  $Lt = 57$ ) по графикам функций принадлежности получает три значения ( $\mu_{CoF} = 0.52$ ,  $\mu_{LcS} = 0.04$ ,  $\mu_{LtS} = 0.58$ ), из которых выбираем минимальное

Таблица 5. Продукционные правила для диагностики пола обыкновенной гадюки

№	Входные лингвистические переменные с градациями			Выходная лингвистическая переменная
	окраска спины (Co: Colored/Gray/Dark)	длина хвоста (Lc: Short/Long)	размер тела (Lt: Short/Long)	пол (S: M/F)
1	F	S	S	F
2	F	S	L	F
3	F	L	S	M
4	F	L	L	F
5	M	S	S	M
6	M	S	L	F
7	M	L	S	M
8	M	L	L	M

Выходная переменная:  $y = \text{точка равновесия} (\max(\min(\mu_{Co}, \mu_{Lc}, \mu_{Lt}))$ )

0.04. Теперь переносим ( $\rightarrow$ ) эту величину на диаграмму выходной переменной  $\mu_F$  (см. рис. 1) и *отсекаем* от нее фигуру выше границы  $\mu_F = 0.04$  (см. рис. 7). Итак, гарантированная уверенность в том, что особь с характеристиками (Co = D, Lc = 80, Lt = 57) по первому правилу является самкой, составляет 0.04.

Задача состоит в том, чтобы выполнить расчеты по всем правилам для данной особи с неизвестным полом. Для примера остановимся на расчете правила 7, затем рассмотрим результаты вычислений по всем остальным правилам.

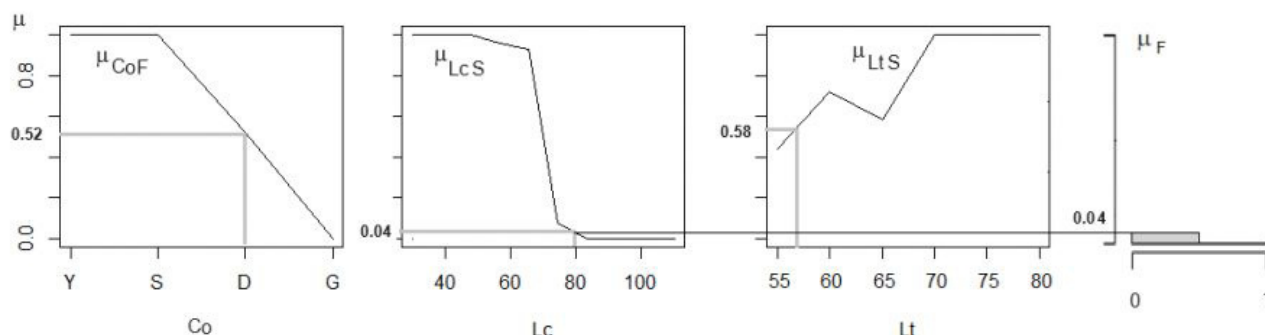


Рис. 7. Применение правила 1: определение значений трех функций принадлежности ( $\mu_{CoF} = 0.52$ ,  $\mu_{LcS} = 0.04$ ,  $\mu_{LtS} = 0.58$ ) к категории «самка» отдельной особи с характеристиками Co = D, Lc = 80 мм, Lt = 57 см; конъюнкция (пересечения) функций принадлежности и отсечение значения от термина «самка» для выходной переменной «пол»

Fig. 7. Application of rule 1: determination of the values of three membership functions ( $\mu_{CoF} = 0.52$ ,  $\mu_{LcS} = 0.04$ ,  $\mu_{LtS} = 0.58$ ) to the category "female" of an individual with characteristics Co = D, Lc = 80 mm, Lt = 57 cm; conjunction (intersection) of membership functions and cutting off the value from the term "female" for the output variable "gender"

**Правило 7.**  $\min(\mu_{CoM}, \mu_{LcL}, \mu_{LtS}) \rightarrow \mu_M$  означает, что для той же особи неизвестного пола, имеющей индивидуальные значения трех переменных (Co = D, Lc = 80, Lt = 57) мы по графикам определяем три значения ( $\mu_{CoF} = 0.48$ ,  $\mu_{LcL} = 0.98$ ,  $\mu_{LtS} = 0.58$ ) функции принадлежности и выбираем наименьшее  $\mu = 0.48$

(рис. 8). Переносим ( $\rightarrow$ ) эту величину на диаграмму выходной переменной  $\mu_M$  (см. рис. 1) и *отсекаем* от нее фигуру по граничному значению  $\mu_M = 0.48$  (рис. 8). Итак, правило 7 утверждает, что со степенью уверенности 0.48 эта особь является самцом.

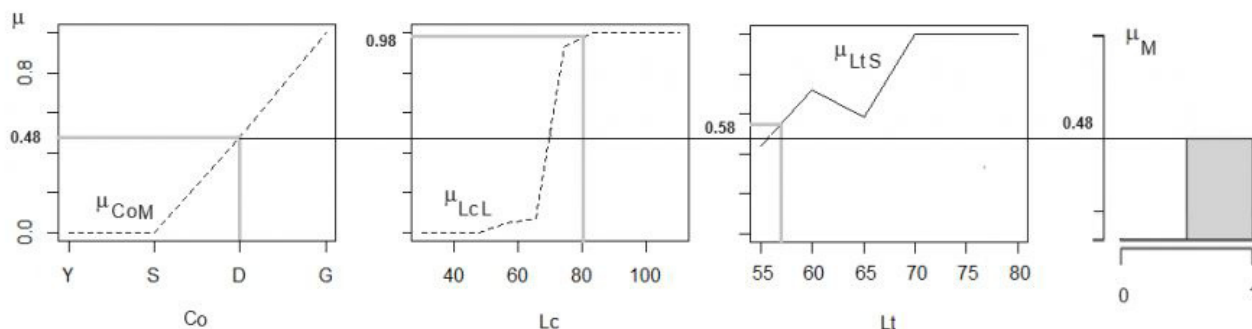


Рис. 8. Применение правила 7: определение значений трех функций принадлежности ( $\mu_{CoF} = 0.48$ ,  $\mu_{LcS} = 0.98$ ,  $\mu_{LtS} = 0.58$ ) к категории «самец» отдельной особи с характеристиками  $Co = D$ ,  $Lc = 80$  мм,  $Lt = 57$  см; конъюнкция (пересечения) функций принадлежности и отсечение значения от термина «самец» для выходной переменной «пол»

Fig. 8. Application of rule 7: determination of the values of three membership functions ( $\mu_{CoF} = 0.48$ ,  $\mu_{LcS} = 0.98$ ,  $\mu_{LtS} = 0.58$ ) to the category "male" of an individual with characteristics  $Co = D$ ,  $Lc = 80$  mm,  $Lt = 57$  cm; conjunction (intersection) of membership functions and cutting off the value from the term "male" for the output variable "gender"

Как можно было видеть, для отдельной особи нужно определить 6 значений для 6 функций принадлежности (табл. 6), а затем проанализировать все возможные их комбинации и для каждого случая определить значение выходной лингвистической переменной  $\mu$  (табл. 7).  
Всего для 8 правил рассчитываем 4 значения для выходного термина  $\mu_F$  и 4 значения для  $\mu_M$ .

Таблица 6. Значения всех функций принадлежности для особи с характеристиками  $Co = D$ ,  $Lc = 80$  мм,  $Lt = 57$  см

	$\mu_{Co}$	$\mu_{Lc}$	$\mu_{Lt}$
S	0.52	0.04	0.58
L	0.48	0.96	0.42

Таблица 7. Поиск точки равновесия выходной лингвистической переменной для особи с характеристиками  $Co = D$ ,  $Lc = 80$  мм,  $Lt = 57$  см

Правила	$\mu_{Co}$	$\mu_{Lc}$	$\mu_{Lt}$	min	$\mu_F$	$\mu_M$
1	0.52	0.04	0.58	0.04	0.04	
2	0.52	0.04	0.42	0.04	0.04	
3	0.52	0.96	0.58	0.52		0.52
4	0.52	0.96	0.42	0.42	0.42	
5	0.48	0.04	0.58	0.04		0.04
6	0.48	0.04	0.42	0.04	0.04	
7	0.48	0.96	0.58	0.48		0.48
8	0.48	0.96	0.42	0.42		0.42
max					0.42	0.52
Баланс					$y = 0.53$	

#### Обобщение выходных функций принадлежности

Формула объединения значений всех термов выходной лингвистической переменной «пол» – это логическое ИЛИ, дизъюнкция, которая в терминах теории множеств превращается в поиск максимального значения:  $\mu_M = \max(\mu_f, \mu_m)$ . Смысл такой процедуры

можно понимать как поиск лучшего для наших целей решения. Поскольку цель состоит в диагностике пола, нужно брать самые высокие оценки уверенности в том, что данная особь самка или самец. В результате этого выбора получаем фигуру, совмещающую максимальные значения функции принадлежности к самкам и самцам (рис. 9).

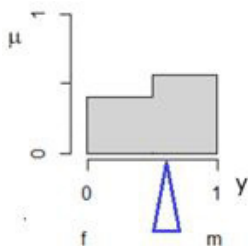


Рис. 9. Объединенная выходная функция принадлежности  $\mu$  для значений пола  $y$  с отметкой центра равновесия (0.53) для особи с характеристиками  $C_0 = D$ ,  $L_c = 80$  мм,  $L_t = 57$  см

Fig. 9. The combined output function of membership  $\mu$  for the values of sex  $y$  with the mark of the center of equilibrium (0.53) for an individual with characteristics  $C_0 = D$ ,  $L_c = 80$  mm,  $L_t = 57$  cm

#### Расчет выходного значения $y$

Последняя процедура нашей модели – определение единственного «четкого» выходного значения  $y'$  (Чернов, 2018), собственно пола для конкретной особи. Один из методов такой оценки состоит в определении точки равновесия полученной фигуры для выходной лингвистической переменной по формуле:  $y = \sum(\mu * y) / \sum \mu$ .

Поскольку выходные функции принадлежности мы задали в форме прямоугольника, в качестве абсциссы ( $y$ ) можно взять единственные значения – центры левого и правого прямоугольников ( $y_f = 0.25$  и  $y_m = 0.75$ ).

В качестве ординат нужно взять относительные веса выходных функций принадлежности:

$$w_0 = 0.42 / (0.42 + 0.52) = 0.45, w_1 = 0.52 / (0.42 + 0.52) = 0.55.$$

Расчеты дали величину:  $y' = 0.25 * w_0 + 0.75 * w_1 = 0.53$ .

Поскольку величина 0.5 была ранее принята как пограничное значение между самцами и самками, необходимо заключить, что для данной особи ( $y = 0.53 > 0.5$ ) чаша весов склоняется в сторону самцов (рис. 9 ОБ).

#### Полный цикл моделирования в среде R

Процедура моделирования с помощью нечеткой логики сводится к восьми этапам (метод Мамдани):

1. определение базовых переменных: это входные  $x$  и выходная  $y$ ;
2. задание функций принадлежности для выходной лингвистической переменной  $\mu_y$ ;
3. задание функций принадлежности для входных лингвистических переменных  $\mu_x$ ;

4. построение продукционных правил (конъюнкция и усечение);
5. задание формул обобщения промежуточных выводов (дизъюнкция);
6. задание формул расчета выходной переменной;
7. настройка модели (классификация обучающей выборки объектов);
8. верификация модели (классификация тестовой выборки объектов);
9. использование: классификация неизвестных объектов.

Выполняя скрипты [01 memfun.R](#), [02 fuzzy steps.R](#), [03 fuzzy verific.R](#), можно в деталях изучить всю процедуру. Первый скрипт подготавливает эмпирические значения для расчета функций принадлежности, второй находит логистические формулы для функций принадлежности и с их помощью классифицирует особей из обучающей выборки. Третий скрипт определяет пол особей по тестовой случайной выборке и оценивает погрешность. Ниже будут даны пояснения для работы некоторых фрагментов кода.

1. Определение базовых переменных. Скрипт [01 memfun.R](#) читает значения «четких» входных переменных из файла [datavip.csv](#): для 325 особей представлены значения пола ( $S$ ), окраски спины ( $C_0$ ), длины хвоста ( $L_c$ ), длины тела, больше 50 см ( $L_t > 50$ ). Формирует массив  $v$  для обучающей выборки объемом 250 экз. и массив  $y$  для «четкой» выходной переменной.

```
nv<-250
v<-read.csv("vipdata.csv")[-1]
[sample(1:325,nv),]
y<-rep(0,1,nv)
```

2. Для выходной лингвистической переменной заданы два массива с четырьмя нулями. Эта запись присутствует в скрипте [02 fuzzy steps.R](#) в теле цикла расчетов для каждой особи.

`yF<-yM<-rep(0,1,4)`

3. Входные функции принадлежности должны быть заданы в форме шести уравне-

ний логистической регрессии, построенной по эмпирическим данным, представленным на рис. 5: одно уравнение для одной функции принадлежности. Для каждой переменной скрипт [01 memfun.R](#) рассчитывает частоты эмпирических распределений и эмпирические функции принадлежности, которые записывает в следующие файлы: для окраски 'mfCo.csv', для длины хвоста 'mfLc.csv', для длины тела 'mfLt.csv' (табл. 8).

Таблица 8. Значения функций принадлежности для длины тела в файле mfLt.csv

	V1	V2	V3	V4	V5	V6
	55	60	65	70	75	80
ddf	0.445	0.742	0.636	1	1	1
ddm	0.555	0.258	0.364	0	0	0

Скрипт [02 fuzzy steps.R](#), используя данные для всех переменных, рассчитывает функции принадлежности в форме логистической регрессии (с помощью функции `glm()`), формирует массив коэффициентов **a** (табл. 9) и записывает их в файл `fuzzparameters.csv`. Теперь функции принадлежности оказались гладкими (рис. 10).

мирует массив коэффициентов **a** (табл. 9) и записывает их в файл `fuzzparameters.csv`. Теперь функции принадлежности оказались гладкими (рис. 10).

Таблица 9. Коэффициенты **a** в уравнении логистической регрессии вида  $\mu_x = 1/(1 + \exp(-(a_1 + a_2 * x)))$  для шести функций принадлежности

	[1]	[2]
1	70.96563	-23.5829293
2	-70.96563	23.5829292
3	26.89796	-0.3853506
4	-26.89796	0.3853506
5	-11.04376	0.1935276
6	11.04376	-0.1935276

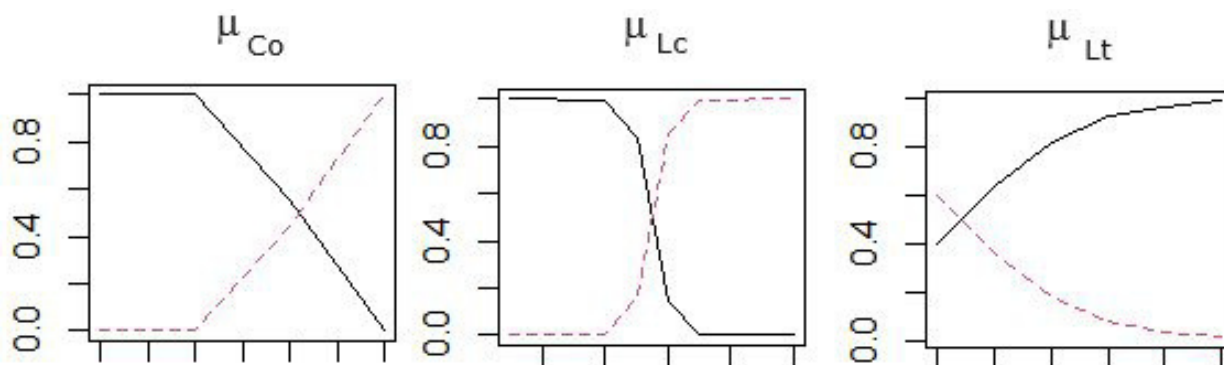


Рис. 10. Функции принадлежности, рассчитанные по формулам логистической регрессии

Fig. 10. Membership functions calculated using logistic regression formulas

4. В скрипте [02 fuzzy steps.R](#) выполняется работа восьми *продукционных правил* для определения пола *y* особей. Для удобства пол задан как числовой массив **se**. Расчеты выполняются в цикле для каждой особи из группы случайно отобранных (в количестве **nn** экз.). Сначала задаются массивы

для хранения значений выходных функций принадлежности (**yF nn, yM**). Затем формируется массив входных переменных (**x**), который содержит дублированные значения (`x<-cbind(s=se[j],v[j,3:5])[,c(2,2,3,3,4,4)]`). Это позволяет с использованием коэффициентов **a** сразу рассчитать все значения

функций принадлежности для данной особи ( $mf <- 1 / (1 + \exp(-(\mathbf{a}[1] + \mathbf{x} * \mathbf{a}[2])))$ ). Для наглядности полученные значения разносятся по ячейкам, имеющим говорящие названия (**CoF** – функция принадлежности «самочья окраска» и т.п.). Далее, в соответствии с рассмотренными выше правилами, выбираются наименьшие значения из сочетания входных функций принадлежности ( $\min(\mathbf{CoF}, \mathbf{LcS}, \mathbf{Lts}) \dots$ ) и присваиваются соответствующим выходным функциям принадлежности ( $\mathbf{yF}[1] \dots$ ).

5. Формулы обобщения промежуточных выводов из правил включены в цикл расчета для каждой особи (скрипт [02 fuzzy steps.R](#)) – это выбор максимального значения из четырех значений, рассчитанных ( $\max(\mathbf{yF}) \dots$ ).

6. Формула расчета выходной переменной включена в цикл расчета для каждой особи (скрипт [02 fuzzy steps.R](#)) и реализует рассмотренный выше метод поиска центра равновесия с помощью относительных весов:  $\mathbf{w0} <- \mathbf{syF} / (\mathbf{syF} + \mathbf{syM})$ ;  $\mathbf{w1} <- \mathbf{syM} / (\mathbf{syF} + \mathbf{syM})$ ;  $\mathbf{y[j]} <- 0.25 * \mathbf{w0} + 0.75 * \mathbf{w1}$ .

7. Настройка модели состоит в снижении расхождений между прогнозом модели и

реальными значениями. Снизить расхождение (невязку) можно, если целенаправленно менять модельные параметры, от которых зависит форма входных и выходных функций принадлежности. Когда параметры функций принадлежности принимаются умозрительно экспертами, такая настройка может привести к существенному улучшению работы модели. Однако в нашем примере параметрами модели являются коэффициенты логистической регрессии, построенной по реальным репрезентативным данным, и мы не имеем возможности произвольно менять эти коэффициенты. В то же время выборка, по которой выполняется расчет, имеет меньший размер (250 записей), чем исходные данные (325 записей), следовательно, можно несколько раз извлекать разные случайные выборки и остановиться на той, которая дает лучший прогноз. Степень прогностических возможностей построенной модели можно оценить по доле случаев совпадения прогноза по самцам и самкам ( $\sum(\text{round}(\mathbf{y}) = \mathbf{se}) / \mathbf{nv}$ ). Представленный вариант модели дает погрешность 12 % (рис. 11).

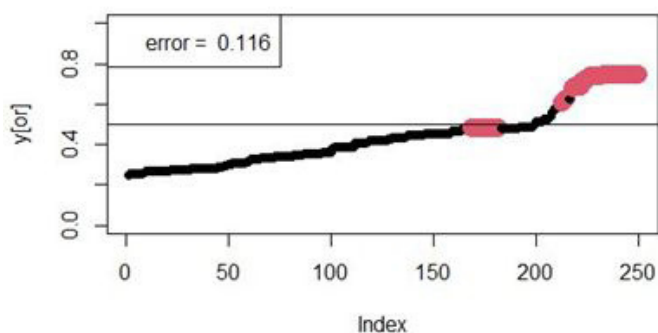


Рис. 11. Соответствие между прогнозными значениями  $y'$  (упорядочены по возрастанию) и реальными значениями пола гадюк (самцы – крупные красные значки)

Fig. 11. The correspondence between the predicted values of  $y'$  (sorted in ascending order) and the real values of the sex of the vipers (males – large red signs)

8. Верификация состоит в проверке точности прогноза пола по тестовой выборке, которая по большей части не участвовала в построении модели, в расчете коэффициентов для входных функций принадлежности. Для этого служит скрипт [03 fuzzy verific.R](#). Из исходной выборки (объемом 325 записей) извлекаются 100 случайных особей и выполняется идентификация пола. Серия прогонов показала, что доля правильных определений составляет от 0.86 до 0.93 (рис. 12).

9. Возможность использования модели для определения пола особей неизвестно-

го качества должна определяться, исходя из требований к точности модели. На наш взгляд, погрешность в 10 % слишком велика для того, чтобы рекомендовать такую модель в практику герпетологических исследований. Оказалось, что изученных признаков недостаточно для уверенной диагностики пола, необходимы дополнительные характеристики. Возможно, если бы в анализ были включены показатели окраски низа хвоста, наличие «перетяжки» в области клоаки, толщина и масса особи, то погрешность модели снизилась бы до приемлемой величины.

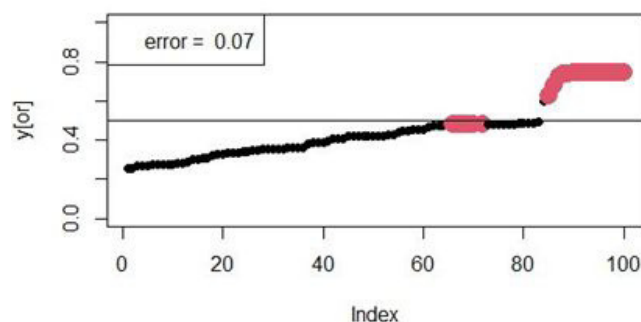


Рис. 12. Соответствие между прогнозными значениями  $y'$  (упорядочены по возрастанию) и реальными значениями пола гадюк (самцы – крупные красные значки) для проверочной выборки

Fig. 12. The correspondence between the predicted values of  $y'$  (sorted in ascending order) and the real values of the sex of the vipers (males – large red signs) for the test sample

## Обсуждение

Первую тему для обсуждения можно выразить в вопросе: почему инструментарий нечеткой логики почти не используется в биолого-экологических исследованиях? Это не вполне понятно, ведь обсуждаемая методика довольно проста и с ее помощью, как мы показали, можно достичь целей классификации. В первую очередь, такой пробел можно объяснить тем, что в изданиях по биометрии описания методики либо вообще отсутствуют, либо даны очень кратко и то относительно лишь некоторых ее приложений (Шитиков, Розенберг, 2013). Что же касается специальной математической литературы, то для обычных биологов она вряд ли может служить эффективным пособием по применению, а упрощенные публикации из Интернета грешат неточностями и недосказанностью. Другую причину можно усмотреть в кажущейся умозрительности представления знаний в рамках этой методик. Разве можно добиться уточнения выводов, если вместо реальных характеристик анализировать наши представления о них, т.е. степень принадлежности реальных значений к тем или иным оценочным сущностям? Если есть факты (конкретная выборка значений), то может ли наше представление о них быть лучше самих фактов? В рамках моделирования этот вопрос можно переозвучить так: разве преобразование исходных данных может улучшить описание закономерности? И тогда ответ становится очевидным: конечно, может! Хорошо известно, что такие преобразования, как избавление от избыточной изменчивости или «выпрямление» соотношений (например, путем логарифмирования) позволяет точнее и полнее описать изучаемые биологические зависимости. Функ-

ции принадлежности выполняют именно эту роль – ликвидируют «эмпирические перекосы». Ближайшая аналогия – процедура неметрического шкалирования, которая сохраняет от конкретных фактов только свойство их упорядоченности, но не величину или пропорции. Функции принадлежности играют роль неких семантических целесообразных фильтров, которые уже на первом этапе обработки сообщают (приписывают) данным те или иные «веса» ценности, оперирование которыми и приводит к искомому результату. Функции принадлежности, на первый взгляд, могут показаться произвольно назначенными. Однако если настройку модели организовать как итеративную процедуру приближения к нужному результату (см. ниже), умозрительность построения быстро превратится в объективность. Поначалу странное впечатление может произвести и очень нестрогая формальность («нематематичность») всей процедуры построения нечеткой модели. Число тремов, форма функций принадлежности, состав и число продукционных правил – все назначается автором модели. Такая ситуация сильно контрастирует с привычными формализованными методами статистического анализа (регрессии, главных компонент и пр.). Все это так, однако свободу действий, гибкость модели можно считать большим плюсом этой методики, что открывает пути ее использования в самых разных отношениях, в т.ч. в возможности дополнять и усиливать формальные статистические процедуры, например кластерный анализ (C-means). Стоит отметить, что аналогичные неформальные этапы присутствуют и при нейросетевом моделировании (назначение функций активации, число входных, скрытых и выходных слоев и их элементов, структура связей меж-

ду нейронами и пр.), что позволяет наращивать эффективность и точность этого метода количественного исследования.

Вторая важная тема для обсуждения – это принципы назначения функций принадлежности, решение вопросов о выборе формы функции и методах задания параметров этих функций. Простые способы задания функций принадлежности (треугольник, трапеция) удобны для программирования в аналоговых устройствах управления бытовыми приборами (Asun, Cunkas, 2023). Они менее удобны для построения количественных описаний (классификаций) биологических объектов, поскольку содержат логические операторы, которые медлительны, требуют несколько строк кода и неудобны при настройке параметров методами оптимизации, а также непрерывно не дифференцируемы (Чернов, 2018). Для целей количественного анализа более удобны функции, задаваемые одной формулой с параметрами, определяющими форму кривой. Для крайних термов подходит логит, для промежуточных термов – гауссиана. Когда входные функции принадлежности назначаются по реальным данным, то предложенные формулы очень хорошо подходят для описания эмпирических распределений. Также следует отметить, что в качестве выходной функции принадлежности удобно использовать прямоугольные фигуры, заданные одним всего двумя числами – ординатой 1 и абсциссами 0.25 и 0.75 для альтернатив. Когда моделируется бинарная классификация (самка / самец), основное отличие прямоугольника от трапеции состоит в том, что первые фигуры не будут иметь трансгрессии, а трапеции будут. Здесь возникает вопрос: а имеет ли смысл эта трансгрессия? Во-первых, если цель – получить дихотомию, может быть, ее стоит заложить в выходные термы и точнее сформулировать продукционные правила? Во-вторых, трансгрессия трапеций относительно незначительна, ее роль теоретически непонятна («на всякий случай») и практически малозначима. Тогда, видимо, проще использовать прямоугольные функции. Подбирая вид функций принадлежности, следует помнить о запрете нарушать требование: каждое значение базовой переменной должно иметь свое значение функции принадлежности (Чернов, 2018).

Необходимо сказать и о процедуре настройки модели, которая может состоять как в изменении числа входных и выходных термов, так и в изменении значений пара-

метров функций принадлежности. В нашем примере единожды рассчитанные значения параметров более не менялись. Главный аргумент состоял в том, что они характеризуют обширные выборки, значит, высоко репрезентативны и не будут меняться при дальнейшем росте объема выборки. По этой причине мы не рассматривали процедуру настройки параметров модели. В иных ситуациях (например, когда исходная выборка мала) может потребоваться изменение параметров с целью подгонки модельных прогнозов под реальность. Другой случай – когда форма (параметры) функций принадлежности назначается умозрительно, исходя из неких теоретических представлений. Перестройка как структуры такой системы, так и количественных соотношений ее компонентов может составлять весь смысл построения такой модели. Процесс оптимизации построенной модели будет состоять из трех этапов: а) расчет стартовых значений параметров и выходных модельных значений, б) сравнение модельного выхода и реальных характеристик (оценка невязки), в) направленная модификация параметров с целью снижения невязки. Процедура повторяется до тех пор, пока невязка не перестанет снижаться. Как показала практика, если функции подгонки параметров функций принадлежности передать искусственной нейронной сети, то образуется очень функциональный синтетический комплекс – neuro-fuzzy – нейро-нечеткие системы, или нечеткие нейронные сети (Осовский, 2002; Научная сессия..., 2005; Анисимова, 2015). К сожалению, примеры использования нечетких нейронных сетей в близких к биологии областях известны только для моделирования структуры биологических макромолекул (Asman et al., 2023), для диагностики в медицине (Melin et al., 2021), для управления процессами в биотехнологии (Лубенцова, Пиотровский, 2017), но не в экологии. Эта тема ждет своего развития в нашей области.

### **Заключение или выводы**

1. С помощью метода Заде – Мамдани можно создавать математические правила классификации биологических объектов, в частности диагностику пола животных.

2. Средствами R несложно создать программу, осуществляющую полный цикл расчетов – ввод эмпирических данных, построение функций принадлежности, расчет продукционных правил, расчет модельного прогноза (характеристики статуса объекта).



3. Построенная модель прижизненной диагностики пола обыкновенной гадюки по окраске тела, размерам хвоста и тела обеспечивает определение пола в 90 % случаев, что нельзя признать удовлетворительным; следует расширить набор характеристик.

4. Очевидным преимуществом рассмотренного алгоритма классификации является возможность использования признаков любого типа (качественных, счетных, пластических).

## Библиография

- Анисимова Э. С. Нейро-нечеткие сети // Экономика и социум. 2015. № 3 (16). С. 33–36.
- Быков А. В., Кореневский Н. А., Устинов А. Г. Нечеткий алгоритм прогноза развития ишемической болезни конечностей для различных этапов ведения пациентов // Известия Юго-Западного государственного университета. Серия: Управление, вычислительная техника, информатика. Медицинское приборостроение. 2016. № 2 (19). С. 142–155.
- Григорьева Д. Р., Гареева Г. А., Басыров Р. Р. Основы нечеткой логики: Учебно-методическое пособие к практическим занятиям и лабораторным работам. Набережные Челны: Изд-во НЧИ КФУ, 2018. 42 с.
- Джеймс Г., Уиттон А., Хасты Т., Тибширани Р. Введение в статистическое обучение с примерами на языке R. М.: ДМК Пресс, 2016. 450 с.
- Дюк В., Эмануэль В. Информационные технологии в медико-биологических исследованиях. СПб.: Питер, 2003. 528 с.
- Заде Л. Понятие лингвистической переменной и его применение к принятию приближенных решений. М.: Мир, 1976. 167 с. URL: [https://vk.com/topic-189923849\\_40476581](https://vk.com/topic-189923849_40476581) (дата обращения: 15.04.2024).
- Зюбова Н. И. Методы классификации в диагностике уролитиаза с применением нечеткой логики для предобработки данных // Информационно-управляющие системы. 2013. № 6. С. 85–90. URL: <http://www.i-us.ru/index.php/ius/article/view/13841> (дата обращения: 15.04.2024).
- Коросов А. В. Имитационное моделирование в среде MS Excel (на примерах из экологии): Монография. Петрозаводск, 2002. 212 с.
- Коросов А. В. Экология обыкновенной гадюки (*Vipera berus* L.) на Севере (факты и модели). Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2010. 264 с.
- Ланге Ф. Нечеткая логика. М.: Страта, 2018. 134 с. URL: [https://online-biblio.tk/bookid\\_54688470/](https://online-biblio.tk/bookid_54688470/) (дата обращения: 15.04.2024).
- Лубенцова Е. В., Пиотровский Д. Л. Исследование алгоритмов обучения нейро-нечеткой системы управления биотехнологическим процессом // Научный журнал КубГАУ. 2017. № 128 (04). С. 1–11.
- Меншуткин В. В. Классификация озер Карелии с использованием аппарата нечеткой логики // Искусство моделирования (экология, физиология, эволюция). Петрозаводск; СПб., 2010. С. 190–198. URL: <https://litmir.club/bd/?b=597749> (дата обращения: 15.04.2024).
- Научная сессия МИФИ–2005. VII Всероссийская научно-техническая конференция «Нейроинформатика–2005»: Лекции по нейроинформатике. М.: МИФИ, 2005. 214 с.
- Осовский С. Нейронные сети для обработки информации. М.: Финансы и статистика, 2002. 344 с.
- Паклин Н. Нечеткая логика – математические основы // BaseGroup Labs. Технологии анализа данных. 2021. URL: <https://loginom.ru/blog/fuzzy-logic> (дата обращения: 15.04.2024).
- Рыбин В. В. Основы теории нечетких множеств и нечеткой логики. М.: Изд-во МАИ, 2007. 96 с. URL: <https://b.twirpx.link/file/635614/> (дата обращения: 15.04.2024).
- Свинцов В. И. Логика. М.: Высшая школа, 1987. 287 с. URL: <https://b.twirpx.link/file/2838072/> (дата обращения: 15.04.2024).
- Соколов И. Д., Соколова Е. И., Трошин Л. П., Колтаков О. М., Наумов С. Ю., Медведь О. М. Введение в биометрию: Учеб. пособие. Краснодар, 2016. 246 с.
- Харьков С. В. Оценка послеоперационного состояния урологических больных на основе нечетких моделей // Медицинские приборы и технологии: Международный сборник научных статей. Вып. 4. Тула: ТулГУ, 2011. С. 258–260.
- Чернов В. Г. Нечеткие множества. Основы теории и применения: Учеб. пособие. Владимир: Изд-во ВлГУ, 2018. 156 с.
- Шитиков В. К., Розенберг Г. С. Рандомизация и бутстреп: статистический анализ в биологии и экологии с использованием R. Тольятти: Кассандра, 2013. 314 с.
- Acun F., Çunkaş M. Low-cost fuzzy logic-controlled home energy management system // Journal of Electrical Systems and Inf Technol. 2023. Vol. 10, № 31. P. 1–20. DOI: 10.1186/s43067-023-00100-6
- Asman T., Saleh H. M., Mohammed A. H. Obtaining unique by analyzing DNA using a neuro-fuzzy algorithm

- // Journal of University of Anbar for Pure Science. 2023. Vol. 17. P. 158–168. DOI: h10.37652/juaps.2023.178906
- Baldi P., Brunak S. *Bioinformatics: The Machine Learning Approach*. Cambridge: Massachusetts Institute of Technology, 2001. 452 p.
- Bandyopadhyay S., Maulik U., Wang J. T. L. *Analysis of biological data: a soft computing approach*. // Science, Engineering, and Biology Informatics. Vol. 3 New Jersey: World Scientific Publishing Co. Pte. Ltd., 2007. 332 p.
- Chang M. *Modern Issues and Methods in Biostatistics*. New York: Springer Science + Business Media, 2011. 307 p.
- Du E. Y. *Biometrics. from fiction to practice*. Boca raton: CRC Press, 2012. 299 p.
- Melin P., Carlos Guzman J., Prado Arechiga G. *Neuro Fuzzy Hybrid Models for Classification in Medical Diagnosis*. Springer, 2021. 109 p. DOI: 10.1007/978-3-030-60481-3
- Pagano M., Gauvreau K. *Principles of Biostatistics*. Boca Raton: CRC Press, 2018. 525 p.
- Quinn G. P., Keough K. J. *Experimental design and data analysis for biologists*. Cambridge: Cambridge University Press, 2002. 520 p.
- Ramirez-Mendoza R. A. *Biometry. Technology, Trends and Applications* / Ed. R. A. Ramirez-Mendoza et al. Monterrey: CRC Press, 2022. 218 p.
- The R Project for Statistical Computing. 2023. URL: <https://www.r-project.org/> (дата обращения: 26.07.2023).

# SOLVING THE PROBLEM OF CLASSIFICATION USING FUZZY LOGIC

**KOROSOV**  
Andrey Victorovich

*DSc, Petrozavodsk State University, Petrozavodsk, Lenin st., 33,*  
*korosov@psu.karelia.ru*

## Keywords:

fuzzy logic  
membership function  
gender diagnosis  
common viper

**Summary:** The work is devoted to the use of fuzzy logic methods to solve problems of classification of biological objects. The construction and use of fuzzy inference by the Zadeh – Mamdani method is considered. The task is to develop logical rules for determining the sex of a viper in life according to a series of qualitative and quantitative morphological features. Two variants of solving the problem: using formal binary logic methods and using methods of fuzzy logic are shown. The main components of formal logic (concepts, judgments, laws) and fuzzy logic (membership functions, linguistic variables, calculation of fuzzy inferences) are considered. The methods of defining membership functions are indicated; the method of composing logistic equations using distributions of feature values over an extensive sample of animals is implemented. It is proposed to interpret membership functions as a semantic filter that enhances the diagnostic properties of the studied features. All calculations are illustrated by numerical examples. For all stages of modeling, their own scripts are written, attached by hyperlink to the text. Executing scripts in the R package environment will allow getting acquainted with all the stages of the study in detail. The reasons that this method is not in demand in the practice of environmental research are discussed. The issues of parameter settings and verification methods of the logical model are considered. It is noted that the direction of integration of fuzzy logic with neural network modeling is actively developing.

**Received on:** 18 May 2024

**Published on:** 27 September 2024

## References

- Acun F., Çunkaş M. Low-cost fuzzy logic-controlled home energy management system, *Journal of Electrical Systems and Inf Technol.* 2023. Vol. 10, No. 31. P. 1–20. DOI: 10.1186/s43067-023-00100-6
- Anisimova E. S. Neuro-fuzzy networks, *Ekonomika i socium.* 2015. No. 3 (16). C. 33–36.
- Asman T., Saleh H. M., Mohammed A. H. Obtaining unique by analyzing DNA using a neuro-fuzzy algorithm, *Journal of University of Anbar for Pure Science.* 2023. Vol. 17. P. 158–168. DOI: h10.37652/juaps.2023.178906
- Baldi P., Brunak S. *Bioinformatics: The Machine Learning Approach.* Cambridge: Massachusetts Institute of Technology, 2001. 452 p.
- Bandyopadhyay S., Maulik U., Wang J. T. L. *Analysis of biological data: a soft computing approach.*, Science, Engineering, and Biology Informatics. Vol. 3 New Jersey: World Scientific Publishing Co. Pte. Ltd., 2007. 332 p.
- Bykov A. V. Korenevskiy N. A. Ustinov A. G. Fuzzy algorithm for predicting the development of ischemic limb disease for various stages of patient management, *Izvestiya Yugo-Zapadnogo gosudarstvennogo universiteta. Seriya: Upravlenie, vychislitel'naya tehnika, informatika. Medicinskoe priborostroenie.* 2016. No. 2 (19). P. 142–155.
- Chang M. *Modern Issues and Methods in Biostatistics.* New York: Springer Science + Business Media, 2011. 307 p.
- Chernov V. G. *Fuzzy sets. Fundamentals of theory and application: Ucheb. posobie.* Vladimir: Izd-vo VIGU, 2018. 156 p.
- Du E. Y. *Biometrics. from fiction to practice.* Boca raton: CRC Press, 2012. 299 p.
- Dyuk V. Emanuel' V. *Information technologies in biomedical research.* SPb.: Piter, 2003. 528 p.
- Dzheyms G. Uitton A. Hasti T. Tibshirani R. *An introduction to statistical learning whith examples in R. M.:* DMK Press, 2016. 450 p.
- Grigor'eva D. R. Gareeva G. A. Basyrov R. R. *Fundamentals of fuzzy logic: Educational and methodical manual for practical classes and laboratory work.* Naberezhnye Chelny: Izd-vo NChI KFU, 2018. 42 p.
- Har'kov C. B. *Assessment of the postoperative condition of urological patients based on fuzzy models, Medicinskie pribory i tehnologii: Mezhdunarodnyy sbornik nauchnyh statey. Vyp. 4.* Tula: TulGU,

2011. P. 258–260.
- Korosov A. V. Ecology of the common viper (*Vipera berus* L.) in the North (facts and models). Petrozavodsk: Izd-vo PetrGU, 2010. 264 p.
- Korosov A. V. Simulation modeling in MS Excel environment (using examples from ecology). Petrozavodsk, 2002. 212 p.
- Lange F. Fuzzy logic. M.: Strata, 2018. 134 p. URL: [https://online-biblio.tk/bookid\\_54688470/](https://online-biblio.tk/bookid_54688470/) (data obrascheniya: 15.04.2024).
- Lubencova E. V. Piotrovskiy D. L. Research of learning algorithms for a neuro-fuzzy control system of a biotechnological process, Nauchnyy zhurnal KubGAU. 2017. No. 128 (04). P. 1–11.
- MEPhi-2005 Scientific Session. VII All-Russian Scientific and Technical Conference «Neuroinformatics-2005»: Lectures on neuroinformatics. M.: MIFI, 2005. 214 p.
- Melin P., Carlos Guzman J., Prado Arechiga G. Neuro Fuzzy Hybrid Models for Classification in Medical Diagnosis. Springer, 2021. 109 p. DOI: 10.1007/978-3-030-60481-3
- Menshutkin V. V. Classification of Karelian lakes using the apparatus of fuzzy logic, Iskusstvo modelirovaniya (ekologiya, fiziologiya, evolyuciya). Petrozavodsk; SPb., 2010. P. 190–198. URL: <https://litmir.club/bd/?b=597749> (data obrascheniya: 15.04.2024).
- Osovskiy S. Neural networks for information processing. M.: Finansy i statistika, 2002. 344 p.
- Pagano M., Gauvreau K. Principles of Biostatistics. Boca Raton: CRC Press, 2018. 525 p.
- Paklin N. Fuzzy logic – mathematical foundations, BaseGroup Labs. Tehnologii analiza dannyh. 2021. URL: <https://loginom.ru/blog/fuzzy-logic> (data obrascheniya: 15.04.2024).
- Quinn G. P., Keough K. J. Experimental design and data analysis for biologists. Cambridge: Cambridge University Press, 2002. 520 r.
- Ramirez-Mendoza R. A. Biometry. Technology, Trends and Applications, Ed. R. A. Ramirez-Mendoza et al. Monterrey: CRC Press, 2022. 218 p.
- Rybin V. V. Fundamentals of the theory of fuzzy sets and fuzzy logic. M.: Izd-vo MAI, 2007. 96 p. URL: <https://b.twirpx.link/file/635614/> (data obrascheniya: 15.04.2024).
- Shitikov V. K. Rozenberg G. S. Randomization and bootstrap: statistical analysis in biology and ecology using R. Tol'yatti: Kassandra, 2013. 314 p.
- Sokolov I. D. Sokolova E. I. Troshin L. P. Koltakov O. M. Naumov S. Yu. Medved' O. M. Introduction to biometrics: Ucheb. posobie. Krasnodar, 2016. 246 p.
- Svincov V. I. Logic. M.: Vysshaya shkola, 1987. 287 p. URL: <https://b.twirpx.link/file/2838072/> (data obrascheniya: 15.04.2024).
- The R Project for Statistical Computing. 2023. URL: <https://www.r-project.org/> (data obrascheniya: 26.07.2023).
- Zade L. The concept of a linguistic variable and its application to making approximate decisions. M.: Mir, 1976. 167 p. URL: [https://vk.com/topic-189923849\\_40476581](https://vk.com/topic-189923849_40476581) (data obrascheniya: 15.04.2024).
- Zyubova N. I. Classification methods in the diagnosis of urolithiasis using fuzzy logic for data preprocessing, Informacionno-upravlyayuschie sistemy. 2013. No. 6. P. 85–90. URL: <http://www.i-us.ru/index.php/ius/article/view/13841> (data obrascheniya: 15.04.2024).



## ПЕТРОВ К. М. МОРСКАЯ ЭКОЛОГИЯ: ЭКОСИСТЕМЫ И ПОДВОДНЫЕ ЛАНДШАФТЫ: УЧЕБНОЕ ПОСОБИЕ ДЛЯ БАКАЛАВРОВ. М.: АЙ ПИ АР МЕДИА, 2023. 190 С.

РОЗЕНБЕРГ  
Геннадий Самуилович

доктор биологических наук, Институт экологии Волжского бассейна РАН – филиал Самарского федерального исследовательского центра РАН, 445003, Россия, Самарская обл., г. Тольятти, ул. Комзина, 10, [genarozenberg@yandex.ru](mailto:genarozenberg@yandex.ru)

Получена: 05 апреля 2024 года

Подписана к печати: 02 мая 2024

Писать рецензию на учебник – всегда трудно. Ведь учебник – это специальная книга, содержащая систематическое изложение знаний в определенной области и используемая в системе образования и для самостоятельного обучения. Таким образом, в учебнике должны излагаться уже «устоявшиеся», концептуально оформленные представления (современная парадигма). Поэтому обсуждать, придираться к чему-то здесь заметно сложнее (если только не приемлем весь учебник, в частности по личной неприязни, о чем, например, свидетельствует знаменитая дискуссия по пятому (!) изданию учебника академика Я. Б. Зельдовича «Высшая математика для начинающих» (с 1960 г. выдержала не менее 9 изданий) между автором и академиком Л. С. Понтрягиным (Зельдович, 2008)).

Экологическая наука и практика преподавания экологии неразрывно связаны между собой. С одной стороны, развитие науки возможно только при высоком качестве образования, с другой стороны, уровень развития науки обуславливает качество самого образования. От результатов экологического образования зависит также состояние окружающей среды. Экологические знания дифференцируются по ряду критериев: по типам организмов (экология микроорганизмов, животных, растений, человека), по типам взаимодействия между организмами и уровнями организации живого (экология клеток, аутоэкология, демэкология, синэкология,

биосферология), по видам антропогенного воздействия на природную среду (экология города, сельскохозяйственная, промышленная экология) и пр. Рецензируемый учебник из разряда деления по типам и совокупности условий среды (экология моря, степи, леса и т.д.). Как отмечает сам автор, учебник предназначен «для формирования знаний о структуре и функционировании морских экосистем и подводных ландшафтов, обучения корректному использованию теоретической базы в морских исследованиях, а также для целей правильной и обоснованной постановки и решения экологических задач, касающихся проблем воздействия человека на морские экосистемы» (с. 6).

Сразу хотелось бы пожелать автору. Не будем забывать, что это – учебник, и потому в качестве первой части следовало бы дать студентам и бакалаврам историю становления и развития морской экологии. И начать можно было бы с повести «Старик и море» Э. Хемингуэя (2018, с. 22): «Проплывая над той его частью, которую рыбаки прозвали "великим колодцем", он видел, как светятся в глубине водоросли. Дно в этом месте круто опускается на целых семьсот морских саженей, и здесь собираются всевозможные рыбы, потому что течение, натолкнувшись на крутые откосы океанского дна, образует водоворот (это ли не подводный ландшафт. – Г. Р.). Тут скапливаются огромные стаи креветок и мелкой рыбешки, а на самых больших глубинах порою толпится множество

каракатиц; ночью они поднимаются на поверхность и служат пищей для всех бродячих рыб». А далее – какие имена (по алфавиту): Альберт I (Альберт Оноре Шарль Гримальди; Albert I, князь Монако), К. М. Дерюгин, А. В. Жирмунский, Л. А. Зенкевич, С. А. Зернов, В. Л. Касьянов, О. Кинне (Otto Kinne; Германия), Н. М. Книпович, О. Г. Кусакин, Ж.-И. Кусто (Jacques-Yves Cousteau; Франция), Дж. Любченко (Jane Ann Lubchenco; США), Р. Маргалейф (Ramón Margalef; Испания), А.-Ф. Марион (Antoine-Fortuné Marion; Франция), У. Сен-Поль (Ulrich Saint-Paul; Германия), Р. Тернер (Ruth Dixon Turner; США), К. М. Хайлов и др.

Первая часть, «Эволюция жизни и экология гидробионтов», сразу определяет парадигму, которой придерживается автор. Существует множество теорий, подходов к проблеме происхождения жизни на нашей планете. Главными из них являются теории биогенеза, абиогенеза, стационарного состояния, Опарина – Холдейна (самозарождение жизни в растворах высокомолекулярных соединений), панспермия (жизнь занесена на Землю из космоса) и др. Теорию внеземного происхождения жизни на нашей планете аргументированно пропагандирует академик А. Ю. Розанов (глава комиссии по астробиологии РАН), который считает, что жизнь на Землю была занесена из космоса. В частности, он утверждает: «Вероятность того, что жизнь зародилась на Земле, настолько ничтожно мала, что это событие практически невероятно» (<https://infoteach.ru/Панспермия>). Именно такой точки зрения придерживается и К. М. Петров. Он кратко описывает эволюционные процессы в море в криптозое («...в течение криптозою жизнь на Земле прошла длительный путь эволюции, но оставалась сосредоточенной преимущественно в пределах теплых морских мелководий»; с. 10) и фанерозое (ускорение темпов эволюции, увеличение биоразнообразия, изменчивость и дивергенция видов, аргонные скачки и др.).

В этой части следует отметить еще и главу 3, посвященную экологии гидробионтов. При обсуждении абиотических факторов (во главу угла поставлен принцип Либиха – Шелфорда) основное внимание уделено факторам, влияющим на жизнь организмов в океане (подводная освещенность, соленость, температура воды, слой скачка (резкий физико-химический градиент, отделяющий поверхностные воды от нижележащих), течения, приливы, волновые процессы, гео-

лого-морфологическое строение морского дна и пр.). Рассмотренные биотические факторы в основном традиционны – конкуренция, хищничество, паразитизм, симбиоз и др.; особый интерес представляет некоторая детализация этих факторов (квартиранство, аллелопатия). Эти выделяемые факторы имеют место и для наземных экосистем, но в морских они более выражены.

Вторая часть, «Морские экосистемы и подводные ландшафты», пожалуй, основная в учебнике. В том числе и потому, что К. М. Петров известен как один из основоположников изучения подводных ландшафтов. О нем так писал ведущий научный сотрудник Тихоокеанского института географии ДВО РАН И. С. Арзамасцев (2020): «...для работы на дне, да еще на коралловых рифах, не было ни разработанных методов, ни даже теоретической литературы. Единственный человек на земном шаре, кто занимался подводными ландшафтами, был Кирилл Михайлович Петров, доктор географических наук, один из зачинателей изучения и картографирования подводных ландшафтов на основе водолазных исследований и дистанционного зондирования».

Эта часть состоит из пяти глав (глава 5 «Океаносфера: континуальность и дискретность», глава 6 «Тектоника и рельеф как фактор ландшафтной дифференциации береговой зоны и шельфа», глава 7 «Ведущие факторы формирования рельефа морских берегов», глава 8 «Концепция подводного ландшафта береговой зоны моря» и глава 9 «Принципы детального районирования морских экорегионов»). Остановлюсь на некоторых из них.

Соотношение дискретности и непрерывности в экосистемах – один из интереснейших и важнейших вопросов современной экологии (Миркин, 2005). В большинстве случаев можно говорить о превалировании непрерывности над дискретностью (как в растительности, так и для водных объектов), однако само наличие «дилеммы дискретность – непрерывность» заставляет использовать различные методы изучения экосистем – и классификацию (для дискретных объектов), и ординацию (континуумообразные экосистемы). Эту мысль с глубоким пониманием и многочисленными примерами проводит и К. М. Петров: «Океаносфера, занимающая 75 % площади поверхности Земли, так же как географическая оболочка, в целом обладает свойствами континуальности и дискретности. <...> Меняющиеся природные

условия вызывают дискретность океаносферы – обособление разных по размеру и природным условиям территорий (геохор). Для систематизации геохор используются единицы *физико-географического районирования*» (с. 88; *ландшафт, фация*; выделено мною. – Г. Р.). Правда, в дальнейшем он сосредотачивает свое внимание на проблемах районирования, т.е. «отдает предпочтение» концепции дискретности (организмизма; глава 9).

Еще одна глава этой части привлекла мое внимание. Это глава 6 о роли тектонических процессов в формировании как глобальных особенностей морского и прибрежного рельефа, так и регионального и локального своеобразия подводных ландшафтов и донных природных комплексов. При всей специфике и разнообразии методов, изучающих ландшафты, природные экосистемы и строение Земли, геофизические факторы (особое место среди них занимает рельеф) играют важную роль. Здесь хочется указать на интересную серию работ П. А. Шарога (Sharov et al., 2002; Шарый, 2006 и др.), в которых предложена оригинальная классификация локальных форм рельефа, которая может стать хорошей основой количественных оценок ландшафтов в рамках морской экологии. Кроме того, в силу негладкой природы земной поверхности такие типы форм существенно зависят от масштаба используемых карт (Mandelbrot, 1967), что создает заметные трудности при их применении. С другой стороны, процитированная работа Б. Мандельброта послужила основой синтеза фрактальной геометрии, что позволяет привлечь ее строгие количественные методы для решения «ландшафтных» проблем морской экологии.

Последняя часть, «Географическая зональность, Человек и Океан», состоит всего из двух глав – глава 10 «Зональные типы ландшафтов Мирового океана» и глава 11 «Уязвимые звенья экологической системы Мирового океана».

В главе 11 очень интересно изложены особенности зон контакта «океан – атмосфера», «океан – суша» и «океан – дно». И если проблемы первых двух зон более-менее очевидны (прежде всего это хорошо проиллюстрированное антропогенное загрязнение), то для контакта «океан – дно» (глубоководные впадины, рифтовые разломы в

срединно-океанических хребтах) хотелось бы видеть больше конкретных примеров гидротермальных геохимических процессов (с этими процессами на дне океанов связано возникновение уникальных экосистем, живущих за счет процессов хемосинтеза, образование курильщиков и пр.). По-видимому, на дне океанов происходят вулканические и поствулканические процессы, сходные с теми, которые мы наблюдаем на земной поверхности. В то же время условия взаимодействия продуктов вулканизма (особенно вулканических газов) с окружающей средой на поверхности суши и в глубинах моря различны и приводят к неодинаковым результатам; может быть, на этом следовало бы остановиться подробнее.

Замечание, которое нельзя не сделать. Список литературы в учебниках очень часто разделен на два – обязательная и дополнительная. В рецензируемом издании представлен только основной список всего из 9 наименований. «За бортом» остались как классические работы (Зенкевич, 1977), многочисленные переведенные на русский язык труды Ж.-И. Кусто, так и современные (и даже учебные) издания (Денисов, 2002; Догановский, Малинин, 2004; Блиновская, 2019; Шошина, Капков, 2021 и др.). Указать студенту, бакалавру пути самостоятельного знакомства с предметом – это также одна из функций такого рода пособий.

Завершая рассмотрение этого учебника, следует констатировать, что он удался. Постулируемая основная задача морской экологии (детальное изучение экосистем и подводных ландшафтов с целью предупреждения негативных последствий антропогенной деятельности) решена. Особо отмечу «видеоряд» – огромное количество очень качественных фотографий и рисунков, что, несомненно, должно способствовать лучшей усвояемости материала студентами и бакалаврами.

Следует согласиться с К. М. Петровым, который подчеркивает, что «не с океаном возможностей, а скорее с океаном проблем будут иметь дело потомки в XXI в., причем проблем в основном экологических» (с. 169). И данный учебник позволит чуть лучше подготовиться к решению таких проблем. Время еще есть – «конец света наступит тогда, когда последние три кита выбросятся на берег»[1]...<sup>1</sup>

1 Сергей Хохлов (Семен Никанорович; 1927–2013) – поэт, афорист, почетный гражданин города Краснодара.

## Библиография

- Арзамасцев И. С. Ему тогда было семьдесят... Памяти А. В. Жирмунского. 2020. 14 ноября . URL: <https://scuba-kitten.livejournal.com/10671.html> (дата обращения 20.01.2024).
- Блиновская Я. Ю. Морская экология и прибрежно-морское природопользование . М.: Инфра-М, 2019. 168 с. (Серия: Учебник для вузов).
- Денисов В. В. Эколого-географические основы устойчивого природопользования в шельфовых морях . Апатиты: Изд. КНЦ РАН, 2002. 502 с.
- Догановский А. М., Малинин В. Н. Гидросфера Земли . СПб.: Изд-во РГГМУ, 2004. 632 с.
- Зельдович Я. Б. Письмо Я. Б. Зельдовича М. В. Келдышу // Яков Борисович Зельдович (воспоминания, письма, документы). М.: Физматлит, 2008. С. 243–244.
- Зенкевич Л. А. Избранные труды . М.: Наука, 1977. Т. 1. Биология северных и южных морей СССР. 340 с.; Т. 2. Биология океана. 244 с.
- Миркин Б. М. Проблема соотношения непрерывности и дискретности и современная экология // Журнал общей биологии. 2005. Т. 66, № 6. С. 522–526.
- Хемингуэй Э. Старик и море. Зеленые холмы Африки . М.: АСТ, 2018. 384 с. (Серия: Эксклюзивная классика).
- Шарый П. А. Геоморфометрия в науках о земле и экологии, обзор методов и приложений // Известия Самарского НЦ РАН. 2006. Т. 8, № 2. С. 458–473.
- Шошина Е. В., Капков В. И. Морская экология: Сборник задач . СПб.: Лань, 2021. 256 с.
- Mandelbrot B. How long is the coast of Britain? Statistical self-similarity and fractional dimension // Science. 1967. Vol. 156, № 3775. P. 636–638.
- Shary P. A., Sharaya L. S., Mitusov A. V. Fundamental quantitative methods of land surface analysis // Geoderma. 2002. Vol. 107, № 1–2. P. 1–32.

## Благодарности

Работа выполнена в рамках госзадания по теме «Структура, динамика и устойчивое развитие экосистем Волжского бассейна» № 1021060107217-0-1.6.19.



# PETROV K. M. MARINE ECOLOGY: ECOSYSTEMS AND UNDERWATER LANDSCAPES: TEXTBOOK FOR BACHELORS. M.: IPR MEDIA, 2023. 190 P.

**ROZENBERG**  
**Gennady Samuilovich**

*D.Sc., Institute of Ecology of the Volga Basin of the Russian Academy of Sciences, 445003, Russia, Samara oblast, Togliatti, Komzin st., 10, genarozenberg@yandex.ru*

**Received on:** 05 April 2024

**Published on:** 02 May 2024

- Arzamascev I. S. Pamyati A. V. He was seventy then... In memory of A. V. Zhirmunsky. URL: <https://scuba-kitten.livejournal.com/10671.html> (data obrascheniya 20.01.2024).
- Blinovskaya Ya. Yu. Marine ecology and coastal marine environmental management. M.: Infra-M, 2019. 168 p. (Seriya: Uchebnik dlya vuzov).
- Denisov V. V. Ecological and geographical foundations of sustainable environmental management in offshore seas. Apatity: Izd. KNC RAN, 2002. 502 p.
- Doganovskiy A. M. Malinin V. N. The hydrosphere of the Earth. SPb.: Izd-vo RGGMU, 2004. 632 p.
- Heminguey E. The old man and the sea. The green hills of Africa. M.: AST, 2018. 384 p. (Seriya: Eksklyuzivnaya klassika).
- Mandelbrot B. How long is the coast of Britain? Statistical self-similarity and fractional dimension, Science. 1967. Vol. 156, No. 3775. R. 636–638.
- Mirkin B. M. The problem of the ratio of continuity and discreteness and modern ecology, Zhurnal obschey biologii. 2005. T. 66, No. 6. P. 522–526.
- Shary P. A., Sharaya L. S., Mitusov A. V. Fundamental quantitative methods of land surface analysis, Geoderma. 2002. Vol. 107, No. 1–2. R. 1–32.
- Shary P. A. Geomorphometry in Geosciences and ecology, a review of methods and applications, Izvestiya Samarskogo NC RAN. 2006. T. 8, No. 2. P. 458–473.
- Shoshina E. V. Kapkov V. I. Marine ecology. Collection of problems. SPb.: Lan', 2021. 256 p.
- Zel'dovich Ya. B. Pis'mo Ya. B. Zel'dovicha M. V. Letter from Ya. B. Zeldovich to M. V. Keldysh, Yakov Borisovich Zel'dovich (vospominaniya, pis'ma, dokumenty). M.: Fizmatlit, 2008. P. 243–244.
- Zenkevich L. A. Selected works. M.: Nauka, 1977. T. 1. Biologiya severnyh i yuzhnyh morey SSSR. 340 p.; T. 2. Biologiya okeana. 244 p.