

ISSN 1684-7318 (print)
ISSN 2541-8963 (online)

ПОВОЛЖСКИЙ ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

Povolzhskiy Journal of Ecology

Номер 4

2022

Number 4



СОДЕРЖАНИЕ

Блохин Ю. Ю., Артеменков Д. В. О влиянии запрета охоты на численность и добычу вальдшнепа <i>Scolopax rusticola</i> (Scolopacidae, Aves) в Европейской России	375
Дрозденко Т. В., Александрова С. М., Антал Т. К., Тихомирова Е. И. Структурные показатели и токсичные виды цианобактерий Псковского озера ..	388
Кацман Е. А., Саян А. С., Богомолов П. Л., Румянцев А. Б. Влияние трансформации ландшафта и фактора беспокойства на распределение нор обыкновенного хомяка (<i>Cricetus cricetus</i> L., 1758) (Rodentia: Cricetidae) в условиях парковой зоны города Симферополя	400
Курина Е. М., Головатюк Л. В. Распространение высших ракообразных (Malacostraca, Arthropoda) в реках полупустынной зоны (на примере притоков Волгоградского водохранилища)	415
Пукинская М. Ю. Реконструкция динамики темнохвойных лесов Тебердинского заповедника и перспективы их естественного восстановления после массового усыхания	431
Равкин Ю. С., Богомолова И. Н. Распределение и структура населения птиц Северной Евразии в первой половине лета	452

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

Ермохин М. В., Табачишин В. Г. Фенологические изменения даты окончания зимовки лягушки озерной – <i>Pelophylax ridibundus</i> (Pallas, 1771) (Ranidae, Anura) в долине р. Медведицы (Саратовская область) в условиях трансформации климата	474
Сысолятина М. А., Олькова А. С. Потенцирование токсического действия меди в присутствии лантана в биотестах на <i>Daphnia magna</i> Straus (Cladocera, Crustacea)	483



CONTENTS

Blokhin Yu. Yu., Artemenkov D. V. Impact of the hunting ban on the population and hunting bag of the Eurasian Woodcock <i>Scolopax rusticola</i> (Scolopacidae, Aves)	375
Drozdhenko T. V., Aleksandrova S. M., Antal T. K., Tikhomirova E. I. Structural indicators and toxic species of cyanobacteria of Pskov Lake	388
Katzman E. A., Sayan A. S., Bogomolov P. L., Roumyantzev A. B. Influence of landscape transformation and anxiety factor on the distribution of burrows of the Common hamster (<i>Cricetus cricetus</i> L., 1758) (Rodentia: Cricetidae) in the conditions of the park zone of the city of Simferopol	400
Kurina E. M., Golovatyuk L. V. Distribution of crustaceans (Malacostraca, Arthropoda) in rivers of the semi-desert zone (with the example of the Volgograd reservoir tributes)	415
Pukinskaya M. Yu. Reconstruction of the dynamics of the dark coniferous forests of the Teberdinsky Nature Reserve and prospects for their natural recovery after mass drying out	431
Ravkin Yu. S., Bogomolova I. N. Distribution and structure of bird assemblage in Northern Eurasia in the first half of summer	452

SHORT COMMUNICATIONS

Yermokhin M. V., Tabachishin V. G. Phenological changes in the wintering end date of <i>Pelophylax ridibundus</i> (Pallas, 1771) (Ranidae, Anura) in the Medveditsa river valley (Saratov region) under conditions of climate transformation	474
Sysolyatina M. A., Olkova A. S. Potentiation of the toxic action of copper in the presence of lanthanum in bioassays for <i>Daphnia magna</i> Straus (Cladocera, Crustacea)	483

Оригинальная статья

УДК 598.243.3:639.1.053

<https://doi.org/10.35885/1684-7318-2022-4-375-387>

О ВЛИЯНИИ ЗАПРЕТА ОХОТЫ НА ЧИСЛЕННОСТЬ И ДОБЫЧУ ВАЛЬДШНЕПА *SCOLOPAX RUSTICOLA* (SCOLOPACIDAE, AVES) В ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ

Ю. Ю. Блохин^{1, 2✉}, Д. В. Артеменков^{2, 3}

¹ Федеральный научно-исследовательский центр развития охотничьего хозяйства

Россия, 105118, г. Москва, ул. Вольная, д. 13

² Научная группа «Вальдшнеп» МОО «РОСИП»

Россия, 109052, г. Москва, ул. Нижегородская, д. 70, корп. 1

³ Московское общество охотников и рыболовов

Россия, 119311, г. Москва, ул. Строителей, д. 6, корп. 7

Поступила в редакцию 21.07.2022 г., после доработки 17.09.2022 г., принята 06.10.2022 г.

Аннотация. На основании материалов всероссийских учётов вальдшнепа на вечерней тяге и данных об охотничьей добыче Государственной службы учёта на территории Европейской России (ЕР) описано влияние запретов охоты ввиду вирусных инфекций в 2006 и 2020 гг. (соответственно гриппа А у птиц H5N1 и коронавируса Covid-19 у людей) на показатели численности вальдшнепа *Scolopax rusticola*. Выявлен рост интенсивности тяги (число контактов) на 9.4% в ЕР в 2007 г., возможно, вследствие запрета. В 2019 – 2021 гг. интенсивность тяги увеличилась только в год запрета на 14.5% (2020 г.). Увеличение числа охотников с 2006 по 2020 гг. в ЕР, вероятно, сказалось на показателях учёта вальдшнепа на тяге. Данный факт согласуется с суммарным (весна и осень) объёмом отстрела и показателем индивидуальной охотничьей добычи в ЕР в 2021 г. После запрета охоты показатели добычи остались почти, как и в 2019 г., а в 2007 г. произошло увеличение данных показателей, по сравнению с 2005 г. Таким образом, кратковременный и неполный запрет весенней охоты (23 из 41 субъекта РФ) в ЕР на имеющемся материале по тяге и добыче не позволяет говорить однозначно о его положительном влиянии на численность вальдшнепа.

Ключевые слова: *Scolopax rusticola*, учёт, тяга, численность, охотничья добыча, запрет охоты, Европейская Россия

Для цитирования. Блохин Ю. Ю., Артеменков Д. В. О влиянии запрета охоты на численность и добычу вальдшнепа *Scolopax rusticola* (Scolopacidae, Aves) в Европейской России // Поволжский экологический журнал. 2022. № 4. С. 375 – 387. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2022-4-375-387>

✉ Для корреспонденции. Отдел госохотучёта и рационального использования объектов животного мира, отнесённых к объектам охоты, Федеральный научно-исследовательский центр развития охотничьего хозяйства.

ORCID и e-mail адреса: Блохин Юрий Юрьевич: <https://orcid.org/0000-0001-8402-6520>, yuri-blokhin@ya.ru; Артеменков Дмитрий Владимирович: <https://orcid.org/0000-0002-9051-697X>, dmitriy.artemenkov@gmail.com.

ВВЕДЕНИЕ

Вальдшнеп (*Scolopax rusticola* Linnaeus, 1758) – самый многочисленный кулик лесной зоны России (РФ), вид мигрирующий и широко распространенный в Палеарктике. Благодаря тому что в качестве объекта охоты эта птица пользуется популярностью в ЕР, стала возможна регулярная организация на больших площадях массовых учетов самцов вальдшнепа в период весенне-летнего токования с помощью анкетирования (Фокин и др., 2000). Анкетная информация об интенсивности тяги из многих точек внутри ареала вальдшнепа позволяет провести анализ ее связи с рассматриваемыми факторами охотничьего изъятия, а также с погодными условиями.

Необходимо отметить, что запреты весенней охоты для охраны охотничьих видов птиц в период пролёта и начала размножения в отдельных субъектах и целых регионах РФ практикуются в последние десятилетия постоянно. Как правило, не открывают весеннюю охоту в ряде южных субъектов РФ в ЕР, что связывают с отсутствием исторических традиций такой охоты у местного населения. Необходимость полного или частичного закрытия охоты в других регионах объясняют безусловным вредом от неё популяциям перелётных птиц. В новом веке в нашей стране было два широких, но не полных, запрета весенней охоты на пернатую дичь, включая вальдшнепа, в 2006 и 2020 гг. Главной целью этих запретов было не сохранение ресурсов пернатой дичи, а охрана здоровья населения во время вирусных инфекций (гриппа А у птиц H5N1 и коронавируса Covid-19 у людей).

Целью настоящего исследования является анализ вероятного влияния запрета весенней охоты на интенсивность тяги (относительного показателя численности) в период всероссийских учётов вальдшнепа (ВУВ), а также на показатели охотничьей добычи этой дичи на территории ЕР.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Для анализа использовали данные учётов ВУВ и официальные материалы учёта добычи вальдшнепа, поступившие из регионов в 2005 – 2007 и 2019 – 2021 гг. За эти 6 лет анкетированием получены сведения по 12068 точкам учёта на тяге. Данные об охотничьей добыче поступили по системе Государственной службы учёта (ГСУ) из 41 субъекта РФ в пределах гнездового ареала вальдшнепа в ЕР. Характер материала и особенности его обработки неоднократно публиковались ранее (Блохин и др., 2019; Блохин, Гороховский, 2020 и др.). Сравнительную оценку влияния охоты на показатели интенсивности тяги вальдшнепа и его добычи производили в годы до и после запрета, а также в год запрета весенней охоты. В 2006 и в 2020 гг. запреты охоты в ЕР коснулись не всех, а только 23 субъектов РФ (56.1%), не считая тех, где весенняя охота традиционно закрыта. Отметим, что по некоторым субъектам РФ в ЕР данные о добыче вальдшнепа в отдельные годы отсутствуют.

При статистической обработке данных определяли средние значения (M) и их стандартные ошибки (SE). По показателям ВУВ и охотничьей добычи вальдшнепа применяли метод парных сравнений между годами на основе t -критерия Стьюдента. Карты пространственного распределения показателей интенсивности тяги и

О ВЛИЯНИИ ЗАПРЕТА ОХОТЫ НА ЧИСЛЕННОСТЬ И ДОБЫЧУ ВАЛЬДШНЕПА

объемов охотничьей добычи вальдшнепа выполнены в программе Surfer 11 геостатистическим методом кригинга (Блохин, Артеменков, 2019; Golden Software, 2022). Форма универсального кригинга учитывает пространственную корреляцию неравномерно распределенных данных, позволяя вычислить изучаемый пространственный показатель. Для оценки на территории ЕР влияния погоды на распределение вальдшнепа в период с конца мая по начало июня использовали температуру воздуха за сутки в ночное время (так как активность этих птиц во время токования сумеречная и ночная) из массива Giovanni v.4.24 (NASA, 2022). Статистическая обработка выполнена в пакете программ Statistica 10 (StatSoft Inc., OK, USA).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Условия зимовки вальдшнепа в Западной Европе. Среди европейских государств Франция, где ежегодно добывают более 1 млн вальдшнепов, является важнейшим зимовочным регионом птиц, размножающихся в России. Мониторинг вида во Франции и ряде других стран ведётся по показателям IAN – index of abundance at night, и ICA – index club of abundance (Boidot, 2009; Gossmann et al., 2009). Зимой 2005/06 гг. эти два показателя были выше (3.7 и 1.6 соответственно), чем во время следующей зимовки (3.1 и 1.4), т. е. после запрета весенней охоты в ЕР. Таким образом, перед запретом охоты в РФ в 2006 г. вальдшнепа во Франции перезимовало больше, хотя охотничье изъятие в данных условиях превышало среднемноголетний показатель. Исходя из этого к местам размножения в ЕР этих птиц вернулось меньше обычного, что могло негативно отразиться на интенсивности тяги.

Зима 2019/20 гг. во Франции была аномально тёплой, благоприятной для вальдшнепа. Раньше обычного, в середине марта 2020 г., многие птицы стали покидать зимовки, отправляясь к местам размножения. По сообщению французских коллег, с осени 2020 г. вводили ограничения на охоту в связи с пандемией коронавируса. Очень мягкой зимой 2020/21 гг. показатель численности вида (IAN) был самым высоким за последние 10 лет. Таким образом, можно предположить, что численность птиц, прилетевших на зимовку в Западную Европу после запрета охоты в ЕР в 2020 г., возросла.

Условия размножения в ЕР. В 2005 г. весна немного задержалась, вальдшнепы прилетели позже обычного и в большом числе. Условия весны и лета благоприятствовали размножению птиц. Весна 2006 г. была немного запоздавшей, сухой и прохладной, а в мае-июне дождливой, что неблагоприятно для появившихся выводков. Весна 2007 г. оказалась очень ранней, и вальдшнепы появились на местах гнездования на 2 – 3 недели раньше средних сроков.

Эти весенние наблюдения состояния погоды хорошо согласуются с данными, предоставленными со спутников (рис. 1), по которым температура воздуха за сутки в ночное время в среднем составляла $9.4 \pm 0.6^\circ\text{C}$ в 2005 г., $8.5 \pm 0.5^\circ\text{C}$ – в 2006 г. и $7.6 \pm 0.9^\circ\text{C}$ – в 2007 г. Интересно отметить, что общая картина погоды между годами не характеризуется значимыми отличиями (между 2005 и 2006 гг. $t = 1.152$, $p < 0.255$; между 2006 и 2007 гг. $t = 1.667$, $p < 0.102$; между 2005 и 2007 гг. $t = 0.871$, $p < 0.386$), что важно для однофакторной оценки вероятного влияния запрета охоты на интенсивность тяги и показатели охотничьей добычи.

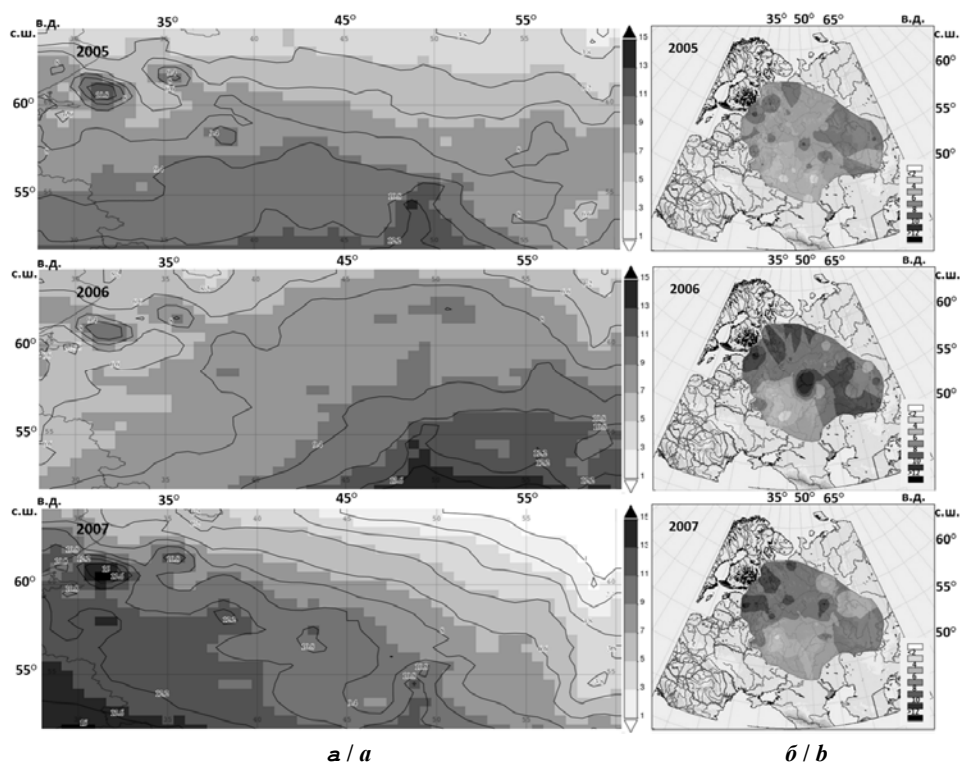


Рис. 1. Распределение изотерм ($^{\circ}\text{C}$) (а) и вальдшнепа по показателю интенсивности тяги (контактов) (б) в ЕР в 2005 – 2007 гг.

Fig. 1. Distribution of isotherms ($^{\circ}\text{C}$) (a) and woodcock in terms of roding intensity (contacts) (b) in European Russia in 2005–2007

Сходное распределение вальдшнепа на территории ЕР в период гнездования в рассматриваемые годы показывает связь интенсивности тяги с погодными условиями, подтвержденная нами ранее (Блохин, Артеменков, 2019). При этом установлено, что максимальное число контактов вальдшнепов, т. е. тяги высокой интенсивности, регистрируются в местах прохождения температурных изотерм от $+2$ до $+9^{\circ}\text{C}$. Эти оптимальные изотермы для гнездования вальдшнепа в 2005 г. располагались выше 55°с.ш. (см. рис. 1). Они отмечены на северо-западе ЕР у Валдайской, Вепсовской, Андомской, Няндовской и Галичской возвышенностей, Тихвинской гряды (Тверская, Новгородская, Ленинградская, Вологодская и Архангельская области) и на востоке ЕР у Вятского увала, Верхнекамской, Оханской и Тулвинской возвышенностей (республики Чувашская, Марий Эл, Татарстан, Удмуртская, Башкортостан, Пермский край). В 2006 г. оптимальные изотермы располагались схожим образом, что в целом объясняет аналогичное распределение вальдшнепа по показателю максимального числа контактов в тех же местах, что и в 2005 г. Не-

О ВЛИЯНИИ ЗАПРЕТА ОХОТЫ НА ЧИСЛЕННОСТЬ И ДОБЫЧУ ВАЛЬДШНЕПА

смотря на более обширный прогрев западной и юго-западной частей ЕР в 2007 г., высокая интенсивность тяги вальдшнепов снова наблюдалась в вышеперечисленных субъектах РФ.

После многоснежной зимы весна 2019 г. на большей части ЕР была средней по срокам и затяжной, только в северной тайге она была поздней и дружной. Частые дожди в мае-июне шли на севере и северо-западе ЕР. В 2020 г. после малоснежной зимы весна была ранней и затяжной. В мае-июне выпадали обильные дожди. В Центральной России вальдшнепы прилетели на 2 недели раньше, чем обычно. После многоснежной зимы весна 2021 г. на большей части ЕР оказалась ранней и затяжной с обильными осадками.

Погодные данные со спутников показали сходство между годами (рис. 2), когда температура воздуха за сутки в ночное время в среднем составляла $6.5 \pm 0.8^\circ\text{C}$ в 2019 г., $7.2 \pm 0.7^\circ\text{C}$ – в 2020 г. и $8.8 \pm 0.5^\circ\text{C}$ – в 2021 г. (между 2019 и 2020 гг. $t = 0.664$, $p < 0.513$; между 2019 и 2021 гг. $t = 2.442$, $p < 0.018$; между 2020 и 2021 гг.

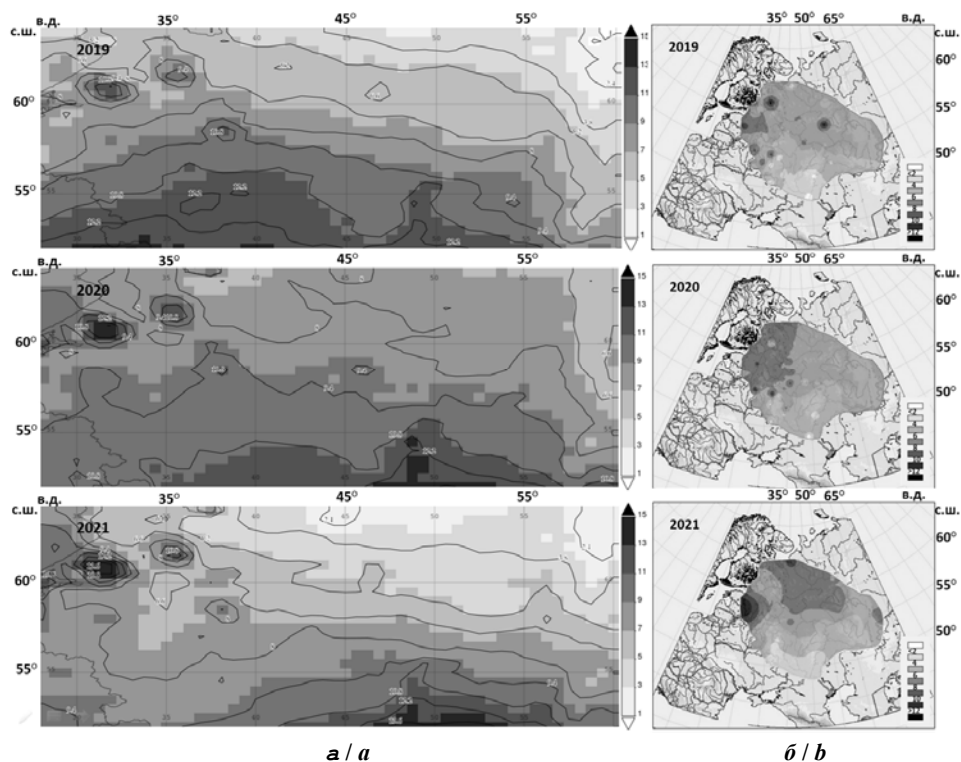


Рис. 2. Распределение изотерм ($^\circ\text{C}$) (а) и вальдшнепа по показателю интенсивности тяги (контактов) (б) в ЕР в 2019 – 2021 гг.

Fig. 2. Distribution of isotherms ($^\circ\text{C}$) (a) and woodcock in terms of roding intensity (contacts) (b) in European Russia in 2019–2021

$t = 1.869$, $p < 0.069$). Оптимальные изотермы, определяющие условия для гнездования вальдшнепа, в 2019 г. располагались выше 57° с.ш. и до 55° в.д., где градиент $+9^{\circ}\text{C}$ наблюдался южнее, до 53° с.ш. (см. рис. 2). Они отмечались в западной части ЕР у Вепсовской, Андомской, Няндомской и северной части Галичской возвышенностей, Тихвинской гряды (Новгородская, Ленинградская, Вологодская, Архангельская области) и на востоке ЕР у Северных увалов, частично у Верхнекамской, Оханской, Тулвинской и Бугульминско-Белебеевской возвышенностей (Кировская область, республики Коми, Марий Эл, Татарстан, Удмуртская, Башкортостан, Пермский край). Оптимальные изотермы располагались аналогично в 2020 г. В 2021 г. оптимальная ночная температура наблюдалась по широте севернее 54° на территориях Мещерской низины, Валдайской и, частично, Смоленско-Московской возвышенностей, где в большей степени отмечалась высокая интенсивность тяги вальдшнепов.

Учёты на тяге в Европейской России. В 41 субъекте РФ в ЕР в 2006 г. средний показатель интенсивности тяги (число контактов) был выше, чем в 2005 г. и ниже, чем в 2007 г. (табл. 1, см. рис. 1). Так, тяга в 2006 г. составила 7.81 ± 0.15 контактов, что достоверно выше ($t = 2.521$, $p < 0.012$), чем 7.31 ± 0.13 контактов в 2005 г., и ниже ($t = -2.527$, $p < 0.011$), чем 8.31 ± 0.13 в 2007 г. При этом, если считать только субъекты РФ в ЕР, где вводили запрет охоты (их 23), то среднее число контактов 6.91 ± 0.19 в 2006 г. было статистически не достоверно ниже, чем 7.15 ± 0.18 в 2005 г. ($t = 0.923$, $p < 0.359$), но значимо отличалось от 7.56 ± 0.17 контактов в 2007 г. ($t = 2.558$, $p < 0.010$). Возможно, запрет охоты весной 2006 г. мог сказаться на росте интенсивности тяги на 9.4% в субъектах РФ в ЕР в 2007 г., и примечательно то, что процент роста этого показателя был одинаковым для субъектов РФ, где вводили запрет (23 субъекта РФ в ЕР) и где его не вводили (18).

Таблица 1. Показатели тяги по материалам ВУВ в 2005 – 2007 и 2019 – 2021 гг.

Table 1. Roding indicators based on materials of National census of Woodcock in 2005–2007 and 2019–2021

Показатели тяги / Roding indicators	Год / Year					
	2005	2006*	2007	2019	2020**	2021
1	2	3	4	5	6	7
В субъектах РФ в ЕР, где вводили запрет охоты в 2006 и 2020 гг. ($n = 23$) / In those subjects of European Russia, where hunting was banned in 2006 and 2020 ($n = 23$)						
Точек учёта / The census points	1053	833	876	1766	1215	1197
В среднем контактов / Average contacts	7.15 ± 0.18	6.91 ± 0.19	7.56 ± 0.17	6.51 ± 0.07	7.65 ± 0.11	7.08 ± 0.09
Максимум контактов / Maximum contacts	50	39	45	33	45	30
Точек без тяги, % / Points without roding, %	3.6	2.8	1.6	2.0	3.1	2.6
Во всех субъектах РФ в ЕР ($n = 41$) / In all subjects of European Russia ($n = 41$)						
Точек учёта / The census points	1820	1645	1828	2724	2045	2006
В среднем контактов / Average contacts	7.31 ± 0.13	7.81 ± 0.15	8.31 ± 0.13	6.47 ± 0.06	7.24 ± 0.09	6.74 ± 0.08
Максимум контактов / Maximum contacts	50	44	45	33	45	39

Окончание табл. 1
Table 1. Continuation

1	2	3	4	5	6	7
Точек без тяги, % / Points without roding, %	3.1	3.3	1.5	2.8	4.2	2.9
Точек с «отличной» тягой, % / Points with excellent roding, %	7.6	9.2	9.4	4.5	7.7	5.2
В среднем контактов на точках с «отличной» тягой / On average contacts at points with excellent roding	20.53±0.47	21.36±0.48	20.9±0.4	42.33±3.93	33.37±2.05	38.49±3.61

Примечание. * – области и республики ЕР, где вводили запрет охоты в 2006 г.: Башкирия, Белгородская, Владимирская, Воронежская, Калининградская, Калужская, Курская, Ленинградская, Липецкая, Марий Эл, Мордовия, Рязанская, Самарская, Саратовская, Свердловская, Смоленская, Тамбовская, Татарстан, Тверская, Тульская, Ульяновская, Чувашия, Ярославская; ** – области и республики ЕР, где вводили запрет охоты в 2020 г.: Белгородская, Владимирская, Вологодская, Калининградская, Калужская, Карелия, Кировская, Коми, Костромская, Ленинградская, Липецкая, Марий Эл, Мордовия, Московская, Пензенская, Свердловская, Татарстан, Тверская, Удмуртия, Ульяновская, Челябинская, Чувашия, Ярославская.

Note. * – regions and republics of European Russia where hunting was banned in 2006: Bashkiria, Belgorod, Vladimir, Voronezh, Kaliningrad, Kaluga, Kursk, Leningrad, Lipetsk, Mari El, Mordovia, Ryazan, Samara, Saratov, Sverdlovsk, Smolensk, Tambov, Tatarstan, Tver, Tula, Ulyanovsk, Chuvashia, Yaroslavl; ** – regions and republics of European Russia where hunting was banned in 2020: Belgorod, Vladimir, Vologda, Kaliningrad, Kaluga, Karelia, Kirov, Komi, Kostroma, Leningrad, Lipetsk, Mari El, Mordovia, Moscow, Penza, Sverdlovsk, Tatarstan, Tver, Udmurtia, Ulyanovsk, Chelyabinsk, Chuvashia, Yaroslavl.

В ЕР доля точек учёта, на которых тяги не было, оказалась выше относительно последующих 2007 и 2021 гг., именно в годы запрета охоты. Средний и максимальный показатели интенсивности тяги в год запрета охоты в 2020 г. были достоверно выше, чем в 2019 и 2021 гг. (см. табл. 1). Этот факт отчасти подтверждает показатель IAN, полученный московской научной группой «Вальдшнеп». Он рассчитывается по результатам учётов при ночном кольцевании вальдшнепа, и осенью 2020 г. был выше (2.2 контактов/час), чем в предыдущие осенние сезоны 2014 – 2019 гг. (1.4 – 2.1).

«Отличные» тяги, на которых бывает более 15 контактов, встречаются нечасто (см. табл. 1). Доля точек с «отличной» тягой характеризует не только высокую её интенсивность, но и свидетельствует о более высокой численности птиц на изучаемой территории. Этот показатель в год запрета охоты в 2006 г. и 2020 г. был выше, чем предыдущей весной. Интересно, что в 2005 – 2007 гг. точек с «отличной» тягой было больше, чем в 2019 – 2021 гг., а интенсивность тяги на них была ниже, хотя и в среднем более 15 контактов.

Самые интенсивные по абсолютному максимальному показателю тяги в 2005 – 2007 гг. зарегистрированы в Татарстане, Костромской и Тверской областях, а в 2019 – 2021 гг. – в республиках Удмуртской и Марий Эл, Брянской и Новгородской областях (см. табл. 1). В разные годы количество субъектов РФ, в которых

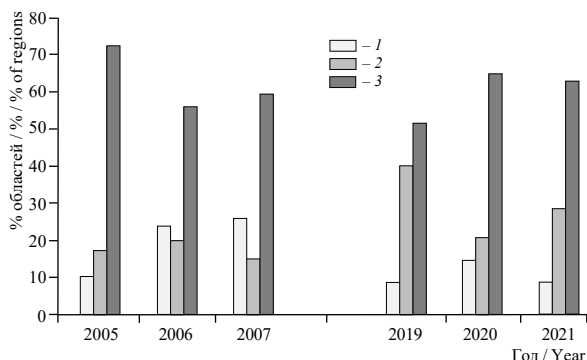


Рис. 3. Соотношение субъектов РФ с тягой различной интенсивности по данным ВУВ в 2005 – 2007 и 2019 – 2021 гг.: 1 – с «хорошей» тягой, 2 – со «слабой» тягой, 3 – со «средней» тягой

Fig. 3. Ratio of the RF regions with roding of various intensity based on materials of National census of woodcock in 2005–2007 and 2019–2021: 1 – with “good” roding, 2 – with “weak” roding, 3 – with “medium” roding

минимальным средним показателем «слабой» тяги в 2005 – 2007 гг. были Воронежская, Саратовская, Тульская области (2.1 – 3.3 контактов), а в 2019 – 2021 гг. – Белгородская, Мурманская и Саратовская (0.6 – 1.6). Самые интенсивные по максимальному среднему показателю тяги в 2005 – 2007 гг. отмечены в Удмуртии, Нижегородской, Псковской и Челябинской областях (10.6 – 12.9 контактов), а в 2019 – 2021 гг. – в Кировской, Псковской и Смоленской областях (12.8 – 15.5).

Учёт охотничьей добычи. Как отмечалось выше, запрет весенней охоты в ЕР в 2006 г. был неполный, поскольку во многих субъектах РФ охоту не закрывали. Например, в Центральном федеральном округе (ЦФО) охоту провели в 6 из 17 субъектов РФ, в т. ч. в Московской, Костромской и других, из 8 субъектов РФ Северо-Западного федерального округа (СЗФО) запрет коснулся только Ленинградской и Калининградской областей. В результате суммарный объём добычи в ЕР составил всего 104 тыс. вальдшнепов, что в 1.6 раз меньше уровня добычи 2005 г. и в 1.8 раз – уровня 2007 г. Судя по тому, что объём весенней добычи вальдшнепа в ЕР в 2007 г. оказался в 1.1 раза больше такового 2005 г., можно предположить, что это было небольшое позитивное влияние запрета охоты 2006 г.

Данный показатель в 2007 г. вырос относительно 2005 г. в ЦФО, СЗФО, Поволжском федеральном округе (ПФО) и сохранился на том же уровне только в Уральском федеральном округе (УФО). Но если рассматривать ситуацию только по тем субъектам РФ, в которых запрещали охоту, то складывается довольно пёстрая картина (табл. 2). В весеннем сезоне 2007 и 2021 гг. в тех субъектах РФ в ЕР, где охоту на тяге не запрещали, наблюдалось увеличение объёмов добычи вальдшнепа относительно предыдущего весеннего сезона. Иными словами, в 61.5% субъектах РФ в ЕР в 2007 г. ($n = 13$, см. примечание к табл. 2) и в 57.1% субъектах

наблюдались тяги различной интенсивности, в среднем от «слабых» (< 5.01 контактов) до «хороших» (> 10.0 контактов), динамично изменялось. В годы запрета весенней охоты в ЕР доля субъектов РФ с «хорошей» тягой увеличивалась по сравнению с предыдущим годом (рис. 3).

Доля субъектов РФ в ЕР со «слабой» тягой заметно уменьшалась только после запрета охоты в 2020 г. В 2006 г. высокая доля субъектов РФ со «слабой» тягой была за счёт снижения доли субъектов РФ со «средней» (5.01 – 10.0 контактов) тягой. Среди субъектов РФ с мини-

О ВЛИЯНИИ ЗАПРЕТА ОХОТЫ НА ЧИСЛЕННОСТЬ И ДОБЫЧУ ВАЛЬДШНЕПА

РФ в ЕР в 2021 г. ($n = 14$) результаты охоты улучшились безо всякого влияния запрета охоты в предшествующем году, вследствие неких других причин. Вместе с тем, по объемам добычи в отдельных субъектах РФ в ЕР эти годы уступали 2005 и 2019 гг. соответственно. Добыча выросла в 2007 и 2021 гг. лишь в 38.9 и 30.8% субъектов РФ в ЕР соответственно. В 52.9% субъектах РФ ($n = 17$), где охоту в 2006 г. не закрывали, зафиксирован рост добычи, по сравнению с 2005 г. Но в аналогичной ситуации в 2020 г. рост добычи вальдшнепа относительно 2019 г. наблюдался лишь в 35.7% ($n = 14$) субъектах РФ в ЕР, где охоту не закрывали (см. табл. 2). Исходя из этого, нельзя однозначно утверждать, что отсутствие прессы весенней охоты положительно влияет на рост объемов добычи вальдшнепа в следующий за запретом весенний сезон.

Таблица 2. Соотношение (%) субъектов РФ в ЕР, где охоту не закрывали*, в которых наблюдались рост или снижение объема добычи вальдшнепа, относительно весенних сезонов до и после запрета весенней охоты в 2006 и 2020 гг.

Table 2. Ratio (%) of the RF regions in European Russia, where hunting was not closed*, which experienced an increase or decrease in hunting bag relative to the spring seasons before and after the hunting ban in 2006 and 2020

Сравниваемые годы / Compared years	Рост / Growth	Снижение / Decrease
В 2007 относительно 2006 / In 2007 vs. 2006	61.5	38.5
В 2007 относительно 2005 / In 2007 vs. 2005	38.9	61.1
В 2006 относительно 2005 / In 2006 vs. 2005	52.9	47.1
В 2021 относительно 2020 / In 2021 vs. 2020	57.1	42.9
В 2021 относительно 2019 / In 2021 vs. 2019	30.8	69.2
В 2020 относительно 2019 / In 2020 vs. 2019	35.7	64.3

Примечание. * в разные годы данные о добыче вальдшнепа предоставляли не все из 18 субъектов РФ.

Note. * not all of the 18 subjects of the Russian Federation provided woodcock production data in some years.

Количество добытых на определённой территории птиц зависит от числа выданных разрешений (лицензий). Чем больше охотников получают разрешения, тем, вероятно, больше вальдшнепов будет отстреляно. Но зависимость здесь не прямо пропорциональная, т. к. вмешиваются и другие факторы (плотность дичи на единицу площади, погодные условия в сезон охоты и т. д.). В разные годы выдают неодинаковое количество разрешений, поэтому для сравнения будет целесообразно использовать средний показатель добычи вальдшнепов на одно разрешение (на одного охотника) за сезон.

В 2006 г. в целом по ЕР индивидуальная добыча вальдшнепа в среднем на 1 разрешение (добычливость) была самой высокой, по сравнению с 2005 и 2007 гг., а в 2020 г. – самой низкой, по сравнению с 2019 и 2021 гг. (табл. 3). Таким образом, запрет охоты весной 2006 г., судя по цифрам, положительно повлиял на результаты индивидуальной добычи последующих осеннего и весеннего сезонов, а вот запрет весенней охоты 2020 г. не оказал существенного влияния на данные показатели. Если в анализ включать только те субъекты, где охоту закрывали, то картина будет следующей. Весной 2007 и 2021 гг. средняя добычливость охотника за сезон возросла, по сравнению с таковой 2005 и 2019 гг. (соответственно

$t = 0.761, p < 0.449$ и $t = 0.062, p < 0.956$). После весеннего запрета охоты в 2006 г. осенью того же года средняя добычливость увеличилась относительно осени 2005 г. ($t = 1.167, p < 0.253$), но в год весеннего запрета 2020 г. этот показатель снизился относительно осени 2019 г. ($t = 0.854, p < 0.401$).

Таблица 3. Средние показатели добычи по материалам Государственной службы учёта в 2005 – 2007 и 2019 – 2021 гг.

Table 3. Average indicators of hunting bag based on data of the State Accounting Service in 2005–2007 and 2019–2021

Показатели охоты / Hunting indicators	Год / Year					
	2005	2006	2007	2019	2020	2021
Объем добычи, в среднем приходящийся на один субъект РФ в ЕР, где в 2006 и 2020 гг. запрещали весеннюю охоту, $M \pm SE$ / Average hunting bag per one subject of European Russia, where spring hunting was banned in 2006 and 2020, $M \pm SE$						
Весна, особей / Spring, individuals	3062±844	запрет / ban	3636±1442	5572±1021	запрет / ban	4974±1052
Весной особей на 1 охот- ника / In the spring of indi- viduals per 1 hunter	0.57±0.09	запрет / ban	0.71±0.16	0.70±0.10	запрет / ban	0.71±0.15
Осень, особей / Autumn, individuals	1029±612	473±295	–	1544±305	1179±197	–
Осенью особей на 1 охот- ника / In autumn individu- als per 1 hunter	0.13±0.05	0.27±0.11	–	0.24±0.05	0.18±0.05	–
Объем добычи, в среднем приходящийся на один субъект РФ в ЕР для всех регионов РФ, $M \pm SE$ / The average production volume per one subject of the European Russia for all regions of the country, $M \pm SE$						
Весна, особей / Spring, individuals	4091±726	5772±1314	6165±1212	4645±667	2824±630	4407±686
Весной особей на 1 охот- ника / In the spring of indi- viduals per 1 hunter	0.70±0.08	1.13±0.16	0.74±0.10	0.66±0.07	0.61±0.11	0.71±0.10
Осень, особей / Autumn, individuals	1024±422	939±452	–	1368±203	1154±153	–
Осенью особей на 1 охот- ника / In autumn in- dividuals per 1 hunter	0.13±0.04	0.28±0.08	–	0.21±0.02	0.17±0.03	–

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изучение влияния запрета весенней охоты на интенсивность тяги в ЕР в период ВУВ, а также на показатели охотничьей добычи этой дичи позволило получить следующие результаты. Выяснено, что погодные условия (температура) на указанной территории в период гнездования птиц в 2005 – 2007 и 2019 – 2021 гг. были сходными и статистически не различались. Следовательно, погодные условия не оказывали противоположного существенного влияния на распределение ресурсов вальдшнепа в изучаемые сезоны, не мешали объективной оценке воздействия запретов охоты.

Учёт вальдшнепа в 2007 г. через год после запрета весенней охоты выявил рост интенсивности тяги на 9.4% в ЕР, возможно, вследствие этого запрета. Иначе

О ВЛИЯНИИ ЗАПРЕТА ОХОТЫ НА ЧИСЛЕННОСТЬ И ДОБЫЧУ ВАЛЬДШНЕПА

было в период 2019 – 2021 гг., когда интенсивность тяги увеличилась только в год запрета (2020 г.), а к 2021 г. снизилась. Хотя в 2020 г. условия зимовки в Европе были благоприятными и численность вальдшнепа (показатель IAN) высокой. Вероятно, ситуация роста ряда показателей в период 2005 – 2007 гг. относительно периода 2019 – 2021 гг. кроется в увеличении числа охотников. В 2007 г. произошёл рост суммарного (весна и осень) объёма охотничьей добычи и показателя индивидуальной добычи в ЕР, которые оказались выше, чем в 2005 г. Но в 2021 г. после запрета охоты показатели добычи остались почти как в 2019 г.

Исходя из вышеизложенного, можно заключить, что на имеющемся материале по тяге и добыче однозначной пользы вальдшнепу от запрета весенней охоты в ЕР не просматривается. Слишком много сопутствующих факторов среды, которые сложно воздействуют на популяции этого мигрирующего вида. Интенсивность тяги хотя и связана с численностью вальдшнепа, но не тождественна ей. Это более лабильный показатель, зависящий, например, от погоды, от времени учёта в продолжительный период размножения, когда интенсивность тяги меняется. Пока сложно доказать фактическими данными, как именно в комплексе влияют на состояние популяции вальдшнепа, гнездящегося в России, условия зимовки за рубежом, включая широкую дисперсию особей в Европе, аномалии погоды, интенсивность отстрела птиц, а также его избирательность. В отсутствие количественных показателей это могут быть только субъективные экспертные оценки, которые также затруднительны. В сложившихся условиях важно продолжать мониторинг состояния вида, в том числе в рамках ВУВ и учёта охотничьей добычи. При этом следует совершенствовать формы учёта и методы изучения вальдшнепа.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Блохин Ю. Ю., Артеменков Д. В. О пространственном распределении вальдшнепа при различных погодных условиях в период интенсивной тяги в Европейской России // Экология. 2019. № 3. С. 205 – 210. <https://doi.org/10.1134/S0367059719030016>
- Блохин Ю., Гороховский К. Мониторинг охотничьей добычи вальдшнепа в России // Охота и охотничье хозяйство. 2020. № 10. С. 12 – 14.
- Блохин Ю. Ю., Артеменков Д. В., Фокин С. Ю. Результаты 20 лет «всероссийских» учётов вальдшнепа (*Scolopax rusticola*) на тяге // Актуальные вопросы изучения куликов Северной Евразии : материалы XI Международной научно-практической конференции. Минск : Белорусский государственный университет, 2019. С. 144 – 151.
- Фокин С. Ю., Блохин Ю. Ю., Зверев П. А. Некоторые итоги первого массового учёта вальдшнепа на тяге в Европейской России // Информационные материалы рабочей группы по куликам. 2000. № 13. С. 27 – 30.
- Boidot J.-P. Evaluation of the 2008/09 Woodcock hunting season in France // Wetlands International – Woodcock & Snipe Specialist Group (WI-WSSG). 2009. № 35. P. 38 – 39.
- Golden Software, Inc – Surfer Version 11.6.1159 (64-bit) – Kriging method. 2022. URL: <http://www.goldensoftware.com> (дата обращения: 24.05.2022).
- Gossmann F., Bastat C., Guenezan M. 2008–2009 French Woodcock report // Wetlands International – Woodcock & Snipe Specialist Group (WI-WSSG). 2009. № 35. P. 34 – 37.
- NASA Goddard Earth Sciences Data and Information Services Center (GES DISC) – Giovanni v. 4.24 – Temperature. 2022. URL: <https://giovanni.gsfc.nasa.gov/giovanni/> (дата обращения: 27.05.2022).

Impact of the hunting ban on the population and hunting bag of the Eurasian Woodcock *Scolopax rusticola* (Scolopacidae, Aves)

Yu. Yu. Blokhin ^{1, 2✉}, D. V. Artemenkov ^{2, 3}

¹ Federal State Budgetary Institution “Federal Research Center for Development of Game Management”
13 Volnaya St., Moscow 105118, Russia

² Moscow Woodcock Research Group Russian Society for Conservation and Studies of Birds
bld. 1, 70 Nigegorodskaya St., Moscow 109052, Russia

³ Moscow Society of Hunters and Fishermen
bld. 7, 6 Stroiteley St., Moscow 119311, Russia

Received: 21 July 2022 / revised: 17 September 2022 / accepted: 6 October 2022

Abstract. Materials from National census of woodcock on the evening roding and hunting bag data from the State Registration Service on the territory of European Russia were used in the study. The impact of hunting bans due to viral infections in 2006 and 2020 (bird influenza A H5N1 and human coronavirus Covid-19, respectively) on the population of the Eurasian Woodcock *Scolopax rusticola* was described. An increase in roding intensity (the number of contacts) by 9.4% was detected in European Russia in 2007, possibly due to the ban. In 2019–2021, the roding intensity increased by 14.5% in the year of the ban (2020) only. The increase in the number of hunters in European Russia from 2006 to 2020 probably affected indicators of the National census of woodcock. This fact is consistent with the total (spring and autumn) shooting volume and the indicator of individual hunting bag in European Russia in 2021. After the hunting ban, the indicators of hunting bags remained almost the same as in 2019, and there was an increase in these indicators in 2007 as compared to 2005. Thus, the short-term and incomplete ban of spring hunting in European Russia (23 of 41 regions), based on the available data on roding and hunting bag, does not allow us to speak unambiguously about its positive effect on the number of woodcocks.

Keywords: *Scolopax rusticola*, census, roding, population, hunting bag, hunting ban, European Russia

For citation: Blokhin Yu. Yu., Artemenkov D. V. Impact of the hunting ban on the population and hunting bag of the Eurasian Woodcock *Scolopax rusticola* (Scolopacidae, Aves). *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2022, no. 4, pp. 375–387 (in Russian). <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2022-4-375-387>

REFERENCES

Blokhin Yu. Yu., Artemenkov D. V. On the spatial distribution of Eurasian Woodcocks under different weather conditions during the period of high roding activity in European Russia. *Russian Journal of Ecology*, 2019, vol. 50, no. 3, pp. 256–261. <https://doi.org/10.1134/S1067413619030019>

Blokhin Yu. Yu., Artemenkov D. V., Fokin, S. Yu. Results of 20 years of the National Woodcock (*Scolopax rusticola*) roding census draft surveys. In: *Actual Issues of Wader Studies in*

✉ *Corresponding author.* Department of monitoring and rational use of wildlife game resources, Federal State Budgetary Institution “Federal Research Center for Development of Game Management”, Russia.

ORCID and e-mail addresses: Yuri Yu. Blokhin: <https://orcid.org/0000-0001-8402-6520>, yuri-blokhin@ya.ru; Dmitriy V. Artemenkov: <https://orcid.org/0000-0002-9051-697X>, dmitriy.artemenkov@gmail.com.

О ВЛИЯНИИ ЗАПРЕТА ОХОТЫ НА ЧИСЛЕННОСТЬ И ДОБЫЧУ ВАЛЬДШНЕПА

Northern Eurasia. Proceedings of the XI International Scientific and Practical Conference. Minsk, Belarusian State University Publ., 2019, pp. 144–151 (in Russian).

Blokhin Yu., Gorokhovskiy K. Hunting bag of woodcock monitoring in Russia. *Okhota i okhotnich'e khoziaistvo*, 2020, no. 10, pp. 12–14 (in Russian).

Fokin S. Yu., Blokhin Yu. Yu., Zverev P. A. Some results of the First large scale European Russian count of displaying Woodcock. *Information Materials of the Working Group on Waders*, 2000, no. 13, pp. 27–30 (in Russian).

Boidot J.-P. Evaluation of the 2008/09 Woodcock hunting season in France. *Wetlands International – Woodcock & Snipe Specialist Group (WI-WSSG)*, 2009, no. 35, pp. 38–39.

Golden Software, Inc – Surfer Version 11.6.1159 (64-bit) – Kriging method. 2022. Available at: <http://www.goldensoftware.com> (accessed 24 May 2022).

Gossmann F., Bastat C., Guenezan M. 2008–2009 French Woodcock report. *Wetlands International – Woodcock & Snipe Specialist Group (WI-WSSG)*, 2009, no. 35, pp. 34–37.

NASA Goddard Earth Sciences Data and Information Services Center (GES DISC) – Giovanni v. 4.24 – Temperature. 2022. Available at: <https://giovanni.gsfc.nasa.gov/giovanni/> (accessed 27 May 2022).

Оригинальная статья

УДК 581.5+574.583

<https://doi.org/10.35885/1684-7318-2022-4-388-399>

СТРУКТУРНЫЕ ПОКАЗАТЕЛИ И ТОКСИЧНЫЕ ВИДЫ ЦИАНОБАКТЕРИЙ ПСКОВСКОГО ОЗЕРА

Т. В. Дрозденко ^{1✉}, С. М. Александрова ¹, Т. К. Антал ¹, Е. И. Тихомирова ²

¹ Псковский государственный университет

Россия, 180000, г. Псков, пл. Ленина, д. 2

² Саратовский государственный технический университет имени Гагарина Ю. А.

Россия, 410054, г. Саратов, ул. Политехническая, д. 77

Поступила в редакцию 16.09.2022 г., после доработки 27.10.2022 г., принята 10.11.2022 г.

Аннотация. Исследовались цианобактериальные сообщества Псковского озера в разные сезоны 2021 г. и проведено сравнение с данными 2018 – 2020 годов. Получены сведения о таксономическом составе и количественных характеристиках цианобактерий, показаны виды, токсичные для живых организмов. Всего на четырех постоянных станциях озера зарегистрировано 196 видовых таксонов фитопланктона, 15.8% из которых приходилось на цианобактерии. Наиболее сходными в видовом отношении были цианобактериальные сообщества в летний и осенний периоды. Количественные показатели цианобактерий, такие как численность и биомасса, были минимальными в весенний период, максимальными – в летне-осенний. В каждый из исследованных сезонов года среди обнаруженных цианобактерий присутствовали токсичные и потенциально токсичные виды, принадлежащие родам *Anabaena*, *Aphanizomenon*, *Lyngbya*, *Microcystis*, *Nodularia*, *Nostoc*. Суммарный вклад представителей данных родов в общую численность фитопланктона изменялся от 4.0% весной до 65.0% осенью. В летний период на долю цианобактерий из вышеперечисленных родов в общей численности микроводорослей приходилось около 40.0%. Наибольшая роль отмечена для водоросли *Microcystis aeruginosa* (Kützinger) Kützinger, которая вызывает «цветение» водоемов, а также продуцирует токсин микроцистин, обладающий гепатотоксичностью. Исследование Псковского озера требует постоянного мониторинга содержания цианотоксинов, особенно в осенний период, когда наблюдается максимальное по биомассе содержание цианобактерий, в том числе токсичных видов, что может привести к серьезным последствиям. **Ключевые слова:** водные экосистемы, фитопланктон, экологический мониторинг, цианобактериальные сообщества, токсины, цветение воды, эвтрофикация

Финансирование. Исследование выполнено при финансовой поддержке Российского научного фонда (проект № 20-64-46018).

Для цитирования. Дрозденко Т. В., Александрова С. М., Антал Т. К., Тихомирова Е. И. Структурные показатели и токсичные виды цианобактерий Псковского озера // Поволжский экологический журнал. 2022. № 4. С. 388 – 399. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2022-4-388-399>

✉ Для корреспонденции. Лаборатория комплексных экологических исследований Псковского государственного университета.

ORCID и e-mail адреса: Дрозденко Татьяна Викторовна: <https://orcid.org/0000-0002-5553-2296>, tboichuk@mail.ru; Александрова Светлана Михайловна: <https://orcid.org/0000-0002-8524-3997>, superkandidat@rambler.ru; Антал Тарас Корнелиевич: <https://orcid.org/0000-0002-9690-8034>, taras_an@mail.ru; Тихомирова Елена Ивановна: <https://orcid.org/0000-0001-6030-7344>, tichomirova_ei@mail.ru.

ВВЕДЕНИЕ

Цианобактерии – важнейший элемент биосферы, которые, развиваясь в составе наземных, пресноводных или морских сообществ, увеличивают уровень их продуктивности (Громов, 1996; Rastogi et al., 2015). Цианобактерии могут быстро накапливать биомассу, что связано с их способностью к фиксации азота и широкой экологической пластичностью. Среди цианобактерий есть виды, вызывающие «цветение» воды или сопутствующие «синезеленым цветениям». Вспышке развития цианобактерий способствует эвтрофирование водоемов, а также постоянное повышение температуры среды обитания (Белякова и др., 2006; Чернова и др., 2017; Paerl and Huisman, 2009). «Цветение» воды является мощным стрессором для водных экосистем и влечет за собой негативные последствия при рекреационном, хозяйственном и питьевом использовании водоемов (Степанова и др., 2012). Кроме того, некоторые виды цианобактерий способны образовывать токсичные вещества – цианотоксины, что при их массовом развитии представляет огромную угрозу живым организмам, в том числе и человеку (Волошко и др., 2008; Rastogi et al., 2014). Возрастающее антропогенное загрязнение гидросферы способствует массовому развитию токсичных микроводорослей. Среди цианотоксинов выделяют нейротоксины, которые поражают нервную систему; цитотоксины, препятствующие синтезу белка; гепатотоксины, действующие на печень и ряд внутренних органов (Sivonen, 1996).

Известно 46 видов цианобактерий, способных вырабатывать токсичные метаболиты, большинство из которых являются планктонными формами. Среди микроорганизмов, вызывающих «цветение» воды и продуцирующих токсины, в первую очередь рассматривают роды *Microcystis*, *Anabaena*, *Planktothrix*, *Aphanizomenon*, *Cylindrospermopsis*, *Phormidium*, *Nostoc*, *Anabaenopsis*, *Nodularia* и *Oscillatoria* (Громов, 1996; Белякова, 2004; Воякина и др., 2020). Псковское озеро – крупное пресноводное озеро бассейна Балтийского моря площадью 709 км², является южной составляющей трансграничного Чудско-Псковского озерного комплекса. Озеро слабо минерализованное, характеризуется мелководностью (средняя глубина – 3 м) и эвтрофностью, является проточным, сюда впадает более десяти рек и ручьев. В ихтиофауне Псковского озера доминируют теплолюбивые виды рыб: лещ, щука, плотва и др. (Псковско-Чудское озеро, 2022). Озеро имеет низкую прозрачность (до 2.5 м) и подвергается эвтрофикации в течение уже полувека (Воякина и др., 2020).

В настоящее время «цветет» большинство водоемов Северо-Запада России (Белякова и др., 2006) и Псковское озеро – не исключение. Учитывая потенциальный вред ряда цианобактерий для здоровья человека, изучение цианобактериальных сообществ в водных объектах на региональном уровне приобретает особую актуальность.

Цель данной статьи – оценка структурных показателей цианобактерий Псковского озера, а также выявление доминирующих и токсичных видов в цианобактериальном сообществе.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводили в вегетационный период 2021 г. (май, август, октябрь) на четырех постоянных станциях (Ст.) Псковского озера (рисунок). Отбор проб осуществляли общепринятым методом (Садчиков, 2003).

Пробы фиксировали 40% раствором формалина, концентрировали до 5 – 10 мл и просматривали с помощью микроскопа «Axio Lab A1» (Carl Zeiss, Германия). Виды идентифицировали, используя ряд определителей, указанных ранее (Дрозденко, Антал, 2021). Информацию о токсичности тех или иных видов цианобактерий брали из доступных литературных источников и интернет-ресурсов.

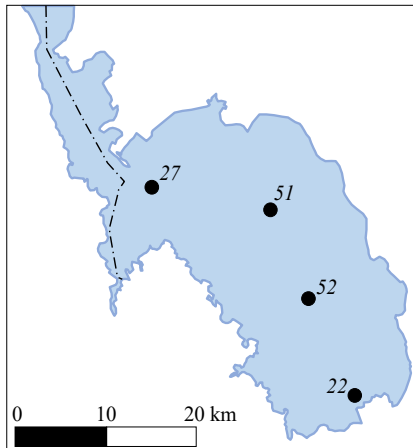
Количественный анализ проводили с использованием камеры Нажотта (0.05 мл). Численность клеток фитопланктона рассчитывали по общеизвестной формуле (Садчиков, 2003), биомассу вычисляли по объемам водорослей, определенных методом геометрического подобия (Кузьмин, 1984).

Доминирующими по численности считали те виды цианобактерий, количество которых в общей численности фитопланктона составляло более 10%. Для сравнения видового состава цианобактериальных сообществ в разные сезоны года использовали индекс флористического сходства Сьеренсена–Чекановского (Шмидт, 1980).

Подготовительную обработку и анализ данных проводили в приложении Microsoft Office Excel 2010 (Microsoft Corp.), статистические расчеты выполнены с использованием программы STATISTICA 6.0 (Statsoft Inc., OK, USA).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Таксономический состав фитопланктона. За вегетационный период 2021 г. в Псковском озере обнаружено 196 видовых таксонов водорослей из 8 отделов:



Карта-схема расположения станций отбора проб в Псковском озере

Figure. Schematic map of the location of the sampling stations in Pskov Lake

Bacillariophyta (74), Chlorophyta (54), Cyanobacteria (31), Ochrophyta (16), Cryptophyta (9), Euglenophyta (6), Dinophyta (5), Charophyta (1). По представленности видами доминировал отдел Bacillariophyta, содержащий 37.8% от общего числа видовых таксонов фитопланктона. Далее следовал отдел Chlorophyta, на который в общем видовом богатстве приходилось 27.6%. Отдел Cyanobacteria был представлен 31 видовым таксоном, что составило 15.8% от общего числа видов микроводорослей. Около 8% приходилось на представителей охрофитовых водорослей. Остальные отделы содержали меньшее количество видов водорослей. Полученные результаты сопоставимы с данными предыдущих лет исследований. Так, в 2018 и 2020 гг. в планктонной альгофлоре Псковского озера было зарегистри-

СТРУКТУРНЫЕ ПОКАЗАТЕЛИ И ТОКСИЧНЫЕ ВИДЫ ЦИАНОБАКТЕРИЙ

ровано, соответственно, 191 и 201 видовых и внутривидовых таксонов микроводорослей. В 2018 г. на цианобактерии в видовом богатстве приходилось 15.2%, в 2020 г. – 17.4%.

В весенний период 2021 г. было зарегистрировано больше всего видовых таксонов цианобактерий: 21 из 12 родов (табл. 1). Наиболее богатыми видами были род *Aphanocapsa* и род *Chroococcus*, содержащие по 4 видовых таксона.

Таблица 1. Доля цианобактерий в общем видовом составе фитопланктона

Table 1. Share of cyanobacteria in the total specific composition of phytoplankton

Всего видов / Total species	Май / May		Август / August		Октябрь / October	
	Абс. / Abs.	%	Абс. / Abs.	%	Абс. / Abs.	%
Фитопланктон / Phytoplankton	132	100	117	100	107	100
Цианобактерии / Cyanobacteria	21	15.9	20	17.1	17	15.9

Летом обнаружено 20 видовых таксонов цианей, относящихся к 9 родам, наиболее богатыми из которых были *Aphanocapsa*, *Microcystis* (по 4 вида) и *Aphanothece* (3 вида).

Осенью отмечено 17 видовых таксонов цианобактерий из 11 родов, что составляло порядка 16 % от общего количества фитопланктона. Числом видов отличались род *Aphanocapsa* (4 вида) и род *Microcystis* (3 вида).

Согласно рассчитанному индексу Сьеренсена–Чекановского сходство цианобактериальных сообществ в сравниваемые сезоны было выше среднего и составляло 53 – 64%. Наиболее близкими видами были летние и осенние цианобактериальные сообщества (12 общих видов).

Количественный анализ фитопланктона. Средние показатели численности фитопланктона выросли к концу вегетационного периода более, чем в 7 раз: с 2.2 млн кл./л в мае до 16.2 млн кл./л в октябре. Подобная тенденция наблюдалась и при оценке содержания цианобактерий в общей численности: меньше всего цианобактерий было весной – 38.4%, больше всего осенью – 75.1% (табл. 2).

Таблица 2. Доля цианобактерий в общей численности фитопланктона

Table 2. Share of cyanobacteria in the total abundance of phytoplankton

Показатели / Indicators	Ст. 22 / St. 22	Ст. 52 / St. 52	Ст. 51 / St. 51	Ст. 27 / St. 27	Среднее / Average
1	2	3	4	5	6
Май / May					
$N_{\text{общ.}} \text{ тыс. кл./л} / N_{\text{tot.}} \text{ thousand cells/L}$	1594.3	2933.3	2200.0	2229.1	2239.2±474.2
$N_{\text{циан.}} \text{ тыс. кл./л} / N_{\text{cyan.}} \text{ thousand cells/L}$	120.4	433.3	1637.2	1266.6	864.3±706.7
Доля цианей, % / Share of cyanobacteria, %	7.6	14.8	74.4	56.8	38.4±21.0
Август / August					
$N_{\text{общ.}} \text{ тыс. кл./л} / N_{\text{tot.}} \text{ thousand cells/L}$	3755.5	7285.9	13548.9	3260.8	6962.8±4107.0
$N_{\text{циан.}} \text{ тыс. кл./л} / N_{\text{cyan.}} \text{ thousand cells/L}$	2995.5	4802.2	10187.2	1447.8	4858.1±3807.9
Доля цианей, % / Share of cyanobacteria, %	79.6	65.9	75.2	44.4	66.3±13.6

Окончание табл. 2
Table 2. Continuation

1	2	3	4	5	6
Октябрь / October					
$N_{\text{общ.}}$, тыс. кл./л / N_{tot} , thousand cells/L	5600.0	9144.0	36552.0	13544.0	16210±12076.9
$N_{\text{циан.}}$, тыс. кл./л / $N_{\text{cyan.}}$, thousand cells/L	4368.0	5184.0	30696.0	1105.6	10338.4±13685.6
Доля цианей, % / Share of cyanobacteria, %	78.0	56.7	84.0	81.6	75.1±10.8

В предыдущий год исследования наблюдалась следующая картина: доля цианобактерий в планктонной альгофлоре была минимальна в мае и составляла около 60.0%. В августе содержание цианей в общей численности возросло до 91.5%, а в октябре немного снизилось до 78.0%.

Анализ по станциям показал, что весной на Ст. 22 в общей численности микрородорослей содержание цианобактерий не доходило до 10%, количество которых увеличилось в летне-осенний сезон более, чем в 10 раз. На Ст. 52 в течение всего исследования на долю цианобактерий в численности приходилось 74.4 – 84.0% с максимальными показателями в осенний период наблюдений (см. табл. 2).

Как и при исследованиях, проведенных в Псковском озере в 2017 – 2018 гг. (Воякина и др., 2020), а также в 2020 г., при вегетации цианобактерий в 2021 г. отмечены невысокие значения биомассы при высоких показателях численности за счет доминирования в планктоне мелкоразмерных видов цианей.

Минимальные значения биомассы фитопланктона отмечались в весенний период и в среднем по станциям составляли 1.2 мг/л. На Ст. 51 при самом низком, по сравнению с другими станциями, значении биомассы фитопланктона (344.7 мкг/л), доля цианобактерий была наибольшей – порядка 5.0% (табл. 3). Среднее содержание цианобактерий в общей биомассе составило 2.3%.

Таблица 3. Доля цианобактерий в общей биомассе фитопланктона

Table 3. Share of cyanobacteria in the total phytoplankton biomass

Показатели / Indicators	Ст. 22 / St. 22	Ст. 52 / St. 52	Ст. 51 / St. 51	Ст. 27 / St. 27	Среднее / Average
Май / May					
В общей биомассе, мг/л / In total biomass, mg/L	1.0	2.4	0.3	1.1	1.2±0.8
Цианобактерии, мкг/л / Cyanobacteria, µg/L	14.0	6.9	17.1	27.3	16.3±8.5
Доля цианей, % / Share of cyanobacteria, %	1.5	0.3	5.0	2.3	2.3±2.0
Август / August					
В общей биомассе, мг/л / In total biomass, mg/L	1.3	11.3	11.0	4.4	7.0±5.0
Цианобактерии, мкг/л / Cyanobacteria, µg/L	45	112.3	390.1	97.8	161.3±155.2
Доля цианей, % / Share of cyanobacteria, %	3.6	1.0	3.5	2.2	2.6±1.2
Октябрь / October					
В общей биомассе, мг/л / In total biomass, mg/L	0.9	3.3	6.9	2.5	3.4±2.5
Цианобактерии, мкг/л / Cyanobacteria, µg/L	123.1	132.3	834.3	554.2	410.9±346.5
Доля цианей, % / Share of cyanobacteria, %	13.1	4.0	12.1	21.8	12.7±7.3

В августе зарегистрирована самая высокая биомасса первичных продуцентов пелагиали (7.0 мг/л), которая в зависимости от станции изменялась в пределах

СТРУКТУРНЫЕ ПОКАЗАТЕЛИ И ТОКСИЧНЫЕ ВИДЫ ЦИАНОБАКТЕРИЙ

1.3 – 11.3 мг/л. Однако доля цианобактерий в общей биомассе в среднем не превышала 2.6% и была сопоставима с биомассой в весенний период.

В октябре содержание цианобактерий в общей биомассе возросло до 12.7%, но средняя биомасса фитопланктона на исследованной акватории была почти в 2 раза меньше, чем в летний сезон. Наибольший вклад в биомассу фитопланктона цианеи вносили на Ст. 27 – 21.8% (табл. 4).

Таблица 4. Доминирующие виды цианобактерий в Псковском озере

Table 4. Dominant species of cyanobacteria in Pskov lake

№ станции / Station number	Видовой таксон / Species taxon	Численность, тыс. кл./л / Number, thousand cells/L	% от общей чис- ленности циа- нобактерий / % of total cyanobacteria	% цианобактерий от общей численности фитопланктона / % of cyanobacteria of the total phytoplankton abundance
1	2	3	4	5
Май / May				
22	<i>Microcystis aeruginosa</i>	73.9	61.4	4.6
	<i>Nostoc linckia</i>	34.7	28.9	2.2
52	<i>Microcystis pulverea</i>	238.1	54.9	8.1
	<i>Aphanocapsa delicatissima</i>	190.5	44.0	6.5
51	<i>Woronichinia compacta</i>	511.6	31.3	23.3
	<i>Aphanocapsa delicatissima</i>	465.1	28.4	21.1
	<i>Snowella lacustris</i>	372.1	22.7	16.9
	<i>Aphanothece</i> sp.	186.0	11.4	8.5
27	<i>Woronichinia compacta</i>	1083.3	85.5	48.6
Август / August				
22	<i>Aphanocapsa holsatica</i>	1022.2	34.1	27.2
	<i>Microcystis aeruginosa</i>	844.4	28.2	22.5
	<i>Aphanocapsa incerta</i>	666.7	22.3	17.8
52	<i>Microcystis aeruginosa</i>	2093.0	43.6	28.7
	<i>Aphanocapsa delicatissima</i>	907.0	18.9	12.4
	<i>Microcystis</i> sp.	697.7	14.5	9.6
	<i>Aphanothece</i> sp.	627.9	13.1	8.6
51	<i>Microcystis aeruginosa</i>	3531.9	34.7	26.1
	<i>Aphanocapsa delicatissima</i>	1702.1	16.7	12.6
	<i>Aphanothece bachmanii</i>	1702.1	16.7	12.6
	<i>Microcystis pulverea</i>	1276.6	12.5	9.4
27	<i>Microcystis aeruginosa</i>	1108.7	76.6	34.0
	<i>Aphanocapsa delicatissima</i>	326.1	22.5	10.0
Октябрь / October				
22	<i>Microcystis aeruginosa</i>	2400.0	55.0	42.9
	<i>Aphanocapsa delicatissima</i>	760.0	17.4	13.6
	<i>Aphanothece</i> sp.	600.0	13.7	10.7
52	<i>Microcystis aeruginosa</i>	1920.0	37.0	21.0
	<i>Microcystis pulverea</i>	1600.0	30.9	17.5
	<i>Aphanocapsa delicatissima</i>	880.0	17.0	9.6
51	<i>Microcystis aeruginosa</i>	14000.0	45.6	38.3
	<i>Microcystis pulverea</i>	9600.0	31.3	26.3
	<i>Aphanocapsa delicatissima</i>	3840.0	12.5	10.5

Окончание табл. 4
Table 4. Continuation

1	2	3	4	5
27	<i>Microcystis aeruginosa</i>	6160.0	55.7	45.5
	<i>Microcystis pulverea</i>	1600.0	14.5	11.8
	<i>Aphanocapsa delicatissima</i>	1280.0	11.6	9.5
	<i>Microcystis</i> sp.	1120.0	10.1	8.3

Примечание. Полу жирным шрифтом выделены доминирующие виды.

Note. The dominant species are highlighted in bold.

Содержание цианобактерий в общей биомассе фитопланктона в 2020 г., как и в 2021 г., увеличивалось от весны (2.4%) к осени (5.0%), однако было более низким в конце вегетационного периода.

Доминирующие виды цианобактерий Псковского озера. Весной из представленных доминант цианобактериальных сообществ в общей численности отличались высоким содержанием такие цианобактерии, как *Woronichinia compacta* (Lemmermann) Komárek & Hindák, *Aphanocapsa delicatissima* West & G. S. West, *Snowella lacustris* (Chodat) Komárek & Hindák (на ст. 51) и *W. compacta* на Ст. 27, на долю которой приходилось 48.5% от общей численности планктонных водорослей (см. табл. 4).

Ранее отмечалось, что цианобактерии родов *Aphanocapsa* и *Woronichinia* играли наибольшую роль в планктонной альгофлоре Псковско-Чудского озера (Воякина и др., 2020).

В летний период в зависимости от станции исследования в общей численности фитопланктона на цианобактерии-доминанты приходилось 10.0 – 34.0%. Среди видов, вносящих наибольший вклад в численность летнего фитопланктона, отмечались цианобактерии из родов *Aphanocapsa*, *Aphanothece*, *Microcystis* (см. табл. 4). Известно, что представители родов *Aphanocapsa* и *Aphanothece* широко распространены в умеренной зоне и в летне-осенний период являются массовыми, встречаясь при «цветении» видов *Microcystis* (Белякова, 2004; Белякова и др., 2006).

Осенью на всех станциях исследования максимальный вклад в общую численность планктонных микроводорослей вносила цианобактерия *Microcystis aeruginosa* (Kützing) Kützing (21.0 – 45.5%), которая, помимо того, что является обычным возбудителем «цветения» воды, часто продуцирует цианотоксин микроцистин, представляя серьезную проблему для здравоохранения и окружающей среды (Белякова, 2004; Белякова и др., 2006; Tanabe et al., 2018).

В 2020 г. наблюдалась несколько иная картина среди цианобактериальных видов-доминантов. Так, доминирующая в мае 2021 г. *Woronichinia compacta* весной 2020 г. среди доминант не отмечалась, зато она количественно превалировала на всех станциях в летне-осенний период, составляя 16.3 – 47.5% от общей численности фитопланктона. Весной 2020 г., помимо представителей родов *Aphanocapsa* и *Snowella*, на Ст. 52 заметный вклад в численность планктонной альгофлоры вносила цианобактерия *Coelosphaerium kuetzingianum* Nägeli (14.5%), не встречавшаяся в 2021 г. Стоит отметить, что доминирующий во все сезоны 2021 г. вид *Microcystis aeruginosa* не вносил заметный вклад в численность цианобактерий

СТРУКТУРНЫЕ ПОКАЗАТЕЛИ И ТОКСИЧНЫЕ ВИДЫ ЦИАНОБАКТЕРИЙ

в предыдущий год. Только в августе 2020 г. на Ст. 27 среди доминант отмечался представитель рода *Microcystis* – *Microcystis pulverea* (H. C. Wood) Forti, который летом 2021 г. выступал в роли субдоминанта. В 2020 г. среди доминант во все сезоны отмечались представители рода *Aphanocapsa*, как и в 2021 г.

Токсичные виды цианобактерий Псковского озера. Для пресных водоемов в большей степени актуальны нейротоксины (сакситоксины, анатоксины) за счет высокой токсичности и гепатотоксины (микроцистины) из-за их высокой стабильности и распространенности (Чернова и др., 2017).

За период исследований в водоеме Псковского озера обнаружен 31 видовой таксон цианобактерий из 16 родов. Среди них потенциально токсичными и токсичными являются 6 родов (*Anabaena*, *Aphanizomenon*, *Lyngbya*, *Microcystis*, *Nodularia*, *Nostoc*), что составляет 38% от числа обнаруженных родов цианобактерий.

Цианобактерии из родов *Anabaena*, *Microcystis*, *Nostoc* продуцируют микроцистины (MC) – одни из самых широко распространенных цианотоксинов в пресных водоемах, характеризующихся гепатотоксичностью. Представители данных родов достаточно часто вызывают токсичное «цветение» воды в продуктивных водоемах по всему миру (Белых и др., 2013). В 2017 г. в Псковском озере содержание микроцистинов увеличилось от 0.03 мкг/л в июле до 0.22 мкг/л в августе (Воякина и др., 2020). Согласно рекомендациям ВОЗ, концентрация MC-LR в питьевой воде не должна превышать 1 мкг/л при однократном применении и 0.1 мкг/л для многократного применения. При использовании водоемов в рекреационных целях опасна численность цианобактерий 20×10^6 кл./л и концентрация MC 2 – 4 мкг/л. Для человека LD₅₀ варьирует от 0.05 до 1.2 мг/кг массы тела (эксперименты на мышах при внутрибрюшном введении) (Guidelines ..., 2003).

Среди зарегистрированных родов цианобактерий также способны выделять гепатотоксины *Anabaena* и *Aphanizomenon* (цилиндроспермозин), *Nodularia* (нодулярины).

Нейротоксины продуцируют некоторые представители родов *Anabaena*, *Aphanizomenon* и *Lyngbya* (анатоксин-α, гомоанатоксин-α, сакситоксины). В ходе недавних исследований Псковского озера нейротоксины в пробах воды обнаружены не были (Воякина и др., 2020). Это свидетельствует о том, что численность цианобактерий, вырабатывающих нейротоксины, в настоящий момент недостаточно высока для их диагностирования в водной среде (либо они вырабатываются в малом количестве).

Дерматотоксины и цитотоксины способны образовывать представители из рода *Lyngbya* (лингбиатоксин-α и аплисиатоксины).

Во все исследуемые сезоны года практически на всех станциях исследования встречаются микроорганизмы родов *Microcystis*, способные вызывать цианобактериальные «цветения» водоемов с дальнейшими негативными для живых организмов последствиями. Известно, что во время «цветения» водоемов концентрация токсинов в воде сильно увеличивается на стадии отмирания цианобактериальных популяций, лизиса клеток и выхода из них токсинов (Белых и др., 2013).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исследованы цианобактериальные сообщества Псковского озера за вегетационный период 2021 г. Флористический комплекс планктонной альгофлоры озера характеризовался как диатомово-хлорофитово-цианобактериальный. Из 196 обнаруженных видовых таксонов фитопланктона около 16% приходилось на цианобактерии. Среди доминирующих по численности цианобактерий в фитопланктонном сообществе во все сезоны наблюдений отмечались представители родов *Aphanocapsa*, *Aphanothece*, *Microcystis*. Стоит отметить, что в предыдущий год водоросли рода *Microcystis* среди доминант отмечались единожды – летом. Весной ощутимый вклад в общую численность вносила также *Woronichinia compacta*, которая в 2020 г. отмечалась среди доминант в летне-осенний период. Содержание цианобактерий в общей численности фитопланктона (по количеству клеток) увеличивалось от 38.4 в мае до 75.1% в октябре, в общей биомассе – от 2.8 до 12.7% соответственно, что соответствует вегетационной активности данной группы организмов. Полученные результаты сопоставимы с результатами прошлых лет.

Среди идентифицированных микроорганизмов потенциально токсичными и токсичными являлись 6 родов: *Anabaena*, *Aphanizomenon*, *Lyngbya*, *Microcystis*, *Nodularia*, *Nostoc*. Суммарный вклад представителей данных родов в общую численность фитопланктона был минимальным весной и составлял 4.0%, максимальным осенью – порядка 65.0%. В летний период на долю цианобактерий из выше-названных родов в общей численности микроводорослей приходилось около 40.0%. Наибольшая роль принадлежала роду *Microcystis*, в частности, водоросли *Microcystis aeruginosa* (Kützinger) Kützinger, которая вызывает «цветение» водоемов, а также является токсичной водорослью, продуцирующей микроцистин, обладающий гепатотоксичностью. Известно, что разнообразие и концентрации цианотоксинов связаны с составом доминирующих видов цианобактерий и уровнем их вегетации (Воякина и др., 2020).

Исследование Псковского озера требует постоянного мониторинга содержания цианотоксинов, особенно в осенний период, когда наблюдается максимальное по биомассе содержание цианобактерий, в том числе токсичных видов, так как неконтролируемый рост численности цианобактерий может привести к серьезным последствиям.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Белякова Р. Н. Виды родов *Aphanocapsa* и *Microcystis* (Cyanoprokaryota), вызывающие «цветение» водоемов Северо-Запада России // Новости систематики низших растений. 2004. Т. 37. С. 8 – 21.
- Белякова Р. Н., Волошко Л. Н., Гаврилова О. В., Гогорев Р. М., Макарова И. В., Око-лодков Ю. Б., Рундина Л. А. Водоросли, вызывающие «цветение» в водоемах Северо-Запада России. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2006. 368 с.
- Белых О. И., Гладких А. С., Сорокикова Е. Г., Тихонова И. В., Потанов С. А., Федорова Г. А. Микроцистин-продуцирующие цианобактерии в водоемах России, Беларуси и Украины // Химия в интересах устойчивого развития. 2013. Т. 21, № 4. С. 363 – 378.
- Волошко Л. Н., Плющ А. В., Титова Н. Н. Токсины цианобактерий (Cyanophyta) // Альгология. 2008. Т. 18, № 1. С. 3 – 21.

СТРУКТУРНЫЕ ПОКАЗАТЕЛИ И ТОКСИЧНЫЕ ВИДЫ ЦИАНОБАКТЕРИЙ

Воякина Е. Ю., Русских Я. В., Чернова Е. Н., Жаковская З. А. Токсичные цианобактерии и их метаболиты в водоёмах Северо-Запада России // Теоретическая и прикладная экология. 2020. № 1. С. 124 – 129. <https://doi.org/10.25750/1995-4301-2020-1-124-129>

Громов Б. В. Цианобактерии в биосфере // Соросовский образовательный журнал. 1996. № 9. С. 33 – 39.

Дрозденко Т. В., Антал Т. К. Оценка качества воды устья реки Великой по показателям фитопланктона // Вестник Астраханского государственного технического университета. Сер. Рыбное хозяйство. 2021. № 1. С. 51 – 60. <https://doi.org/10.24143/2073-5529-2021-1-51-60>

Кузьмин Г. В. Таблицы для вычисления биомассы водорослей. Магадан : ДВНЦ АН СССР, 1984. 47 с.

Псковско-Чудское озеро // Рыбы и озера Псковской области. Псков, 2022. URL: http://pskovfish.ru/ozero-sp/ozera_pskovsko_chydsкое.htm (дата обращения: 25.06.2022).

Садчиков А. П. Методы изучения пресноводного фитопланктона: методическое руководство. М. : Университет и школа, 2003. 157 с.

Степанова Н. Ю., Халиуллина Л. Ю., Никитин О. В., Латыпова В. З. Структура и токсичность цианобактерий в рекреационных зонах водоемов Казанского региона // Вода: химия и экология. 2012. № 11. С. 67 – 72.

Чернова Е. Н., Русских Я. В., Жаковская З. А. Токсичные метаболиты сине-зелёных водорослей и методы их определения // Вестник СПбГУ. Физика и химия. 2017. Т. 4, вып. 4. С. 440 – 473. <https://doi.org/10.21638/11701/spbu04.2017.408>

Шмидт В. М. Статистические методы в сравнительной флористике. Л. : Изд-во Ленингр. ун-та, 1980. 176 с.

Paerl H. W., Huisman J. Climate change: A catalyst for global expansion of harmful cyanobacterial blooms // Environmental Microbiology Reports. 2009. Vol. 1, iss. 1. P. 27 – 37. <https://doi.org/10.1111/j.1758-2229.2008.00004.x>

Rastogi R. P., Sinha R. P., Incharoensakdi A. The cyanotoxin-microcystins: Current overview // Reviews in Environmental Science and Bio/Technology. 2014. Vol. 13, iss. 2. P. 215 – 249. <https://doi.org/10.1007/s11157-014-9334-6>

Rastogi R. P., Madamwar D., Incharoensakdi A. Bloom dynamics of Cyanobacteria and their toxins: Environmental health impacts and mitigation strategies // Frontiers in Microbiology. 2015. Vol. 6. Article number 1254. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2015.01254>

Sivonen K. Cyanobacterial toxins and toxin production // Phycologia. 1996. Vol. 35, suppl. 6. P. 12 – 24. <https://doi.org/10.2216/i0031-8884-35-6S-12.1>

Tanabe Y., Hodoki Y., Sano T., Tada K., Watanabe M. M. Adaptation of the freshwater bloom-forming cyanobacterium microcystis aeruginosa to Brackish water is driven by recent horizontal transfer of sucrose genes // Frontiers in Microbiology. 2018. Vol. 9. Article number 1150. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2018.01150>

Guidelines for Safe Recreational Water Environments. Vol. 1: Coastal and Fresh Waters. Geneva : World Health Organization, 2003. 219 p.

Structural indicators and toxic species of cyanobacteria of Pskov Lake

T. V. Drozdenko ^{1✉}, S. M. Aleksandrova ¹, T. K. Antal ¹, E. I. Tikhomirova ²

¹ Pskov State University

2 Lenin Square, Pskov 180000, Russia

² Yuri Gagarin State Technical University of Saratov

77 Politekhnikeskaya St., Saratov 410054, Russia

Received: 16 September 2022 / revised: 27 October 2022 / accepted: 10 November 2022

Abstract. The cyanobacterial communities of Lake Pskov were studied in several seasons of 2021, and a comparison was made with the data of earlier studies. Data on the taxonomic composition and quantitative characteristics of cyanobacteria have been obtained, and some species toxic to living organisms are shown. 196 species taxa of phytoplankton in total were recorded at four permanent stations of the lake, 15.8% of which were cyanobacteria. The cyanobacterial communities were most similar in terms of the specific composition in summer and autumn. Some quantitative indicators of cyanobacteria, such as their abundance and biomass, were minimal and maximal in spring and summer–autumn, respectively. Toxic and potentially toxic species belonging to the genera *Anabaena*, *Aphanizomenon*, *Lyngbya*, *Microcystis*, *Nodularia*, and *Nostoc* were present among the detected cyanobacteria in each of the studied seasons of the year. The total contribution of representatives of these genera to the total abundance of phytoplankton varied from 4.0% in spring to 65.0% in autumn. In summer, the share of cyanobacteria from the above genera in the total number of microalgae accounted for ~40.0%. The greatest role was noted for the algae *Microcystis aeruginosa* (Kützinger) Kützinger, which causes “blooming” of reservoirs and also produces the toxin microcystin with hepatotoxicity. Any study of Lake Pskov requires constant monitoring of the content of cyanotoxins, especially in autumn, when the maximum biomass content of cyanobacteria, including toxic species, is observed, which may lead to serious consequences.

Keywords: aquatic ecosystems, phytoplankton, environmental monitoring, cyanobacterial communities, toxins, water bloom, eutrophication

Funding. The reported study was funded by Russian Science Foundation (project number 20-64-46018).

For citation: Drozdenko T. V., Aleksandrova S. M., Antal T. K., Tikhomirova E. I. Structural indicators and toxic species of cyanobacteria of Pskov Lake. *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2022, no. 4, pp. 388–399 (in Russian). <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2022-4-388-399>

REFERENCES

Belyakova R. N. Bloom forming *Aphanocapsa* and *Microcystis* species (Cyanoprokaryota) in water bodies of North-West of Russia. *Novosti sistematiki nizshikh rastenii*, 2004, vol. 37, pp. 8–21 (in Russian).

✉ Corresponding author. Laboratory of Integrated Environmental Research, Pskov State University, Russia.

ORCID and e-mail addresses: Tatiana V. Drozdenko: <https://orcid.org/0000-0002-5553-2296>, tboichuk@mail.ru; Svetlana M. Aleksandrova: <https://orcid.org/0000-0002-8524-3997>, super-kandidat@rambler.ru; Taras K. Antal: <https://orcid.org/0000-0002-9690-8034>, taras_an@mail.ru; Elena I. Tikhomirova: <https://orcid.org/0000-0001-6030-7344>, tichomirova_ei@mail.ru.

Belyakova R. N., Voloshko L. N., Gavrilova O. V., Gogorev R. M., Makarova I. V., Okolodkov Yu. B., Rundina L. A. *Bloom Forming Algae in Water Bodies of North-West of Russia*. Moscow, KMK Scientific Press, 2006. 368 p. (in Russian).

Belykh O. I., Gladkikh A. S., Sorokovikova E. G., Tikhonova I. V., Potapov S. A., Fedorova G. A. Microcystin-producing cyanobacteria in water bodies of Russia, Belarus and Ukraine. *Chemistry for Sustainable Development*, 2013, vol. 21, no. 4, pp. 363–378 (in Russian).

Voloshko L. N., Plyushch A. V., Titova N. N. Toxins of Cyanobacteria (Cyanophyta). *Algologia*, 2008, vol. 18, no. 1, pp. 3–21 (in Russian).

Voyakina E. Yu., Russkikh Ya. V., Chernova E. N., Zhakovskaya Z. A. Toxic cyanobacteria and their metabolites in water bodies of the North-West of Russia. *Theoretical and Applied Ecology*, 2020, no. 1, pp. 124–129 (in Russian). <https://doi.org/10.25750/1995-4301-2020-1-124-129>

Gromov B. V. Cyanobacteria in the biosphere. *Soros Educational Journal*, 1996, no. 9, pp. 33–39 (in Russian).

Drozdenco T. V., Antal T. K. Evaluating water quality in Velikaya River by using phytoplankton characteristics. *Vestnik of Astrakhan State Technical University. Series: Fishing Industry*, 2021, no. 1, pp. 51–60 (in Russian). <https://doi.org/10.24143/2073-5529-2021-1-51-60>

Kuzmin G. V. *Tablitsy dlia vychisleniia biomassy vodoroslei* [Tables for Calculating the Biomass of Algae]. Magadan, Dal'nevostochnyi nauchnyi tsentr AN SSSR Publ., 1984. 47 p. (in Russian).

Pskov-Peipsi Lake. In: *Ryby i ozera Pskovskoi oblasti* [Fish and Lakes of the Pskov Region]. Pskov, 2022. Available at: http://pskovfish.ru/ozero-sp/ozera_pskovsko_chydscoe.htm (accessed 25 June 2020).

Sadchikov A. P. *Metody izucheniia presnovodnogo fitoplanktona: metodicheskoe rukovodstvo* [Methods for Studying Freshwater Phytoplankton: A Methodological Guide]. Moscow, Universitet i shkola Publ., 2003. 157 p. (in Russian).

Stepanova N. Yu., Khaliullina L. Yu., Nikitin O. V., Latypova V. Z. Structure and toxicity of cyanobacteria in recreational areas of reservoirs in the Kazan region. *Water: Chemistry and Ecology*, 2012, no. 11, pp. 67–72 (in Russian).

Chernova E. N., Russkikh Ya. V., Zhakovskaya Z. A. Toxic metabolites of blue-green algae and methods for their determination. *Bulletin of St. Petersburg State University. Physics and Chemistry*, 2017, vol. 4, iss. 4, pp. 440–473 (in Russian). <https://doi.org/10.21638/11701/spbu04.2017.408>

Shmidt V. M. *Statisticheskie metody v sravnitel'noi floristike* [Statistical Methods in Comparative Floristry]. Leningrad, Izdatel'stvo Leningradskogo universiteta, 1980. 176 p. (in Russian).

Paerl H. W., Huisman J. Climate change: A catalyst for global expansion of harmful cyanobacterial blooms. *Environmental Microbiology Reports*, 2009, vol. 1, iss. 1, pp. 27–37. <https://doi.org/10.1111/j.1758-2229.2008.00004.x>

Rastogi R. P., Sinha R. P., Incharoensakdi A. The cyanotoxin-microcystins: Current overview. *Reviews in Environmental Science and Bio/Technology*, 2014, vol. 13, iss. 2, pp. 215–249. <https://doi.org/10.1007/s11157-014-9334-6>

Rastogi R. P., Madamwar D., Incharoensakdi A. Bloom dynamics of Cyanobacteria and their toxins: Environmental health impacts and mitigation strategies. *Frontiers in Microbiology*, 2015, vol. 6, article number 1254. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2015.01254>

Sivonen K. Cyanobacterial toxins and toxin production. *Phycologia*, 1996, vol. 35, suppl. 6, pp. 12–24. <https://doi.org/10.2216/i0031-8884-35-6S-12.1>

Tanabe Y., Hodoki Y., Sano T., Tada K., Watanabe M. M. Adaptation of the freshwater bloom-forming cyanobacterium microcystis aeruginosa to Brackish water is driven by recent horizontal transfer of sucrose genes. *Frontiers in Microbiology*, 2018, vol. 9, article number 1150. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2018.01150>

Guidelines for Safe Recreational Water Environments. Vol. 1: Coastal and Fresh Waters. Geneva, World Health Organization, 2003. 219 p.

Оригинальная статья

УДК 598.115.31

<https://doi.org/10.35885/1684-7318-2022-4-400-414>

ВЛИЯНИЕ ТРАНСФОРМАЦИИ ЛАНДШАФТА И ФАКТОРА БЕСПОКОЙСТВА НА РАСПРЕДЕЛЕНИЕ НОР ОБЫКНОВЕННОГО ХОМЯКА (*CRICETUS CRICETUS* L., 1758) (RODENTIA: CRICETIDAE) В УСЛОВИЯХ ПАРКОВОЙ ЗОНЫ ГОРОДА СИМФЕРОПОЛЯ

Е. А. Кацман ^{1✉}, А. С. Саян ¹, П. Л. Богомолов ¹, А. Б. Румянцев ^{1,2}

¹ Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН
Россия, 119071, г. Москва, Ленинский просп., д. 33

² Институт водных проблем РАН
Россия, 119333, г. Москва, ул. Губкина, д. 3

Поступила в редакцию 20.09.2022 г., после доработки 22.10.2022 г., принята 22.10.2022 г.

Аннотация. На основе анализа многолетних (2015 – 2021 гг.) наблюдений, проводившихся на учетной площадке в парке им. Ю. А. Гагарина (г. Симферополь, Крым) выявлены закономерности пространственного распределения нор обыкновенного хомяка (*Cricetus cricetus* L., 1758) в зависимости от состояния древесного и кустарникового яруса, а также факторов беспокойства. Показано, что ведущим фактором, влияющим на пространственное распределение нор, является расположение деревьев, а на общее число нор – проективное покрытие кустарниками, данные факторы были выделены в результате кластерного анализа для пространственно-географической постановки задачи и анализа кросс-корреляций. Предполагается, что использование пространственного моделирования дает возможность выявлять факторы среды, включая растительные сообщества, влияющие на выбор и эксплуатацию животными микроместообитаний, а также находить подходы к анализу реализации поведенческих паттернов при освоении и эксплуатации участка обитания.

Ключевые слова: обыкновенный хомяк, древесно-кустарниковая растительность, норостроение, пространственная модель местообитания

Финансирование. Работа выполнена в рамках темы государственного задания Института проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН по теме «Экология и биоразнообразие водных сообществ» (№ АААА-А18-118042490059-5, 0089-2021-0006).

Для цитирования. Кацман Е. А., Саян А. С., Богомолов П. Л., Румянцев А. Б. Влияние трансформации ландшафта и фактора беспокойства на распределение нор обыкновенного хомяка (*Cricetus cricetus* L., 1758) (Rodentia: Cricetidae) в условиях парковой зоны города Симферополя // Поволжский экологический журнал. 2022. № 4. С. 400 – 414. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2022-4-400-414>

✉ Для корреспонденции. Лаборатория экологии водных сообществ и инвазий Института проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН.

ORCID и e-mail адрес: Кацман Елена Александровна: <https://orcid.org/0000-0003-2899-2454>, elenkz05@gmail.com; Саян Александра Сергеевна: ssgss70@gmail.com; Богомолов Павел Леонидович: <https://orcid.org/0000-0001-8574-8795>, bogomolov.pl@gmail.com; Румянцев Алексей Борисович: <https://orcid.org/0000-0001-9426-5410>, hexotron@gmail.com.

ВВЕДЕНИЕ

Проблема существования видов-синурбистов в городской среде отмечалась многими авторами. Исследованы особенности структуры городских популяций и изменения поведенческих и физиологических параметров, например, циркадных ритмов, циклов размножения, зараженности паразитами и т.д. (Карасева и др., 1999; Тихонова и др., 2012; Карманова и др., 2021; Карманова, Горелышева, 2022; Luniak, 2004; Francis, Chadwick, 2012 и др.). Высокая степень антропогенной трансформации обуславливает изменения в популяционных характеристиках видов-синурбистов, в их поведении, кормовой и средообразующей деятельности. Характерно, что эти изменения происходят значительно быстрее, чем в более устойчивой природной ненарушенной среде.

В связи с постоянным преобразованием человеком городских ландшафтов возникают изменения, прежде всего, в структуре древесно-кустарниковой растительности, в то время как именно этот элемент городской среды плотно связан с жизнедеятельностью животных, особенно грызунов и насекомых, заселяющих разнообразные городские местообитания (Жигарев, 2005). Подобные изменения могут затрагивать как синантропные виды, такие как серая и черная крысы и домовая мышь, наиболее плотно взаимодействующие с человеком и являющиеся единственными представителями грызунов в местах плотной городской застройки, так и гемисинантропов, таких как обыкновенная и восточноевропейские полевки, полевая, лесная и малая лесная мыши, различные виды землероек, которые заселяют газоны, бульвары, скверы, парки, лесопарки, городские сады полосы отчуждения транспортных артерий и берега водоемов. Деградация древесно-кустарниковой растительности затрагивает эти виды гемисинантропных мелких млекопитающих, заставляет их менять свою кормодобывающую и норостроительную деятельность. К этой группе гемисинантропов относится и обыкновенный хомяк (*Cricetus cricetus* L., 1758) – вид, ставший объектом настоящего исследования (Карманова и др., 2021; Feoktistova et al., 2013; Surov et al., 2016).

Для выявления закономерностей формирования новых экологических ниш в городской среде необходимо применение определенного математического аппарата, который позволит объективно описать структуру городского ландшафта и привязать к нему параметры, обеспечивающие жизнедеятельность животных, включая кормовую базу и возможность устройства убежищ. Методы кластерного анализа в комплексе со статистическими методами кросс-корреляционного анализа до сих пор не применялись при исследовании пространственного распределения нор грызунов, включая *C. cricetus*, несмотря на то, что в других экологических исследованиях они применяются достаточно часто. Разработка подходов к унифицированному описанию городской среды и моделированию происходящих процессов позволит оптимизировать городское зеленое строительство, а также обеспечить мониторинг и контроль численности видов, потенциально опасных для населения города.

Целью данной работы было создание геоинформационной модели, позволяющей проанализировать особенности распределения нор обыкновенного хомяка в условиях городского парка.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

На учетной площадке, расположенной в центральной части города Симферополя в парке им. Юрия Гагарина (44.97° с.ш., 34.10° в.д.), исследовали различные формы жизнедеятельности обыкновенного хомяка (Surov et al., 2019). Одним из центральных аспектов исследования был анализ распределения и количества нор, что косвенно отражает численность популяции и особенности использования пространства. Площадка была заложена в 2015 г. на площади 3.5 га. В 2016 – 2017 гг. на ней был проведен учет всех деревьев и кустарников с их таксономической идентификацией. Для этого с помощью лазерного дальномера была произведена подеревная съемка, в результате которой местоположение каждого дерева было нанесено на крупномасштабный план, который был разбит на пространственную сетку размером 10×10 м. На деревья были нанесены идентифицирующие метки, отражающие их местоположение внутри ячейки сетки.

Древесно-кустарниковая растительность площадки включает элементы регулярно посаженных 50 – 60 лет назад аллей и участки с бессистемно расположенными растениями (Katzman et al., 2018). За 6-летний период исследований территория парка претерпела значительные изменения в результате проводимой рекультивации и строительства дополнительных объектов садово-парковой инфраструктуры. На момент начала наблюдений на площадке насчитывалось около 500 стволов деревьев со средней плотностью около 3 стволов на 100 м². Фоновое проективное покрытие кустарников составляло около 30%, но на отдельных участках оно достигало 70%. Наибольшее число нор было приурочено к участкам с высокой плотностью зарастания кустарниками и составляло 5 – 7 нор на 100 м².

В процессе проводимой в парке рекультивации, пик которой пришелся на конец 2020 г., кустарниковый ярус на основной части учетной площадки был полностью уничтожен, осталось несколько небольших участков с проективным покрытием около 30%. Значительные изменения коснулись зон расположения основной массы нор хомяка. В 2015 – 2017 гг. площадка была покрыта достаточно слитным кустарниковым покровом, а к 2021 г. произошла почти полная вырубка этого яруса. Древесный ярус не подвергался столь значительным изменениям, продолжали вырубаться больные и аварийные деревья, а посадка новых экземпляров не проводилась, поэтому древесный ярус утратил около 10% стволов наиболее массовых для этого участка парка видов деревьев. Корневые системы деревьев при этом не выкорчевывались, поэтому при проведении расчетов учитывались в том числе срубленные деревья, поскольку именно корневая система оказывает решающее значение на норостроение. В изучаемый период, параллельно с проводимой рекультивацией, наблюдалось уменьшение общего числа нор. К завершению рекультивации в 2021 г. их число снизилось приблизительно на 30%. Для установления структурно-пространственных связей между объектами древесно-кустарникового яруса и норами была проведена кластеризация пространственных объектов, которая показала, что пространственное расположение нор обыкновенного хомяка, несмотря на изменения, которые претерпела древесно-кустарниковая растительность, в целом осталось относительно неизменным.

Сбор материала для данного исследования проводили в парке им. Ю. А. Гагарина в 2018 (март, июнь, октябрь), 2019 (январь, май, август) и 2021 (сентябрь) гг. Были получены первичные данные о расположении и статусе нор *S. cricetus* в данном городском парке, составлены карты расположения нор, на картографической основе, представляющей крупно-масштабный план, с нанесенными границами парка, произрастающей там древесной и кустарниковой растительностью, искусственными объектами, находящимися в парке (аллеи, скамейки, здания и сооружения). Первичная обработка данных проводилась в ПО QGIS (<https://github.com/qgis>). Данные о проективном покрытии кустарникового яруса собирались трижды – в марте 2018 г., в мае 2019 г., в сентябре 2021 г.

Создание геоинформационной модели. Основной задачей моделирования была кластеризация точек в слоях, представлявших норные элементы. Модель при кластеризации учитывала статус нор (старая или новая) и расположение нор относительно друг друга (рис. 1).

Алгоритм модели был следующим: во входящем слое с данными о норных элементах выполнялся поиск минимального расстояния между элементами, затем слой кластеризовался методом DBSCAN (Sander et al., 1998), причем в качестве расстояния кластеризации принималось минимальное расстояние, умноженное на 1.5, а минимальным желаемым размером кластера принималось значение 3. Далее, исходя из классификации, присвоенной методом DBSCAN, производилось построение площадных элементов выпуклых многоугольников, отображающих площади, занимаемые на местности кластерами норных элементов.

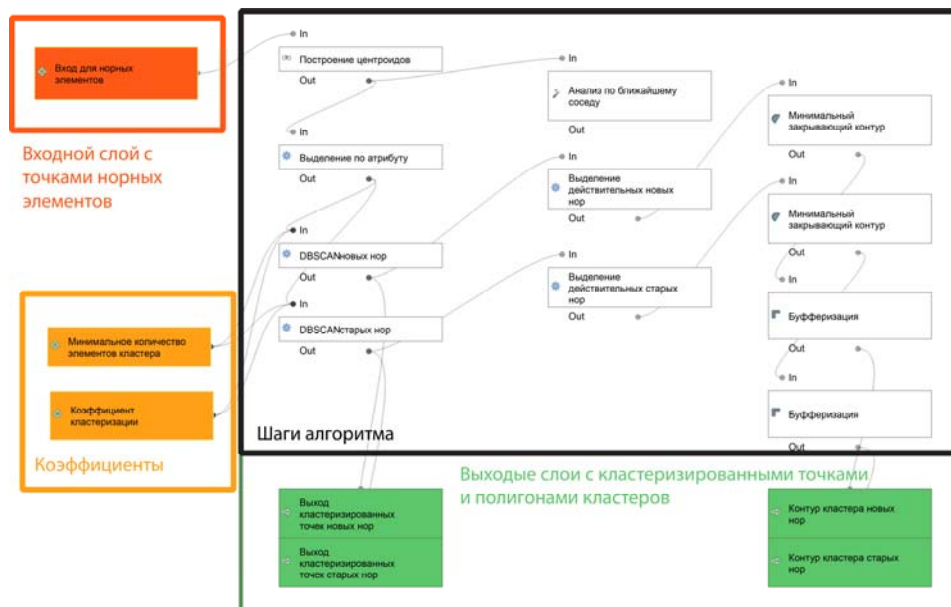


Рис. 1. Графическое изображение модели кластеризации (граф модели)
Fig. 1. Graphical representation of the clustering model (model graph)

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В результате графической пространственной обработки были созданы следующие карты с кластеризацией норных элементов (рис. 2).

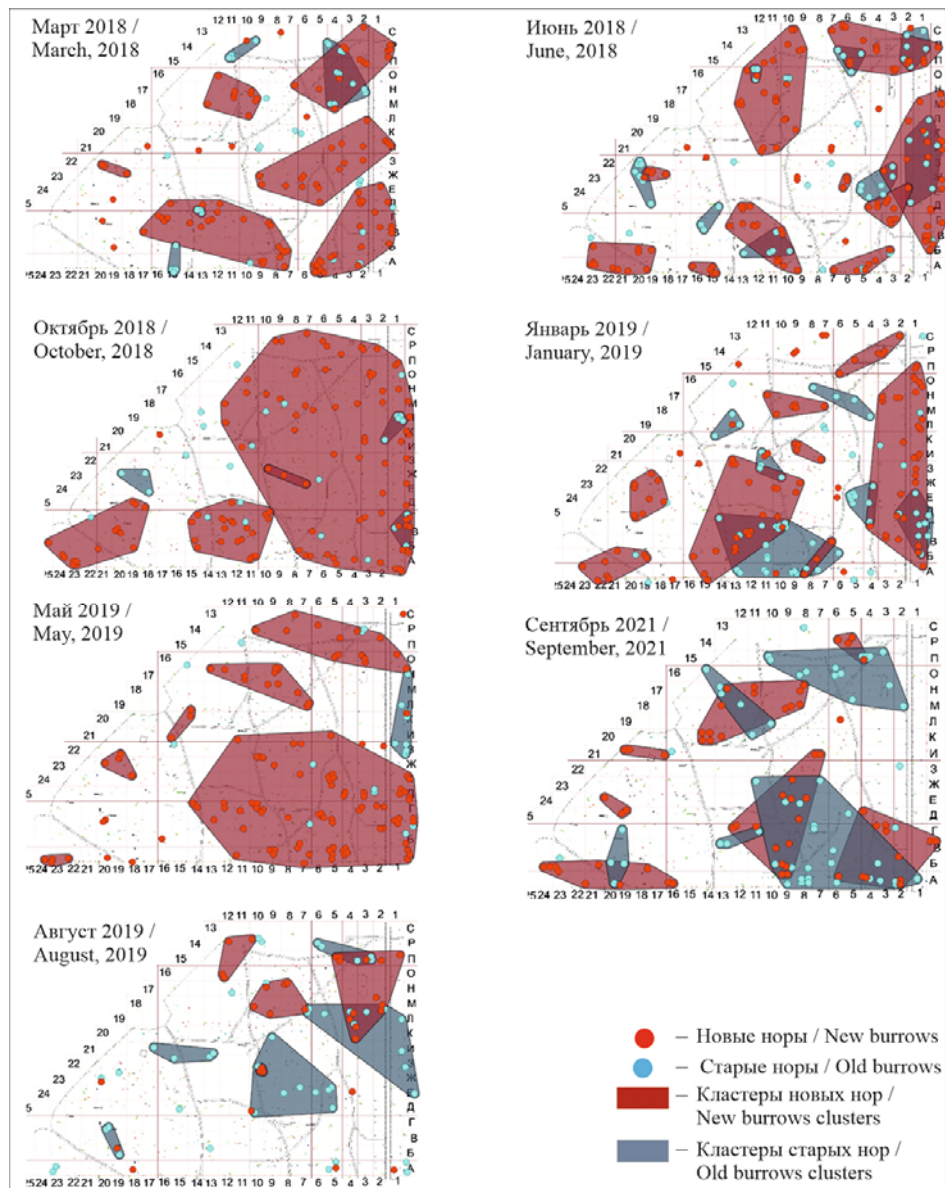


Рис. 2. Кластеры новых и старых нор
Fig. 2. Clusters of old and new burrows

ВЛИЯНИЕ ТРАНСФОРМАЦИИ ЛАНДШАФТА И ФАКТОРА БЕСПОКОЙСТВА

Далее был выполнен подсчет общего количества нор, в том числе новых и старых нор, количества нор в кластерах, количества деревьев в кластерах новых и старых нор. После чего стандартными методами расчета площадей в QGIS были выполнены расчеты площадей кластеров новых и старых нор, рассчитаны плотности распределения деревьев в кластерах в целом, в кластерах старых и новых нор. В результате была получена следующая таблица (табл. 1).

Таблица 1 а. Количество нор и деревьев в кластерах старых и новых нор

Table 1 a. Number of burrows and trees in the clusters of old and new burrows

Год / Year	Месяц / Month	Общее количество, шт. / Total, pcs.				Количество, шт. / Quantity, pcs.	
		Деревьев / Trees	Нор / Burrows	Новых нор / New burrows	Старых нор / Old burrows	Новых нор в кластерах / New burrows in clusters	Старых нор в кластерах / Old burrows in clusters
2018	Март / March	491	140	105	35	96	22
2018	Июнь / June	491	189	135	54	126	42
2018	Октябрь / October	491	140	113	27	112	11
2019	Январь / January	491	168	106	62	91	49
2019	Май / May	491	140	122	18	113	7
2019	Август / August	491	81	33	48	26	34
2021	Сентябрь / September	491	119	63	56	62	52

Таблица 1 б. Количество нор и деревьев в кластерах старых и новых нор

Table 1 б. Number of burrows and trees in the clusters of old and new burrows

Год / Year	Месяц / Month	Площадь, м ² / Area, m ²			Плотность, нор / 100 м ² / Areal density, pcs. / 100 m ²		
		Кластеров новых нор / New burrows clusters	Кластеров старых нор / Old burrows clusters	Всех кластеров (объединение) / All clusters (union)	Нор во всех кластерах / Burrows in all clusters	Новых нор / New burrows	Старых нор / Old burrows
2018	Март / March	58.70	4.56	61.15	2.29	1.79	7.68
2018	Июнь / June	52.83	10.89	55.20	3.42	2.56	4.96
2018	Октябрь / October	124.19	1.66	125.35	1.12	0.91	16.22
2019	Январь / January	51.61	19.74	71.85	2.34	2.05	3.14
2019	Май / May	79.44	1.38	81.00	1.73	1.54	13.02
2019	Август / August	13.09	24.18	31.55	2.57	2.52	1.99
2021	Сентябрь / September	35.08	41.48	52.23	2.28	1.80	1.35

Таблица 1 в. Количество нор и деревьев в кластерах старых и новых нор
Table 1 c. Number of burrows and trees in the clusters of old and new burrows

Год	Месяц / Month	Количество деревьев, шт. / Number of trees, pcs.			Плотность деревьев, шт. / 100 м ² / Trees areal density, pcs. / 100 m ²		
		В кластерах / In clusters	В кластерах новых нор / In new burrows clusters	В кластерах старых нор / In old burrows clusters	В кластерах / In clusters	В кластерах новых нор / In new burrows cluster	В кластерах старых нор / In old burrows clusters
2018	Март / March	193	183	18	3.16	3.12	3.95
2018	Июнь / June	170	161	46	3.08	3.05	4.22
2018	Октябрь / October	328	331	13	2.62	2.67	7.81
2019	Январь / January	195	145	77	2.71	2.81	3.90
2019	Май / May	233	225	6	2.88	2.83	4.34
2019	Август / August	116	46	74	3.68	3.51	3.06
2021	Сентябрь / September	165	139	140	3.16	3.96	3.38

Данные, представленные в табл. 1, далее были подвергнуты статистической обработке с целью проверки кросс-корреляции между рядом параметров (Bracewell, 1965). Так как в результате сбора данных были получены относительно короткие временные последовательности параметров, то для поиска корреляций в таких последовательностях метод кросс-корреляционных матриц являлся наиболее адекватным. Коэффициент корреляции Пирсона (r -Пирсона) применяется для исследования взаимосвязи двух переменных, измеренных в метрических шкалах на одной и той же выборке. Он позволяет определить, насколько пропорциональна изменчивость двух переменных. Статистическая значимость парных коэффициентов корреляции проверялась по t -критерию Стьюдента. Значимыми принимались корреляции на уровне 0.01. В результате была получена следующая кросс-корреляционная матрица (табл. 2).

Табл. 2. Кросс-корреляционная матрица
Table 2. Cross-correlational matrix

Показатель / Indicator		Кол-во деревь- ев в кластерах новых нор / Number of trees in the clusters of new burrows	Кол-во деревь- ев в кластерах старых нор / Number of trees in the clusters of old burrows	Плотность деревьев в кластерах новых нор / Areal density of trees in the clusters of new burrows	Плотность деревьев в кластерах ста- рых нор / Areal density of trees in the clusters of old burrows
1		2	3	4	5
Кол-во деревьев в кластерах старых нор / Number of trees in the clusters of old burrows	r p	<u>-0.612</u> 0.144			
Общая плотность деревьев в кластерах / Total density of trees in clusters	r p	<u>-0.812</u> 0.026	0.358 0.431		
Плотность деревьев в кластерах новых нор / Areal density of trees in the clusters of new burrows	r p	<u>-0.651</u> 0.113	0.813 0.026		
Плотность деревьев в кластерах старых нор / Areal density of trees in the clusters of old burrows	r p	0.908 0.005	<u>-0.543</u> 0.207	<u>-0.636</u> 0.125	

Окончание табл. 2
Table 2. Continuation

1	2	3	4	5	6
Площадь кластеров новых нор / Area of clusters of new burrows	<i>r</i>	0.989	-0.668	-0.736	0.935
	<i>p</i>	0.000	0.101	0.060	0.002
Площадь кластеров старых нор / Area of clusters of old burrows	<i>r</i>	-0.656	0.992	0.862	-0.582
	<i>p</i>	0.109	0.000	0.013	0.171
Общая площадь кластеров (объединение) / Total cluster area (union)	<i>r</i>	0.957	-0.545	-0.711	0.938
	<i>p</i>	0.001	0.206	0.073	0.002
Общая плотность нор во всех кластерах / Total areal density of burrows in all clusters	<i>r</i>	-0.705	0.350	0.360	-0.675
	<i>p</i>	0.077	0.441	0.428	0.096
Плотность новых нор / Areal density of new burrows	<i>r</i>	-0.876	0.388	0.394	-0.778
	<i>p</i>	0.010	0.389	0.382	0.040
Плотность старых нор / Areal density of old burrows	<i>r</i>	0.909	-0.821	-0.718	0.837
	<i>p</i>	0.005	0.023	0.069	0.019

Примечание. *r* – коэффициент корреляции Пирсона, *p* – статистическая значимость; полужирным шрифтом выделены максимальные положительные корреляции, курсивом – отрицательные корреляции.

Note. *r* – Pearson's correlation coefficient, *p* is statistical significance; maximum positive correlations are highlighted in bold, negative correlations are shown in italics.

Также была выполнена классификация нор согласно картам покрытия кустарниками рассматриваемой области. В результате был выполнен расчёт таких параметров, как количество старых и новых нор по соответствующим уровням покрытия, плотность норных элементов в соответствующих уровнях покрытия (рис. 3, табл. 3).

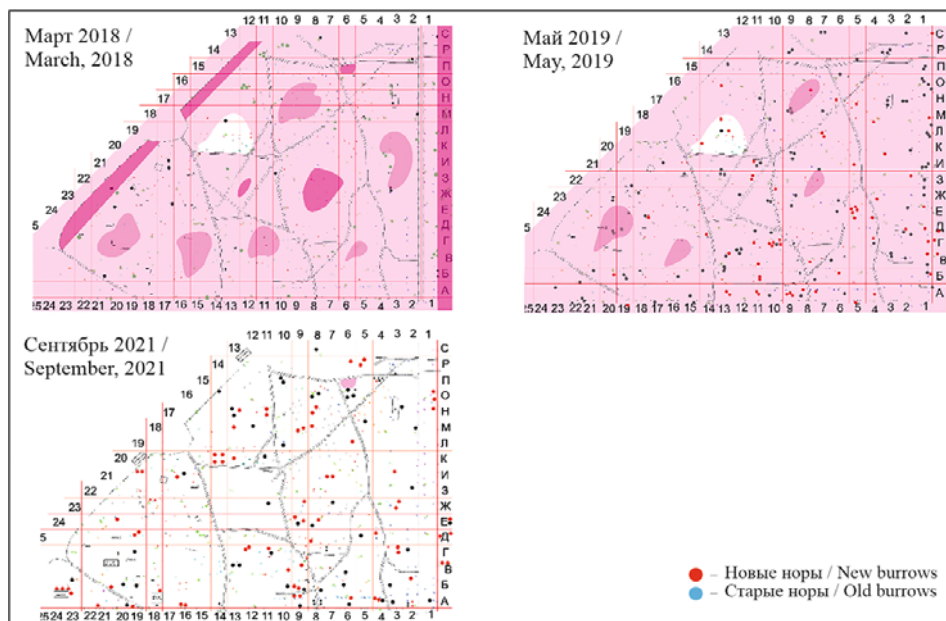


Рис. 3 Проективное покрытие кустарникового яруса

Fig. 3 Projective covering of the shrub tier

Таблица 3 а. Количество нор на участках с различной степенью проективного покрытия кустарников

Table 3 a. Number of burrows in areas with varying degrees of the projective coverage of shrubs

Год / Year	Месяц / Month	Количество, шт. / Quantity, pcs.							
		Старых нор в 0% покрытии / Old burrows in 0% coverage	Новых нор в 0% покрытии / New burrows in 0% coverage	Старых нор в 25% покрытии / Old burrows in 25% coverage	Новых нор в 25% покрытии / Old burrows in 25% coverage	Старых нор в 50% покрытии / Old burrows in 50% coverage	Новых нор в 50% покрытии / New burrows in 50% coverage	Старых нор в 75% покрытии / New burrows in 75% coverage	Новых нор в 75% покрытии / New burrows in 75% coverage
2018	Март / March	0	1	33	79	1	12	1	13
2019	Май / May	0	2	18	114	0	6	0	0
2021	Сентябрь / September	60	50	3	6	0	0	0	0

Таблица 3 б. Количество нор на участках с различной степенью проективного покрытия кустарников

Table 3 b. Number of burrows in areas with varying degrees of the projective coverage of shrubs

Год / Year	Месяц / Month	Плотность, нор / 100 м ² / Density, burrow / 100 m ²					
		Старых нор в 25% покрытии / Old burrows in 25% coverage	Новых нор в 25% покрытии / New burrows in 25% coverage	Старых нор в 50% покрытии / Old burrows in 50% coverage	Новых нор в 50% покрытии / New burrows in 50% coverage	Старых нор в 75% покрытии / Old burrows in 75% coverage	Новых нор в 75% покрытии / New burrows in 75% coverage
2018	Март / March	0.06	0.27	0.13	0.45	0.09	0.45
2019	Май / May	0.16	0.33	0.19	0.46	0.19	0.51
2021	Сентябрь / September	0.08	0.28	0	0	0	0

Были выполнены расчеты средних минимальных 25% расстояний от старых и новых норных элементов до деревьев и искусственных объектов (Programming and Data Management for SPSS 16.0, 2007). Эти расстояния приблизительно характеризуют влияние беспокоящих факторов на распределение норных элементов. В результате получена следующая таблица (табл. 4).

Данные, представленные в таблицах, были подвергнуты статистической обработке, в процессе которой была поставлена задача проверить данные на кросс-корреляции между рядом параметров. В результате были получены следующие кросс-корреляционные матрицы (табл. 5).

ВЛИЯНИЕ ТРАНСФОРМАЦИИ ЛАНДШАФТА И ФАКТОРА БЕСПОКОЙСТВА

Таблица 4. Средние и минимальные расстояние норных элементов от деревьев и искусственных объектов

Table 4. Average and minimum distance of burrowing elements from trees and man-made objects

Год / Year	Месяц / Month	Средние минимальные 25% расстояний, м / Average minimum 25% of distances, m			
		От дорожек и объектов до старых нор / From paths and objects to old burrows	От дорожек и объектов до новых нор / From paths and objects to new burrows	От деревьев до старых нор / From trees to old burrows	От деревьев до новых нор / From trees to new burrows
2018	Март / March	726.00	1135.00	44.87	250.73
2018	Июнь / June	794.34	1104.51	170.76	269.57
2018	Октябрь / October	730.37	822.40	141.39	208.18
2019	Январь / January	578.69	1125.65	243.04	76.43
2019	Май / May	682.20	985.22	278.10	176.88
2019	Август / August	741.43	1331.56	145.99	286.30
2021	Сентябрь / September	638.67	823.47	146.81	195.09

Таблица 5. Кросс-корреляционная матрица средних и минимальных расстояний норных элементов

Table 5. Cross-correlation matrix of the mean and minimum distances of burrowing elements

Показатель / Indicator		Плотность старых нор в 25% покрытии / Density of old burrows in 25% coverage	Плотность новых нор в 25% покрытии / Density of new burrows in 25% coverage	Плотность старых нор в 50% покрытии / Density of old burrows in 50% coverage	Плотность новых нор в 50% покрытии / Density of new burrows in 50% coverage	Плотность старых нор в 75% покрытии / Density of old burrows in 75% coverage	Плотность новых нор в 75% покрытии / Density of new burrows in 75% coverage
Средние минимальные 25% расстояний от дорожек и объектов до старых нор / Average minimum 25% distances from paths and objects to old burrows	r p	-0.940 0.222	-0.864 0.336	-0.914 0.266	-0.808 0.401	-0.914 0.266	-0.985 0.112
Средние минимальные 25% расстояний от дорожек и объектов до новых нор / Average minimum 25% distances from paths and objects to new burrows	r p	0.216 0.862	0.386 0.747	-0.522 0.651	0.478 0.683	-0.522 0.651	-0.302 0.805
Средние минимальные 25% расстояний от деревьев до старых нор / Average minimum 25% distances from trees to old burrows	r p	0.967 0.165	0.905 0.279	0.874 0.323	0.858 0.344	0.874 0.323	0.965 0.168
Средние минимальные 25% расстояний от деревьев до новых нор / Average minimum 25% distances from trees to new burrows	r p	-0.999* 0.023	-0.977 0.138	-0.746 0.464	-0.950 0.202	-0.746 0.464	-0.884 0.310

Примечание. r – коэффициент корреляции Пирсона, p – статистическая значимость.

Note. r – Pearson's correlation coefficient, p is statistical significance.

По данным кросс-корреляционных матриц можно отметить следующие закономерности.

1. Количество деревьев в кластерах новых нор зависит от общей плотности деревьев во всех кластерах. Это может свидетельствовать о том, что если обыкновенные хомяки поселяются поблизости друг от друга (то есть образуют кластер из норных элементов), то они обычно привязаны к отдельным деревьям. Факты взаимосвязи расположения агрегаций нор обыкновенного хомяка с расположением стволов деревьев в пространстве отмечались при исследовании существования вида в урбоценозах Западной Европы (Flamand et al., 2019) и в нашей предыдущей работе, в которой данная закономерность была установлена другими методами (Katzman et al., 2018). Предполагалось, что корневые системы деревьев обеспечивают конструктивную устойчивость систем нор. Количество деревьев в кластерах новых нор прямо зависит от плотности старых нор в кластерах, и обратно – от плотности новых нор в кластерах. Это может свидетельствовать о том, что если обыкновенные хомяки поселяются поблизости друг от друга (то есть образуют кластер из норных элементов), то они обычно привязаны к отдельным деревьям и плотности их расположения.

2. Плотность деревьев в кластерах новых нор соотносится с плотностью деревьев в кластерах старых нор. Таким образом, при переходе в новую локацию сохраняется относительное постоянство количества образующих ее пространственных объектов (в данном случае стволов деревьев). Создаваемая в течение многих лет пространственная структура нор существует достаточно устойчиво. Даже при увеличении факторов беспокойства, вызванного уменьшением количества укрытий, которые обеспечиваются плотным кустарниковым ярусом, основные локусы расположения нор и их плотность сохраняются. В свою очередь это, возможно, связано с удобством использования давно сложившейся системы нор и переходов между ними. Этот факт подтверждается наблюдениями за постоянно существующими норами, которые эксплуатируются многими поколениями животных, периодически обновляясь.

3. Наибольшая плотность отмечается у новых нор, при 50 и 75% покрытии кустарникового яруса. Это подтверждает гипотезу, согласно которой *Cricetus cricetus* предпочитают селиться в тех местах, где проективное покрытие кустарника наиболее плотное и создает надёжное укрытие, обеспечивая безопасность при выходе на поверхность как взрослых, так и молодых зверьков. Также, согласно таблице расстояний до деревьев и искусственных сооружений, подтверждается гипотеза о том, что *Cricetus cricetus* стремится создавать новые норы дальше от раздражающих факторов, таких как дорожки, малые архитектурные формы, летние кафе и павильоны, где в дневное время проходит большой поток посетителей, тревожащих животных.

4. Большее количество новых нор регистрировалось в позднелетний и осенний период, что коррелирует с характерной для вида подготовкой нор к зимней спячки (Katzman et al., 2018).

5. По мере усиления рекультивационных мероприятий – вырубки кустарников и выкоса травянистого яруса – наблюдалось сокращение площадей кластеров норных элементов и уменьшение количества нор в них, что косвенно свидетельствует о сокращении численности популяции обыкновенного хомяка в исследованной локации под влиянием антропогенного пресса.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенные исследования и пространственно-статистический анализ подтверждают существование в изученной локации устойчивой пространственной группировки обыкновенного хомяка, которая достоверно связана с расположением и плотностью стволов деревьев, в отличие от открытых участков площадки, на которых плотность нор существенно ниже. Наблюдается преемственность в расположении кластеров старых и новых нор, что предполагает их использование в течение многих лет. Отмечается отрицательная зависимость числа нор от интенсивности рекреационных мероприятий (вырубки, выкоса). Чем выше нагрузка – тем меньше площадь, занимаемая норами хомяков. Использование методов компьютерной обработки пространственных данных и их анализа позволило выявить связи в параметрах пространственного расположения элементов экосистемы в изученной локации, при этом методика позволяет выявить дополнительные корреляции между параметрами, при наличии массива данных большего объема.

Авторы приносят благодарность Зайцевой Елене Александровне, зоологу Центра гигиены и эпидемиологии в Республике Крым и городе федерального значения Севастополе, за предоставленные данные натурных наблюдений.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Жигарев И. А. Организация и устойчивость рекреационных сообществ на примере мелких млекопитающих : дис. ... д-ра биол. наук. М., 2005. 444 с.
- Карасева Е. В., Телицына А. Ю., Самойлов Б. Л. Млекопитающие Москвы в прошлом и настоящем. М. : Наука, 1999. 245 с.
- Карманова Т. Н., Горельщикова Д. И. Гельминтофауна мышевидных грызунов на территории г. Москвы // Поволжский экологический журнал. 2022. № 2. С. 135 – 149. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2022-2-135-149>
- Карманова Т. Н., Феоктистова Н. Ю., Фетисова Е.-Е. А., Мосалов А. А., Суров А. В. Экология города: ретроспектива и перспективы изучения // Журнал общей биологии. 2021. Т. 82, № 3. С. 163 – 174. <https://doi.org/10.31857/S0044459621030039>
- Тихонова Г. Н., Тихонов И. А., Суров А. В., Богомолов П. Л., Котенкова Е. В. Экологические аспекты формирования фауны мелких млекопитающих урбанистических территорий Средней полосы России. М. : Т-во науч. изд. КМК. 2012. 372 с.
- Bracewell R. Pentagram Notation for Cross Correlation // The Fourier Transform and Its Applications. New York : McGraw-Hill, 1965. P. 46 – 243.
- Feoktistova N. Y., Surov A. V., Tovpinetz N. N., Kropotkina M. V., Bogomolov P. L., Siutz C., Haberl W., Hoffmann I. E. The common hamster as a synurbist : A history of settlement in European cities // Zoologica Poloniae. 2013. Vol. 58, iss. 3 – 4. P. 116 – 129.
- Flamand A., Rebout N., Bordes C., Guinnefollau L., Bergès M., Ajak F., Siutz C., Millesi E., Weber C., Petit O. Hamsters in the city: A study on the behaviour of a population of common hamsters (*Cricetus cricetus*) in urban environment // PLoS ONE. 2019. Vol. 14, iss. 11. Article number e0225347. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0225347>
- Francis R. A., Chadwick M. A. What makes a species synurbic? // Applied Geography. 2012. Vol. 32, iss. 2. P. 514 – 521. <https://doi.org/10.1016/j.apgeog.2011.06.013>
- Luniak M. Synurbization – adaptation of animal wildlife to urban development // Proceedings 4th International Urban Wildlife Symposium. Tucson : University of Arizona, 2004. P. 50 – 55.
- Katzman E. A., Zaytseva E. A., Feoktistova N. Yu., Tovpinetz N. N., Bogomolov P. L., Potashnikova E. V., Surov A. V. Seasonal changes in burrowing of the Common hamster (*Cricetus*

cricetus L., 1758) (Rodentia: Cricetidae) in the city // Povolzhskiy Journal of Ecology. 2018. № 3. P. 251 – 258.

Programming and Data Management for SPSS 16.0: A Guide for SPSS and SAS Users. Chicago : SPSS Inc., 2007. 552 p.

Sander J., Ester M., Kriegel H.-P., Xu X. Density-based clustering in spatial databases: The algorithm GDBSCAN and its applications // Data Mining and Knowledge Discovery. 1998. Vol. 2, iss. 2. P. 169 – 194. <https://doi.org/10.1023/A:1009745219419>

Surov A., Banaszek A., Bogomolov P., Feoktistova N., Monecke S. Dramatic global decrease in the range and reproduction rate of the European hamster *Cricetus cricetus* // Endangered Species Research. 2016. Vol. 31. P. 119 – 145.

Surov A. V., Zaytseva E. A., Kuptsov A. V., Katzman E. A., Bogomolov P. L., Sayan A. S., Potashnikova E. V., Kuznetsova E. V., Tsellarius A. Y., Feoktistova N. Y., Tovpinetz N. N. Circle of life: The Common hamster (*Cricetus cricetus*) adaptations to the urban environment // Integrative Zoology. 2019. Vol. 14, iss. 4. P. 383 – 395. <https://doi.org/10.1111/1749-4877.12394>

Influence of landscape transformation and anxiety factor on the distribution of burrows of the Common hamster (*Cricetus cricetus* L., 1758) (Rodentia: Cricetidae) in the conditions of the park zone of the city of Simferopol

E. A. Katzman ^{1✉}, A. S. Sayan ¹, P. L. Bogomolov ¹, A. B. Roumyantzev ^{1,2}

¹ A. N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the Russian Academy of Sciences
33 Leninsky Prosp., Moscow 119071, Russia

² Water Problems Institute of the Russian Academy of Sciences
3 Gubkina St., Moscow 119333, Russia

Received: 20 September 2022 / revised: 22 October 2022 / accepted: 22 October 2022

Abstract. Based on our analysis of long-term (2015–2021) observations carried out at a registration spot in the park named after Yu. A. Gagarin (Simferopol, Crimea), patterns were revealed in the spatial distribution of burrows of the Common hamster (*Cricetus cricetus* L., 1758) depending on the state of the tree and shrub layer, as well as disturbance factors. It is shown that the leading factor influencing the spatial distribution of burrows is the location of trees, and the total number of burrows is mainly affected by the projective covering by shrubs; these factors were revealed as a result of cluster analysis for the spatial-geographical formulation of the problem and cross-correlation analysis. It is assumed that the use of spatial modeling makes it possible to identify environmental factors, including plant communities, influencing the choice and exploitation of microhabitats by animals, as well as to find approaches to the analysis of the implementation of behavioral patterns during the development and exploitation of a habitat.

Keywords: *Cricetus cricetus*, tree and shrub vegetation, burrowing, spatial model of habitat

Funding. The study was conducted in framework of the state assignment of the A. N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the Russian Academy of Sciences on themes “Ecology and Biodiversity of Aquatic Communities” (No. AAAA-A18-118042490059-5, 0089-2021-0006).

For citation: Katzman E. A., Sayan A. S., Bogomolov P. L., Roumyantzev A. B. Influence of landscape transformation and anxiety factor on the distribution of burrows of the Common hamster (*Cricetus cricetus* L., 1758) (Rodentia: Cricetidae) in the conditions of the park zone of the city of Simferopol. *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2022, no. 4, pp. 400–414 (in Russian). <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2022-4-400-414>

REFERENCES

- Zhigarev I. A. *Organization and Sustainability of Recreational Communities on the Example of Small Mammals*. Diss. Dr. Sci. (Biol.). Moscow, 2005. 444 p. (in Russian).
- Karaseva E. V., Telitsina A. Y., Samoilov B. L. *Mlekopitayushchie Moskvy v proshlom i nastoyaschem* [Mammals of Moscow in the Past and Present]. Moscow, Nauka Publ., 1999. 245 p. (in Russian).

✉ *Corresponding author.* Laboratory of Ecology of Aquatic Communities and Invasions, A. N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the Russian Academy of Sciences, Russia.

ORCID and e-mail address: Elena A. Katzman: <https://orcid.org/0000-0003-2899-2454>, elenkz05@gmail.com; Alexandra S. Sayan: ssgss70@gmail.com; Pavel L. Bogomolov: <https://orcid.org/0000-0001-8574-8795>, bogomolov.pl@gmail.com; Alexey B. Roumyantzev: <https://orcid.org/0000-0001-9426-5410>, hexotron@gmail.com.

Karmanova T. N., Gorelysheva D. I. Helminth fauna of mouse-like rodents in the territory of Moscow City. *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2022, no. 2, pp. 135–149 (in Russian). <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2022-2-135-149>

Karmanova T. N., Feoktistova N. Yu., Fetisova E.-E. A., Mosalov A. A., Surov A. V. Urban ecology: Retrospective and study prospects. *Zhurnal obshchei biologii*, 2021, vol. 82, no. 3, pp. 163–174 (in Russian). <https://doi.org/10.31857/S0044459621030039>

Tikhonova G. N., Tikhonov I. A., Surov A. V., Bogomolov P. L., Kotenkova E. V. *Ekologicheskie aspekty formirovaniia fauny melkikh mlekopitaiushchikh urbanisticheskikh territorii Srednei polosy Rossii* [Ecological Aspects of Small Mammals Fauna Forming in Conditions of Middle Russia Urban Territories]. Moscow, KMK Scientific Press, 2012. 373 p. (in Russian).

Bracewell R. Pentagram Notation for Cross Correlation. In: *The Fourier Transform and Its Applications*. New York, McGraw-Hill, 1965, pp. 46–243.

Feoktistova N. Y., Surov A. V., Tovpinetz N. N., Kropotkina M. V., Bogomolov P. L., Siutz C., Habert W., Hoffmann I. E. The common hamster as a synurbist: A history of settlement in European cities. *Zoologica Poloniae*, 2013, vol. 58, iss. 3–4, pp. 116–129.

Flamand A., Rebout N., Bordes C., Guinefolleau L., Bergès M., Ajak F., Siutz C., Millesi E., Weber C., Petit O. Hamsters in the city: A study on the behaviour of a population of common hamsters (*Cricetus cricetus*) in urban environment. *PLoS ONE*, 2019, vol. 14, iss. 11, article number e0225347. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0225347>

Francis R. A., Chadwick M. A. What makes a species synurbic? *Applied Geography*, 2012, vol. 32, iss. 2, pp. 514–521. <https://doi.org/10.1016/j.apgeog.2011.06.013>

Luniak M. Synurbization – adaptation of animal wildlife to urban development. In: *Proceedings 4th International Urban Wildlife Symposium*. Tucson, University of Arizona, 2004, pp. 50–55.

Katzman E. A., Zaytseva E. A., Feoktistova N. Yu., Tovpinetz N. N., Bogomolov P. L., Potashnikova E. V., Surov A. V. Seasonal changes in burrowing of the Common hamster (*Cricetus cricetus* L., 1758) (Rodentia: Cricetidae) in the city. *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2018, no. 3, pp. 251–258.

Programming and Data Management for SPSS 16.0: A Guide for SPSS and SAS Users. Chicago, SPSS Inc., 2007. 552 p.

Sander J., Ester M., Kriegel H.-P., Xu X. Density-based clustering in spatial databases: The algorithm GDBSCAN and its applications. *Data Mining and Knowledge Discovery*, 1998, vol. 2, iss. 2, pp. 169–194. <https://doi.org/10.1023/A:1009745219419>

Surov A., Banaszek A., Bogomolov P., Feoktistova N., Monecke S. Dramatic global decrease in the range and reproduction rate of the European hamster *Cricetus cricetus*. *Endangered Species Research*, 2016, vol. 31, pp. 119–145.

Surov A. V., Zaytseva E. A., Kuptsov A. V., Katzman E. A., Bogomolov P. L., Sayan A. S., Potashnikova E. V., Kuznetsova E. V., Tselarius A. Y., Feoktistova N. Y., Tovpinetz N. N. Circle of life: The Common hamster (*Cricetus cricetus*) adaptations to the urban environment. *Integrative Zoology*, 2019, vol. 14, iss. 4, pp. 383–395. <https://doi.org/10.1111/1749-4877.12394>

Оригинальная статья

УДК 595.36(470.44/.47)

<https://doi.org/10.35885/1684-7318-2022-4-415-430>

РАСПРОСТРАНЕНИЕ ВЫСШИХ РАКООБРАЗНЫХ (MALACOSTRACA, ARTHROPODA) В РЕКАХ ПОЛУПУСТЫННОЙ ЗОНЫ (НА ПРИМЕРЕ ПРИТОКОВ ВОЛГОГРАДСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА)

Е. М. Курина^{1✉}, Л. В. Головатюк^{2,3}

¹ Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН
Россия, 119071, г. Москва, Ленинский просп., д. 33

² Самарский федеральный исследовательский центр РАН,
Институт экологии Волжского бассейна РАН
Россия, 445003, г. Тольятти, ул. Комзина, д. 10

³ Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанова РАН
Россия, 152742, Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок

Поступила в редакцию 16.09.2022 г., после доработки 27.10.2022 г., принята 10.11.2022 г.

Аннотация. В результате исследований макро- и нектозообентоса рек полупустынной зоны (бассейн Волгоградского водохранилища) зарегистрировано 16 видов высших ракообразных, большинство из которых – представители понто-каспийского комплекса. По сравнению с Волгоградским водохранилищем в реках полупустынной зоны происходит увеличение количественных показателей мизид и изопод и снижение числа видов, численности и биомассы амфипод и кумовых ракообразных. Средняя численность и биомасса ракообразных в изученных реках примерно в 2.5 раза ниже, чем в Волгоградском водохранилище. Ракообразные понто-каспийского и понто-азовского комплексов, а также изоподы *Asellus aquaticus* (Linné, 1758) обитают в пресных и олигогалинных водах, гаммариды *Gammarus lacustris* (Sars, 1863) – олигогалинных и полигалинных. Наибольшим количеством видов характеризуются амфиподы, которые с учетом их морфологии и типа субстрата, на котором они обитают, отнесены к трем экоморфам: «цепляющиеся» (clingers), «ползающие» (crawlers) и «копающие» (diggers). Симбионты (symbionts) в реках бассейна р. Еруслан не обнаружены. Отмеченные экоморфы амфипод распространены относительно равномерно с незначительным доминированием «ползающих» (45%). Выявлено, что в изученных реках образуется два типа ценозов ракообразных. Первый тип образован в основном консорционными взаимодействиями моллюсков-эдификаторов р. *Dreissena* с амфиподами *Chelicorophium curvispinum* Sars, 1895, *Dikerogammarus haemobaphes* (Eichwald, 1841), мизидами *Paramysis ullskyi* Czerniavsky, 1882, *P. lacustris* (Czerniavsky, 1882) и ассоциированных с ними видами. Второй ценоз в реках представлен комплексом мелких прибрежных видов мизид *Katamysis warpachowskyi* Czerniavsky, 1882 и *Limnomysis benedeni* Sars, 1893 и амфипод *Chaetogammarus warpachowskyi* (Sars, 1894), связи в котором основаны на общности биотических условий и характере питания.

Ключевые слова: высшие ракообразные, реки полупустынной зоны, Волгоградское водохранилище, ценотические комплексы, распространение

✉ Для корреспонденции. Лаборатория экологии водных сообществ и инвазий Института проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН.

ORCID и e-mail адреса: Курина Екатерина Михайловна: <https://orcid.org/0000-0001-5484-2949>, ekaterina_kurina@mail.ru; Головатюк Лариса Владимировна: <https://orcid.org/0000-0003-4773-5277>, gollarisa@mail.ru.

Финансирование. Работа выполнена в рамках разделов государственного задания Института проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН (№ 0109-2019-0005), Института биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН (№ 121051100109-1) и Института экологии Волжского бассейна РАН – филиала Самарского научного центра РАН (№ 1021060107217-0-1.6.19).

Для цитирования. Курина Е. М., Головатюк Л. В. Распространение высших ракообразных (Malacostraca, Arthropoda) в реках полупустынной зоны (на примере притоков Волгоградского водохранилища) // Поволжский экологический журнал. 2022. № 4. С. 415 – 430. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2022-4-415-430>

ВВЕДЕНИЕ

С середины XX столетия отмечено массовое распространение понто-каспийских и понто-азовских видов высших ракообразных в водохранилища Волжского каскада (Зинченко и др., 2007; Филинова и др., 2008; Яковлева, 2010; Курина, Селезнев, 2018 и др.). Являясь важным источником питания для рыб, некоторые виды ракообразных (в основном мизид) были акклиматизированы за пределами естественного ареала (Бородич, 1978). Большинство из вселившихся видов успешно основали жизнеспособные популяции и продолжили расселение в притоки водохранилищ, где раньше естественным образом не встречались (Курина, 2014).

Реки полупустынной зоны (бассейн Волгоградского водохранилища), наряду с низкой проточностью, характеризуются большим диапазоном значений минерализации: от пресных до мезогалинных. Пресноводные ракообразные, осуществляющие осморегуляцию по четко выраженному гипотоническому типу, являются наиболее устойчивой по отношению к солености группой донных беспозвоночных (Bunn, Davies, 1992; Kefford et al., 2003). Вместе с тем ракообразные играют существенную роль в процессах самоочищения водоёмов (Дедю, 1980), что имеет большое значение в настоящий период антропогенного эвтрофирования и загрязнения водоёмов.

Целью настоящей статьи являлась оценка распространения высших ракообразных в реках полупустынной зоны, выявление отличий их основных количественных характеристик и формирующихся ценологических комплексов с таковыми в Волгоградском водохранилище, а также сравнение видового богатства рек разных климатических зон.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Отбор проб высших ракообразных в составе макро- и нектозообентоса проведен на 50 станциях средних рек: Еруслан и Торгун (впадают в Ерусланский залив Волгоградского водохранилища) и малых водотоков бассейна р. Еруслан: Бизюк, Водянка, Гашон, Горькая, Жидкая Солянка, Куба, Отрожина, Соленая Куба, Солянка 1, Солянка 2, Солянка 3, Яма, Яма 1, а также Тарлык и Кочетная (притоки Волгоградского водохранилища) в июне – июле 2015 – 2017 гг. Схема станций отбора проб представлена на рис. 1. Подробная характеристика района исследований приведена в работах (Головатюк, Михайлов, 2021а, б). Отметим лишь, что реки бассейна р. Еруслан отличаются равнинным характером, их долины не имеют

развитых склонов. Преобладают преимущественно песчано-глинистые отложения акчагыла, засоленность которых обуславливает повышенное содержание хлоридных ионов в речных водах (Ресурсы поверхностных вод..., 1971). Уровень минерализации в реках полупустынной зоны характеризуется большим разбросом значений и высокими максимумами (183 – 16000 мг/л). Преобладающим типом грунта являются заиленные биотопы с растительными остатками (до 52 – 62%).

Всего за весь период исследований в реках полупустынной зоны было собрано и обработано 170 проб макрозообентоса на 68 станциях. Представители класса Malacostraca зарегистрированы в 44 пробах (33 станциях) и не найдены в реках Водянка, Гашон, Горькая, Жидкая Солянка, Солянка 1. Также в работе используются данные о количественных

характеристиках ракообразных, полученные в ходе экспедиционных исследований макрозообентоса Волгоградского водохранилища в летний период 2011 и 2016 гг. (общее количество проб – 40). Образцы грунта в рипали отбирали штанговым дночерпателем с площадью захвата 1/400 м² по 8 повторностей на станции и гидробиологическим скребком с длиной ножа 40 см (размер ячеей 0.23). На глубоководных участках для сбора бентоса использован дночерпатель Экмана – Берджи с площадью захвата 250 см² по два подъема на станции. Грунт промывали через газ с размером ячеей 300 – 310 мкм и фиксировали 4%-ным раствором формальдегида. Сбор и обработка материала проведены с использованием стандартных гидробиологических методов (Руководство..., 1992; Баканов, 2000).

При установлении видовой принадлежности ракообразных пользовались следующими определителями: Атлас беспозвоночных Каспийского моря (1968), Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий (1995), также для определения амфипод использовались ключи, представленные в работе (Copila-Ciocianu, Sidorov, 2022), для определения корофиид – (Урюпова, 2008).

Границы природно-климатических зон проведены в соответствии с (Национальный атлас..., 2004 – 2008).



Рис. 1. Схема станций отбора проб в реках полупустынной зоны в 2015 – 2017 гг. (● – станции без ракообразных, ■ – станции с пресноводными ракообразными, ▲ – станции с понто-каспийскими и понто-азовскими ракообразными)

Fig. 1. Scheme of the sampling stations in the semi-desert zone rivers in 2015–2017 (● – stations without crustaceans, ■ – stations with freshwater crustaceans, ▲ – stations with Ponto-Caspian and Ponto-Azov crustaceans)

Для определения взаимно приуроченных видов в изученных реках использовалось гипергеометрическое распределение, формула которого приведена в работе (Курина и др., 2021). Пороговое значение вероятности принималось равным 0.05. Графы ценотических комплексов видов строили алгоритмом Kamada – Kawai (Kamada, Kawai, 1989), группировку вершин осуществляли алгоритмом многоуровневой оптимизации модулярности (Blondel et al., 2008). Вычисления выполнены в среде статистического анализа R 3.6 с использованием пакетов *igraph* и *lmPerm*.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Во всех изученных водохранилищах р. Волги и их притоках 1-го порядка лесостепной, степной и полупустынной зон зарегистрировано проникновение представителей класса Malacostraca понто-каспийского и понто-азовского комплексов (Курина, 2014; 2020). Высшие ракообразные, заселяющие в основном устьевые участки рек и прибрежную зону, адаптированы к изменениям расходов воды, проточности, гидрохимического режима и эрозионной активности грунтов (Биологические..., 2004). В водохранилищах Волжского каскада наибольшее число высших ракообразных (26, рис. 2) зарегистрировано в Волгоградском водохранилище, что объясняется как географической близостью водоема-донора (Каспийского моря), так и особыми морфометрическими и гидрологическими характеристиками: относительно низкими скоростями течения на русле и высокой степенью зарастаемости

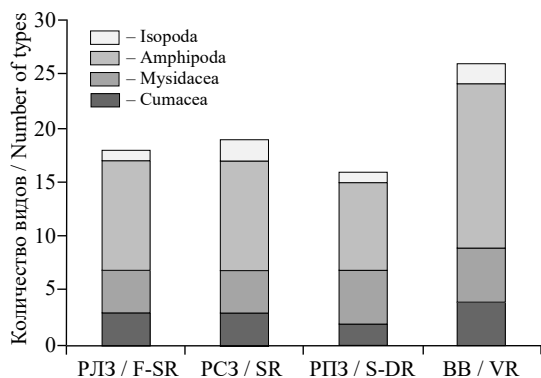


Рис. 2. Соотношение числа видов амфипод, мизид, кумовых ракообразных и изопод в реках разных природно-климатических зон и в Волгоградском водохранилище: РЛЗ – реки лесостепной зоны, РСЗ – реки степной зоны, РПЗ – реки полупустынной зоны, ВВ – Волгоградское водохранилище

Fig. 2. Ratio of the numbers of species of amphipods, mysids, cumaceans and isopods in rivers of various climatic zones and in the Volgograd reservoir: F-SR – forest-steppe rivers, SR – steppe rivers, S-DR – semi-desert rivers, VR – Volgograd reservoir

(40%) пойм верхнего и среднего участков (Шашуловский, Мосияш, 2010). В реках всех природно-климатических зон отмечены представители четырех отрядов высших ракообразных, соотношение которых относительно одинаково (см. рис. 2), а число видов, распространившихся в притоки волжских водохранилищ, составляет 62 – 73% от видового богатства Волгоградского водохранилища.

В реках полупустынной зоны большинство видов встречаются единично (частота встречаемости 1 – 4%), однако местами могут образовывать значительные скопления (таблица). Всего в изученных реках обнаружено 16 видов высших ракообразных – представителей отрядов Amphipoda (8 видов), Mysidacea (5), Cumacea (2),

Численность, биомасса и частота встречаемости ракообразных в реках полупустынной зоны и в Волгоградском водохранилище
Table. Abundance, biomass and occurrence frequency of crustaceans in the rivers of the semi-desert zone and in the Volgograd Reservoir

Таксоны / Taxa	Реки полупустынной зоны / Semi-desert zone rivers					Волгоградское водохранилище / Volgograd Reservoir				
	N_{cp}	N_{max}	B_{cp}	B_{max}	$R, \%$	N_{cp}	N_{max}	B_{cp}	B_{max}	$R, \%$
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>Asellus aquaticus</i> (Linné, 1758)	20	1600	0.045	2.4	18	0	8	0	0.001	1
<i>Jaera sarsi</i> Valkanov, 1936	0	0	0	0	0	1	40	0	0.008	3
Всего изопод / Total isopods	20		0.045			1		0		
<i>Shablogammarus chablensis</i> (Caraus, 1943)	1	21	0.001	0.029	1	1	50	0.003	0.1	3
<i>Stenogammarus dzjubani</i> Mordukhay-Boltovskoy et Ljakhov, 1972	1	160	0.001	0.110	1	15	360	0.011	0.248	15
<i>Stenogammarus similis</i> (Sars, 1894)	0	0	0	0	0	10	140	0.056	1.6	10
<i>Stenogammarus diminutus</i> (Stebbing, 1906)	0	0	0	0	0	1	40	0	0.01	3
<i>Chaetogammarus warpachowskyi</i> (Sars, 1894)	6	710	0.004	0.340	2	109	2800	0.070	1.46	15
<i>Dikergammarus caspius</i> (Pallas, 1771)	3	100	0.017	0.164	3	1	40	0.005	0.01	10
<i>Dikergammarus haemobaphes</i> (Eichwald, 1841)	2	200	0.029	0.360	1	60	1160	0.338	7.72	13
<i>Dikergammarus villosus</i> (Sowinsky, 1894)	0	0	0	0	0	1	38	0.004	0.157	5
<i>Pontogammarus robustoides</i> (Sars, 1894)	9	860	0.081	7.40	1	12	240	0.049	0.733	20
<i>Pontogammarus maeoticus</i> (Sowinsky, 1894)	0	0	0	0	0	0	13	0.003	0.138	3
<i>Gammarus lacustris</i> (Sars, 1863)	12	1640	0.021	2.68	1	0	0	0	0	0
<i>Chelicorophium curvispinum</i> Sars, 1895	4	400	0.004	0.45	2	9	220	0.008	0.160	8
<i>Chelicorophium sovinskyi</i> Martynov, 1924						1	40	0	0.005	5
<i>Obesogammarus obesus</i> (Sars, 1896)	0	0	0	0	0	8	140	0.005	0.112	15
<i>Pandorites platycheir</i> (Sars, 1896)	0	0	0	0	0	18	220	0.208	1.95	25
<i>Gmelinoides fasciatus</i> (Stebbing, 1899)	0	0	0	0	0	1	40	0	0.002	3
Всего амфипод / Total amphipods:	38		0.158			247		0.760		
<i>Katamysis warpachowskyi</i> Sars, 1893	26	3900	0.046	5.960	1	+	+	+	+	+
<i>Limnomysis benedeni</i> Czerniavsky, 1882	19	2200	0.052	5.890	4	+	+	+	+	+
<i>Paramysis intermedia</i> (Czerniavsky, 1882)	1	100	0.001	0.2	1	0	+	+	+	+
<i>Paramysis lacustris</i> (Czerniavsky, 1882)	9	345	0.044	2.03	4	0	5	0	0.013	3
<i>Paramysis ullslyi</i> Czerniavsky, 1882	1	50	0.001	0.05	1	1	40	0.006	0.22	3
Всего мизид / Total mysids:	56		0.144			1		0.006		

Окончание таблицы
Table. Continuation

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>Pterocoma rostrata</i> (Sats, 1894)		1	50	0,001	0,10	1	13	140	0,014	0,128	25
<i>Pterocoma sowinskyi</i> (Sats, 1894)		1	80	0,002	0,150	1	27	560	0,091	3,18	13
<i>Pterocoma pectinata</i> Sowinsky, 1893		0	0	0	0	0	1	40	0	0,004	3
<i>Pseudocoma setigera</i> Sats, 1894		0	0	0	0	0	+	+	+	+	+
Всего кумовых ракообразных / Total cumaceans	2		0,003				41		0,105		
Всего ракообразных / Total crustaceans	116		0,350				287	740	0,867		

Примечание. N_{cp} – средняя численность, экз./м²; N_{max} – максимальная численность, экз./м²; B_{cp} – средняя биомасса, г/м²; B_{max} – максимальная биомасса, г/м²; R – частота встречаемости, %; + – вид отмечен для водоема по литературным данным (Филинова и др., 2008).

Note. N_{av} – the average abundance, ind./m²; N_{max} – maximum abundance, ind./m²; B_{av} – average biomass, g/m²; B_{max} – maximum biomass, g/m²; R – the occurrence frequency, %; + – the species was noted for the reservoir according to the literature data (Filinova et al., 2008)

Isopoda (1). Большинство из них (13) имеют понто-каспийское происхождение, 1 вид (*Shablogammarus chablensis* (Carausu, 1943)) – понто-азовское и 2 вида (*Asellus aquaticus* (Linné, 1758) и *Gammarus lacustris* (Sars, 1863)) – типичные представители пресноводной фауны.

В реках полупустынной зоны происходит увеличение количественных показателей мизид и изопод по сравнению с Волгоградским водохранилищем и снижение числа видов, численности и биомассы амфипод и кумовых (см. таблицу). Средняя численность и биомасса ракообразных в изученных реках примерно в 2.5 раза ниже, чем в Волгоградском водохранилище.

Пресноводные ракообразные (в основном это относится к представителям отряда Isopoda *Asellus aquaticus*) расселились по всей акватории изученных рек в широком диапазоне минерализации (279 – 3960 мг/л, согласно Венецианской системе – воды пресные и олигогалинные). Эврибионтные *Gammarus lacustris* в реках полупустынной зоны встречались исключительно на участках рек с относительно высокой минерализацией (3960 – 16000 мг/л, воды олигогалинные и мезогалинные). В высокоминерализованных реках бассейна оз. Эльтон *Gammarus lacustris* также обитал в широком диапазоне солености (6550 – 13110 мг/л) (Golovatyuk, Shitikov, 2016) на илисто-песчаных биотопах с малыми глубинами, высокой зарастаемостью макрофитами и содержанием биогенных веществ, однако достоверной зависимости встречаемости и численности амфипод от уровня минерализации выявлено не было (Зинченко и др., 2020).

В р. Волге до сооружения каскада водохранилищ *G. lacustris* был обычным представителем пресноводной фауны, однако после расселения каспийских гаммарид вид практически отсутствовал, в связи с чем было сделано предположение о вытеснении видами-вселенцами пресноводной аборигенной фауны (Волга..., 1978). В изученных нами реках полупустынной зоны пресноводные и чужеродные виды не встречались совместно, что может свидетельствовать как о разных биотопических предпочтениях, так и об избегании одних видов другими.

Большинство ракообразных понто-каспийского и понто-азовского комплексов обитают в основном в нижнем течении притоков Волгоградского водохранилища в диапазоне минерализации 320 – 1160 мг/л (воды пресные и олигогалинные).

Наибольшим видовым богатством среди высших ракообразных в реках полупустынной зоны характеризуются амфиподы, несмотря на отмеченное выше снижение числа видов этого отряда по сравнению с Волгоградским водохранилищем. Отмеченные в реках и водохранилище понто-каспийские амфиподы с учетом их морфологии и типа субстрата, на котором они обитают, могут быть отнесены к трем экоморфам: «цепляющиеся» (clingers: *Chaetogammarus warpachowskyi*), «ползающие» (crawlers: *Dikerogammarus caspius*, *D. haemobaphes*, *D. villosus*, *Shablogammarus chablensis*) и «копающие» (diggers: *Stenogammarus dzjubani*, *S. similis*, *S. deminutus*, *Pontogammarus robustoides*, *P. maeoticus*, *Obesogammarus obesus*, *Pandorites platycheir*) (Copila-Ciocianu, Sidorov, 2022). Симбионты (symbionts) в изученных реках не обнаружены.

В связи со значительным разнообразием биотопов в изученных водоемах отмеченные экоморфы амфипод распространены относительно равномерно с незна-

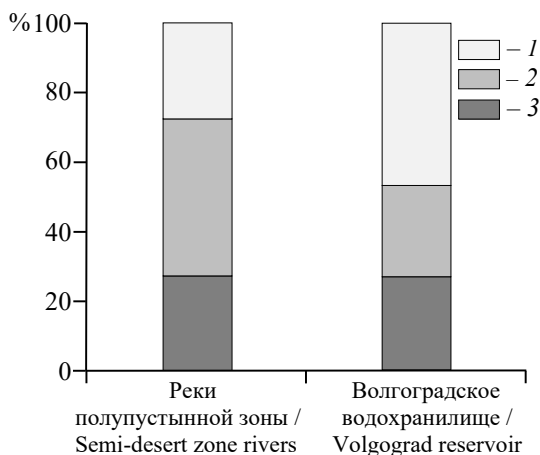


Рис. 3. Соотношение численности экоморф амфипод в реках полупустынной зоны и Волгоградском водохранилище: 1 – копающие, 2 – ползающие, 3 – цепляющиеся

Fig. 3. Ratio of the abundance of amphipod ecomorphs in the semi-desert zone rivers and the Volgograd reservoir: 1 – diggers, 2 – crawlers, 3 – clingers

чительным доминированием ползающих (45%) в реках и копающих (46%) в водохранилище (рис. 3). Такое распределение амфипод в основном зависит от типа биотопа. Так, в реках полупустынной зоны из-за высокой зарастаемости береговой, а нередко и русловой зоны доминирующим типом грунта являются заиленные биотопы с растительными остатками (52 – 62%). На подобных субстратах селятся представители рр. *Dikerogammarus* и *Shablogammarus*. В Волгоградском водохранилище значительные площади заняты песчаными биотопами (Шашуловский, Мосияш, 2010), на которых обитают амфиподы родов *Stenogammarus*, *Pontogammarus* и *Pandorites*, характеризующиеся роющим поведением.

На большинстве изученных биотопов амфиподы разного типа экоморф не встречаются вместе, и лишь в устьевом участке р. Еруслан (Ерусланский залив) обнаружены совместные поселения «копающих» и «ползающих», что в целом характерно для представителей амфипод понто-каспийского комплекса, распространившихся в водоемах Европы (Copila-Ciocianu, Sidorov, 2022).

При анализе графа ценотических комплексов чужеродных видов (рис. 4) выявлено, что в изученных реках образуется два типа ценозов. Первый тип образован в основном консорционными взаимодействиями моллюсков-эдификаторов рода *Dreissena* с амфиподами *Chelicorophium curvispinum* ($p = 0.002$), *Dikerogammarus haemobaphes* ($p = 0.01$), мизидами *Paramysis ullskyi* ($p = 0.01$), *Paramysis lacustris* ($p = 0.03$) и ассоциированных с ними видами (см. рис. 4). Отметим, что в отличие от рек в водохранилищах Волжского каскада мизиды не приурочены к скоплению дрейссенид (рис. 5), а относятся к прибрежному комплексу видов, обитающих на песчаных биотопах, где особую роль играют брюхоногие моллюски понто-азовского комплекса *Lithoglyphus naticoides* (Курина, Селезнев, 2019). Второй ценоз в реках представлен комплексом мелких прибрежных видов, связи в котором основаны на непрямых межвидовых отношениях (общности биотопических условий и характере питания). *Chaetogammarus warpachowskyi* – единственный представитель экоморфы «цепляющиеся» (clingers) и обитающий преимущественно на грунтах с растительными остатками, ассоциирован с мелкими видами мизид *Katamysis warpachowskyi* и *Limnomysis benedeni*, по способу питания относящихся к де-

триитофагам (Бондаренко, 1991). В целом для водохранилищ Волжского каскада характерно большее количество связей между видами, а в реках полупустынной зоны такие связи слабы и немногочисленны (см. рис. 4, 5). Это может объясняться как непродолжительным периодом инвазионного процесса в реках, так и конкуренцией с аборигенными видами макрозообентоса, которые за длительное время сформировали устойчивые ценозы и сообщества.

Большинство видов высших ракообразных, отмеченных в изученных реках, расселились также в водоемы Европы (Invasive..., 2002; Wittmann, Ariani, 2009; Daneliya, Petryashev, 2011; Copila-Ciocianu, Sidorov, 2022 и др.), а инвазии некоторых из них (например, *Pontogammarus robustoides* и амфипод рода *Dikerogammarus*) привели к вытеснению аборигенной фауны, в том числе более мелких видов ракообразных (Bernauer, Jansen, 2006; Haas et al., 2002; Van Riel et al., 2006). Влияние понто-каспийских и понто-азовских видов на местную фауну в реках полупустынной зоны еще предстоит изучить.

Среди причин, обусловивших проникновение высших ракообразных в реки, можно отметить, прежде всего, саморасселение (подвижные амфиподы родов *Pontogammarus* и *Dikerogammarus*), а также сопряженные инвазии (амфиподы сем. Corophiidae в другах моллюсков рода *Dreissena*). Вместе с тем, нахождение на значительном расстоянии от устьевых участков рек массовых скоплений малоактивных раков *Limnomysis benedeni* и *Katamysis warpachowskyi* может свидетельствовать о том, что часть понто-каспийских и понто-азовских видов обитает в притоках Нижней Волги со времен одной из трансгрессий Каспия.

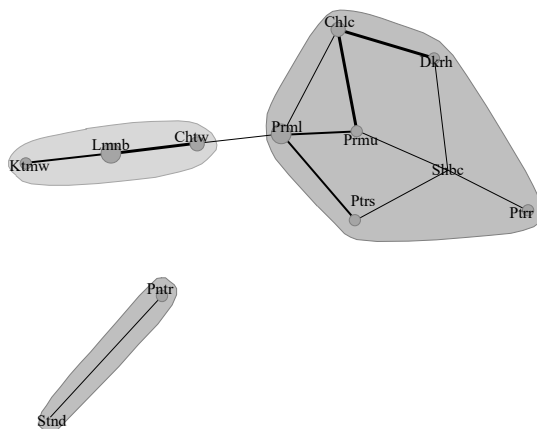
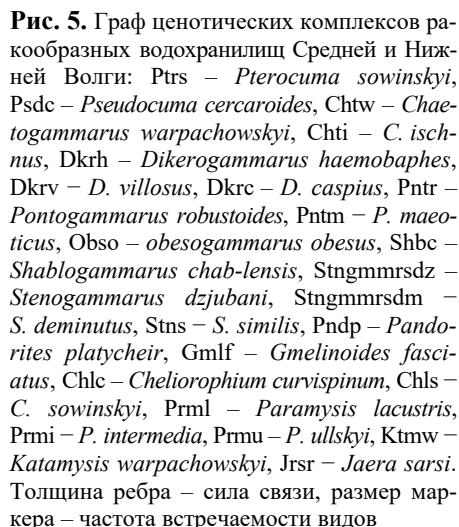


Рис. 4. Граф ценоотических комплексов ракообразных рек полупустынной зоны (бассейн Волгоградского водохранилища): Ptrs – *Pterocuma sowinskyi*, Prr – *P. rostrata*, Chtw – *Chaetogammarus warpachowskyi*, Dkrh – *Dikerogammarus haemobaphes*, Pntr – *Pontogammarus robustoides*, Shbc – *Shablogammarus chablensis*, Stnd – *Stenogammarus dzjubani*, Chlc – *Cheliorophium curvispinum*, Prml – *Paramysis lacustris*, Prmu – *P. ullskyi*, Ktmw – *Katamysis warpachowskyi*, Lmnb – *Limnomysis benedeni*. Толщина ребра – сила связи, размер маркера – частота встречаемости видов

Fig. 4. Graph of coenotic complexes of crustacean in the semi-desert zone rivers (the Volgograd reservoir basin): Ptrs – *Pterocuma sowinskyi*, Prr – *P. rostrata*, Chtw – *Chaetogammarus warpachowskyi*, Dkrh – *Dikerogammarus haemobaphes*, Pntr – *Pontogammarus robustoides*, Shbc – *Shablogammarus chablensis*, Stnd – *Stenogammarus dzjubani*, Chlc – *Cheliorophium curvispinum*, Prml – *Paramysis lacustris*, Prmu – *P. ullskyi*, Ktmw – *Katamysis warpachowskyi*, Lmnb – *Limnomysis benedeni*. The edge thickness is connection strength, the marker size is the species frequency



ns in the reservoirs of the Middle and Lower
locuma cercaroides, Chtw – Chaetogammarus
ogammarus haemobaphes, Dkrv – D. villosus,
ctooides, Pntm – P. maeoticus, Obso – Obso-
ensis, Stngmmrsdz – Stenogammarus dzjubani,
o – Pandorites platycheir, Gmlf – Gmelinoides
s – C. sowinskyi, Prml – Paramysis lacustris,
Katamysis warpachowskyi, Jrss – Jaera sarsi.
marker size is the species frequency

- е количество видов рако-
ней и Нижней Волги, так
жские водохранилища.
количественных показате-
одохранилищем и сниже-
овых ракообразных.
ого комплексов, а также
инных водах, *Gammarus*
с учетом их морфологии
еся», «ползающие» и «ко-
где незначительно доми-
обладают «ползающие»
ценозов: 1) образованный
аторов рода *Dreissena* с

некоторыми видами амфипод и мизид; 2) объединяющий фитофильных амфипод *Chaetogammarus warpachowsky* и мизид *Katamysis warpachowskyi* и *Limnomysis benedeni*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Атлас беспозвоночных / под ред. В. Я. Бирштейна, Л. Г. Виноградова, Н. Н. Кондакова. М. : Пищевая промышленность, 1968. 416 с.

Баканов А. И. Использование зообентоса для мониторинга пресноводных водоемов // Биология внутренних вод. 2000. № 1. С. 68 – 83.

Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах / под ред. А. Ф. Алимова, Н. Г. Богущкой. СПб. ; М. : Т-во науч. изд. КМК, 2004. 436 с.

Бондаренко М. В. Мизиды Каспия и их роль в экосистемах моря : автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1991. 25 с.

Бородич Н. Д. Каспийские Peracarida (Crustacea) в Саратовском водохранилище // Зоологический журнал. 1978. Т. 57, вып. 5. С. 783 – 785.

Волга и ее жизнь. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1978. 348 с.

Головатюк Л. В., Михайлов Р. А. Анализ пространственного распределения сообществ макрозообентоса в равнинной реке полупустынной зоны // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2021 а. № 53. С. 131 – 150. <https://doi.org/10.17223/19988591/53/7>

Головатюк Л. В., Михайлов Р. А. Гидрохимическое состояние рек полупустынной области русской равнины (бассейн р. Еруслан, Нижняя Волга) // Метеорология и гидрология. 2021 б. № 8. С. 75 – 87. <https://doi.org/10.52002/0130-2906-2021-8-75-87>

Дедю И. И. Амфиподы пресных и солоноватых вод Юго-Запада СССР. Кишинев : Штиинца, 1980. 223 с.

Зинченко Т. Д., Головатюк Л. В., Загорская Е. П., Антонов П. И. Распределение инвазионных видов в составе донных сообществ Куйбышевского водохранилища: анализ многолетних исследований // Известия Самарского научного центра РАН. 2007. Т. 10, № 2. С. 547 – 558.

Зинченко Т. Д., Головатюк Л. В., Абросимова Э. В., Попченко Т. В. Сообщества макрозообентоса соленых рек бассейна гипергалинного озера Эльтон: многолетние исследования // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии 2020. Т. 29, № 4. С. 17 – 22. <https://doi.org/10.24411/2073-1035-2020-10351>

Курина Е. М. Распространение чужеродных видов макрозообентоса в притоках Куйбышевского и Саратовского водохранилищ // Известия Самарского научного центра РАН. 2014. Т. 16, № 1. С. 236 – 242.

Курина Е. М. Особенности распределения чужеродных видов макрозообентоса в заливах водохранилищ (на примере водоёмов Средней и Нижней Волги) // Российский журнал биологических инвазий. 2020. Т. 13, № 1. С. 20 – 29.

Курина Е. М., Селезнев Д. Г. Анализ закономерностей организации комплексов видов макрозообентоса понто-каспийского и понто-азовского происхождения в водохранилищах Средней и Нижней Волги // Экология. 2019. № 1. С. 62 – 71. <https://doi.org/10.1134/S0367059719010050>

Курина Е. М., Селезнев Д. Г., Шерышева Н. Г. Распространение чужеродных видов макрозообентоса и их ценоотические комплексы в камских водохранилищах // Российский журнал биологических инвазий. 2021. Т. 14, № 4. С. 85 – 96. <https://doi.org/10.35885/1996-1499-2021-14-4-85-96>

Национальный атлас России : в 4 т. М. : Роскартография, 2004 – 2008.

Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 2. Ракообразные / под ред. В. Р. Алексеева. СПб. : ЗИН РАН, 1995. 628 с.

Ресурсы поверхностных вод СССР. Т. 12. Нижнее Поволжье и Западный Казахстан. Вып. 1. Бассейн р. Волги ниже г. Чебоксары / под ред. В. Е. Водогрецкого. Л. : Гидрометеоздат, 1971. 412 с.

Руководство по гидробиологическому мониторингу пресноводных экосистем / под ред. В. А. Абакумова. СПб. : Гидрометеоздат, 1992. 318 с.

Урюпова Е. Ф. Морфологический, филогенетический и экологический обзор Понто-Каспийских корофид: Corophiinae, Corophiidae, Amphipoda: автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2008. 23 с.

Филинова Е. И., Малинина Ю. А., Шляхтин Г. В. Биоинвазии в макрозообентосе Волгоградского водохранилища // Экология. 2008. № 3. С. 206 – 210.

Шапуловский В. А., Мосияш С. С. Формирование биологических ресурсов Волгоградского водохранилища в ходе сукцессии его экосистемы. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2010. 250 с.

Яковлева А. В. Фауна и экология бентосных вселенцев верхней части Куйбышевского водохранилища : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Казань, 2010. 27 с.

Bernaer D., Jansen W. Recent invasions of alien macroinvertebrates and loss of native species in the upper Rhine River, Germany // Aquatic Invasions. 2006. Vol. 1, iss. 2. P. 55 – 71. <https://doi.org/10.3391/ai.2006.1.2.2>

Blondel V. D., Guillaume J.-L., Lambiotte R., Lefebvre E. Fast unfolding of communities in large networks // Journal of Statistical Mechanics: Theory and Experiment. 2008. № 10. Article number P10008. <https://doi.org/10.1088/1742-5468/2008/10/P10008>

Bunn S. E., Davies P. M. Community structure of the macroinvertebrate fauna and water quality of a saline river system in south-western Australia // Hydrobiologia. 1992. Vol. 248, № 2. P. 143 – 160.

Copila-Ciocianu D., Sidorov D. Taxonomic, ecological and morphological diversity of Ponto-Caspian gammaroidean amphipods: A review // Organisms Diversity & Evolution. 2022. Vol. 22, iss. 2. P. 285 – 315. <https://doi.org/10.1007/s13127-021-00536-6>

Daneliya M. E., Petryashev V. V. Redescription of three species and a subspecies of the mysid genus *Paramysis* (Mysida, Mysidae) from the Ponto-Caspian basin // Crustaceana. 2011. Vol. 84, № 7. P. 797 – 829.

Golovatyuk L. V., Shitikov V. K. Salinity tolerance of macrozoobenthic taxa in small rivers of the Lake Elton basin // Russian Journal of Ecology. 2016. Vol. 47, iss. 6. P. 540 – 545. <https://doi.org/10.1134/S1067413616060059>

Haas G., Brunke M., Streit B. Fast turnover in dominance of exotic species in the Rhine river determines biodiversity and ecosystem function: An affair between amphipods and mussels // Invasive Aquatic Species of Europe. Distribution, Impacts and Man Management / eds. E. Lappäkoski, S. Gollasch, S. Olenin. Dordrecht : Springer, 2002. P. 426 – 432.

Invasive Aquatic Species of Europe. Distribution, Impacts and Management / eds. E. Lappäkoski, S. Gollasch, S. Olenin. Dordrecht : Springer, 2002. 608 p.

Kamada T., Kawai S. An algorithm for drawing general undirected graphs // Information Processing Letters. 1989. Vol. 31, № 1. P. 7 – 15.

Kefford B. J., Papas P. J., Nuggeoda D. Relative salinity tolerance of macroinvertebrates from the Barwon River, Victoria, Australia // Marine and Freshwater Research. 2003. Vol. 54, № 6. P. 755 – 765. <https://doi.org/10.1071/MF02081>

Van Riel M. C., Van der Velde G., Rajagopal S., Marguillier S., Dehairs F., Bij de Vaate A. Trophic relationships in the Rhine food web during invasion and after establishment of the Ponto-Caspian invader *Dikerogammarus villosus* // Hydrobiologia. 2006. Vol. 565. P. 39 – 58. <https://doi.org/10.1007/s10750-005-1904-8>

Wittmann K. J., Ariani A. Reappraisal and range extension of non-indigenous Mysidae (Crustacea, Mysida) in continental and coastal waters of eastern France // Biological Invasions. 2009. Vol. 11, iss. 2. P. 401 – 407. <https://doi.org/10.1007/s10530-008-9257-7>

Distribution of crustaceans (Malacostraca, Arthropoda) in rivers of the semi-desert zone (with the example of the Volgograd reservoir tributaries)

E. M. Kurina ^{1✉}, L. V. Golovatyuk ^{2,3}

¹ A. N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the Russian Academy of Sciences
33 Leninsky Pros., Moscow 119071, Russia

² Samara Federal Research Center of the Russian Academy of Sciences,
Institute of Ecology of the Volga River Basin of Russian Academy of Sciences
10 Komzina St., Togliatti 445003, Russia

³ I. D. Papanin Institute for Biology of Inland Waters of the Russian Academy of Sciences
Borok, Nekouzsky district, Yaroslavl oblast 152742, Russia

Received: 16 September 2022 / revised: 27 October 2022 / accepted: 10 November 2022

Abstract. As a result of our studies of the macro- and necto-zoobenthos of the rivers of the semi-desert zone (the Volgograd reservoir basin), 16 Malacostraca species were recorded, most of which are representatives of the Ponto-Caspian complex. Compared to the Volgograd reservoir, there is an increase in the quantitative indicators of mysids and isopods and a decrease in the number of species, abundance and biomass of amphipods and cumaceans in the semi-desert zone rivers. The average abundance and biomass of crustaceans in the surveyed rivers are approximately 2.5 times lower than in the Volgograd Reservoir. Crustaceans of the Ponto-Caspian and Ponto-Azov complexes, as well as the isopods *Asellus aquaticus* (Linné, 1758) inhabit fresh and oligohaline waters, while the gammarids *Gammarus lacustris* (Sars, 1863) live in oligohaline and polyhaline waters. Amphipods are characterized by the largest number of species, which, taking into account their morphology and the type of substrate which they live on, are assigned to three ecomorphs, namely: clingers, crawlers, and diggers. No symbionts in the Yeruslan basin rivers were found. The noted amphipod ecomorphs are distributed relatively evenly with a slight dominance of crawlers (45%). It has been revealed that two types of crustacean cenoses are formed in the surveyed rivers. The first type is formed mainly by consortium interactions of the edificatory mollusks *Dreissena* with amphipods *Chelicorophium curvispinum* Sars, 1895, *Dikerogammarus haemobaphes* (Eichwald, 1841), mysids *Paramysis ullskyi* Czerniavsky, 1882, *P. lacustris* (Czerniavsky, 1882), and associated species. The second cenosis in the rivers is represented by a complex of small coastal mysid species *Katamysis warpachowskyi* Czerniavsky, 1882, *Limnomysis benedeni* Sars, 1893, and amphipods *Chaetogammarus warpachowskyi* (Sars, 1894), the relationships within which are based on common biotopic conditions and feeding patterns.

Keywords: crustaceans, semi-desert zone rivers, Volgograd Reservoir, coenotic complexes, distribution

Funding. The work was carried out within the framework of the sections of the state task A. N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the Russian Academy of Science (no. 0109-2019-0005), Papanin Institute for Biology of Inland Waters of Russian Academy of Science (no. 121051100109-1) and Institute of Ecology of the Volga River Basin – the Branch of the Samara Scientific Center of Russian Academy of Science (no. 1021060107217-0-1.6.19).

✉ Corresponding author. Laboratory of Ecology of Aquatic Communities and Invasions, A. N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the Russian Academy of Sciences, Russia.

ORCID and e-mail addresses: Ekaterina M. Kurina: <https://orcid.org/0000-0001-5484-2949>, ekaterina_kurina@mail.ru; Larisa V. Golovatyuk: <https://orcid.org/0000-0003-4773-5277>, gollarisa@mail.ru.

For citation: Kurina E. M., Golovatyuk L. V. Distribution of crustaceans (Malacostraca, Arthropoda) in rivers of the semi-desert zone (with the example of the Volgograd reservoir tributaries). *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2022, no. 4, pp. 415–430 (in Russian). <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2022-4-415-430>

REFERENCES

- Atlas bespozvonochnykh. Pod red. V. Ia. Birshteina, L. G. Vinogradova, N. N. Kondakova* [V. Ya. Birshtein, L. G. Vinogradov, N. N. Kondakov, eds. Atlas of Invertebrates]. Moscow, Pishchevaia promyshlennost' Publ., 1968. 416 p. (in Russian).
- Bakanov A. I. The use of zoobenthos for monitoring freshwater reservoirs. *Inland Water Biology*, 2000, no. 1, pp. 68–83 (in Russian).
- Alimov A. F., Bogutskaya N. G., eds. *Biological Invasions in Aquatic and Terrestrial Ecosystems*. Saint Petersburg, Moscow, KMK Scientific Press Ltd., 2004. 436 p. (in Russian).
- Bondarenko M. V. *Mysids of the Caspian Sea and Their Role in the Ecosystems of the Sea*. Thesis Diss. Cand. Sci. (Biol.). Moscow, 1991. 25 p. (in Russian).
- Borodich N. D. Caspian Peracarida (Crustacea) in the Saratov reservoir. *Zoologicheskii zhurnal*, 1978, vol. 57, iss. 5, pp. 783–785 (in Russian).
- Volga i ee zhizn'* [Volga and Its Life]. Leningrad, Nauka Publ., 1978. 348 p. (in Russian).
- Golovatyuk L. V., Mikhailov R. A. Analysis of the spatial distribution of macrozoobenthos communities in a flat river of a semi-desert zone. *Bulletin of the Tomsk State University. Biology*, 2021 a, no. 53, pp. 131–150 (in Russian). <https://doi.org/10.17223/19988591/53/7>
- Golovatyuk L. V., Mikhailov R. A. Hydrochemical state of the rivers of the semi-desert region of the Russian plain (Eruslan river basin, Lower Volga). *Meteorology and Hydrology*, 2021 b, no. 8, pp. 75–87 (in Russian). <https://doi.org/10.52002/0130-2906-2021-8-75-87>
- Dedyu I. I. *Amfipody presnykh i solonovatykh vod Yugo-Zapada SSSR* [Amphipods of Fresh and Brackish Waters of the South-West of the USSR]. Kishinev, Shtiintsa Publ., 1980. 223 p. (in Russian).
- Zinchenko T. D., Golovatyuk L. V., Zagorskaya E. P., Antonov P. I. Distribution of invasive species in the benthic communities of the Kuibyshev reservoir: analysis of long-term studies. *Proceedings of the Samara Scientific Center of Russian Academy of Science*, 2007, vol. 10, no. 2, pp. 547–558 (in Russian).
- Zinchenko T. D., Golovatyuk L. V., Abrosimova E. V., Popchenko T. V. Macrozoobenthos communities of saline rivers in the Elton hypersaline lake basin: long-term studies. *Samarskaya Luka: Problems of Regional and Global Ecology*, 2020, vol. 29, no. 4, pp. 17–22 (in Russian). <https://doi.org/10.24411/2073-1035-2020-10351>
- Kurina E. M. Specific features of distribution of alien species of macrozoobenthos in the bays of reservoirs (by example of water bodies of the Middle and Lower Volga basins). *Russian Journal of Biological Invasions*, 2020, vol. 11, no. 2, pp. 118–125. <https://doi.org/10.1134/S2075111720020058>
- Kurina E. M. Distribution of alien species of macrozoobenthos in the tributaries of the Kuibyshev and Saratov Reservoirs. *Proceedings of the Samara Scientific Center of Russian Academy of Science*, 2014, vol. 16, no. 1, pp. 236–242 (in Russian).
- Kurina E. M., Seleznev D. G. Analysis of the patterns of organization of species complexes of Ponto-Caspian and Ponto-Azovian macrozoobenthos in the Middle and Lower Volga reservoirs. *Russian Journal of Ecology*, 2019, vol. 50, no. 1, pp. 65–74. <https://doi.org/10.1134/S1067413619010053>

Kurina E. M., Seleznev D. G., Sherysheva N. G. Distribution of alien species of macrozoobenthos and the species cenotic complexes in the Kama Reservoirs. *Russian Journal of Biological Invasions*, 2022, vol. 13, no. 1, pp. 64–73. <https://doi.org/10.1134/S2075111722010088>

Natsional'nyi atlas Rossii: v 4 t. [National Atlas of Russia: in 4 volumes]. Moscow, Roskartografiya Publ., 2004–2008 (in Russian).

Alekseev V. R., ed. *Key to Freshwater Invertebrates in Russia and Adjacent Territories. Vol. 2. Crustaceans*. Saint Petersburg, Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences Publ., 1995. 628 p. (in Russian).

Resursy poverkhnostnykh vod SSSR. T. 12. Nizhnee Povolzh'e i Zapadnyi Kazakhstan Vyp. 1. Bassein r. Volgi nizhe g. Cheboksary. Pod red. V. E. Vodogretskogo [V. E. Vodogretsky, ed. Resources of surface waters of the USSR. Vol. 12. Lower Volga and Western Kazakhstan. Iss. 1. Volga River Basin Below Cheboksary]. Leningrad, Gidrometeoizdat Publ., 1971. 411 p. (in Russian).

Rukovodstvo po gidrobiologicheskomu monitoringu presnovodnykh ekosistem. Pod red. V. A. Abakumova [Abakumov V. A., ed. Guidelines for Hydrobiological Monitoring of Freshwater Ecosystems]. Saint Petersburg, Gidrometeoizdat Publ., 1992. 318 p. (in Russian).

Uryupova E. F. *Morphological, Phylogenetic and Ecological Review of the Ponto-Caspian Corophiids: Corophiinae, Corophiidae, Amphipoda*. Thesis Diss. Cand. Sci. (Biol.). Moscow, 2008. 23 p. (in Russian).

Filinova E. I., Malinina Yu. A., Shlyakhtin G. V. Bioinvasions in macrozoobenthos of the Volgograd Reservoir. *Russian Journal of Ecology*, 2008, vol. 39, no. 3, pp. 193–197.

Shashulovsky V. A., Mosiyash S. S. *Formation of Biological Resources of the Volgograd Reservoir During the Succession of Its Ecosystem*. Moscow, KMK Scientific Press Ltd., 2010. 250 p. (in Russian).

Yakovleva A. V. *Fauna and Ecology of Benthic Invaders in the Upper Part of the Kuibyshev Reservoir*. Thesis Diss. Cand. Sci. (Biol.). Kazan, 2010. 27 p. (in Russian).

Bernauer D., Jansen W. Recent invasions of alien macroinvertebrates and loss of native species in the upper Rhine River, Germany. *Aquatic Invasions*, 2006, vol. 1, iss. 2, pp. 55–71. <https://doi.org/10.3391/ai.2006.1.2.2>

Blondel V. D., Guillaume J.-L., Lambiotte R., Lefebvre E. Fast unfolding of communities in large networks. *Journal of Statistical Mechanics: Theory and Experiment*, 2008, no. 10, article number P10008. <https://doi.org/10.1088/1742-5468/2008/10/P10008>

Bunn S. E., Davies P. M. Community structure of the macroinvertebrate fauna and water quality of a saline river system in south-western Australia. *Hydrobiologia*, 1992, vol. 248, no. 2, pp. 143–160.

Copila-Ciocianu D., Sidorov D. Taxonomic, ecological and morphological diversity of Ponto-Caspian gammaroid amphipods: A review. *Organisms Diversity & Evolution*, 2022, vol. 22, iss. 2, pp. 285–315. <https://doi.org/10.1007/s13127-021-00536-6>

Daneliya M. E., Petryashev V. V. Redescription of three species and a subspecies of the mysid genus *Paramysis* (Mysida, Mysidae) from the Ponto-Caspian basin. *Crustaceana*, 2011, vol. 84, no. 7, pp. 797–829.

Golovatyuk L. V., Shitikov V. K. Salinity tolerance of macrozoobenthic taxa in small rivers of the Lake Elton basin. *Russian Journal of Ecology*, 2016, vol. 47, iss. 6, pp. 540–545. <https://doi.org/10.1134/S1067413616060059>

Haas G., Brunke M., Streit B. Fast turnover in dominance of exotic species in the Rhine river determines biodiversity and ecosystem function: An affair between amphipods and mussels. In: Lappäkoski E., Gollasch S., Olenin S., eds. *Invasive Aquatic Species of Europe. Distribution, Impacts and Management*. Dordrecht, Springer, 2002, pp. 426–432.

Lappäkoski E., Gollasch S., Olenin S., eds. *Invasive Aquatic Species of Europe. Distribution, Impacts and Management*. Dordrecht, Springer, 2002. 608 p.

Kamada T., Kawai S. An algorithm for drawing general undirected graphs. *Information Processing Letters*, 1989, vol. 31, no. 1, pp. 7–15.

Kefford B. J., Papas P. J., Nuggeoda D. Relative salinity tolerance of macroinvertebrates from the Barwon River, Victoria, Australia. *Marine and Freshwater Research*, 2003, vol. 54, no. 6, pp. 755–765. <https://doi.org/10.1071/MF02081>

Van Riel M. C., Van der Velde G., Rajagopal S., Marguillier S., Dehairs F., Bij de Vaate A. Trophic relationships in the Rhine food web during invasion and after establishment of the Ponto-Caspian invader *Dikerogammarus villosus*. *Hydrobiologia*, 2006, vol. 565, pp. 39–58. <https://doi.org/10.1007/s10750-005-1904-8>

Wittmann K. J., Ariani A. Reappraisal and range extension of non-indigenous Mysidae (Crustacea, Mysida) in continental and coastal waters of eastern France. *Biological Invasions*, 2009, vol. 11, iss. 2, pp. 401–407. <https://doi.org/10.1007/s10530-008-9257-7>

Оригинальная статья

УДК 581.426.2

<https://doi.org/10.35885/1684-7318-2022-4-431-451>

РЕКОНСТРУКЦИЯ ДИНАМИКИ ТЕМНОХВОЙНЫХ ЛЕСОВ ТЕБЕРДИНСКОГО ЗАПОВЕДНИКА И ПЕРСПЕКТИВЫ ИХ ЕСТЕСТВЕННОГО ВОССТАНОВЛЕНИЯ ПОСЛЕ МАССОВОГО УСЫХАНИЯ

М. Ю. Пукинская

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Россия, 197376, г. Санкт-Петербург, ул. Проф. Попова, д. 2

Поступила в редакцию 16.12.2021 г., после доработки 16.05.2022 г., принята 27.05.2022 г.

Аннотация. Проведено исследование массового усыхания ели восточной (*Picea orientalis* (L.) Link) в Тебердинском заповеднике (Северный Кавказ). Основной причиной усыхания явилась вспышка численности короеда-типографа (*Ips typographus* L.), массовое размножение которого произошло в жаркие сезоны 2012 и 2015 гг. Имеющийся подрост при этом не пострадал. К 2019 г., спустя 7 лет после начала массового усыхания ели, большинство очагов усыхания затухли, отмечены единичные действующие короедные очаги. Живых елей верхних ярусов почти не осталось. В небольшом количестве они сохранились в Домбайском лесничестве в смешанных древостоях из ели, пихты и бука. Как показало исследование, древостои двух из четырех лесничеств заповедника возникли на безлесном пространстве (250 и 350 лет назад). В дальнейшем три из четырех претерпели по одному сильному, но локальному нарушению в течение своего существования. Реконструкция истории темнохвойных древостоев обследованных лесничеств показывает высокую способность к естественному самовосстановлению тебердинских пихто-ельников после крупных нарушений. В ближайшей перспективе (после вывала сухостоя, который уже происходит) пробные площади будут представлять собой редкостойный пихтарник или пихтарник с буком, а большинство пробных площадей станут рединами с отдельными пихтами. Современное массовое усыхание ели восточной в результате короедной эпифитотии имеет значительно большие масштабы нарушений как по площади, так и по степени разрушения древостоя. Этим оно принципиально отличается от нарушений прошлого. В такой ситуации особенно негативно будет сказываться нехватка семян. Поэтому сохранение предварительного хвойного подроста особенно актуально.

Ключевые слова: *Picea orientalis*, динамика еловых лесов, усыхание еловых лесов, *Ips typographus*, Тебердинский заповедник

Финансирование. Работа выполнена в рамках темы государственного задания Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН по теме «Растительность Европейской России и северной Азии: разнообразие, динамика, принципы организации» (№ 121032500047-1).

Для цитирования. Пукинская М. Ю. Реконструкция динамики темнохвойных лесов Тебердинского заповедника и перспективы их естественного восстановления после массового усыхания // Поволжский экологический журнал. 2022. № 4. С. 431 – 451. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2022-4-431-451>

✉ Для корреспонденции. Лаборатория общей геоботаники Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН.

ORCID и e-mail адреса: Пукинская Мария Юрьевна: <https://orcid.org/0000-0002-3493-2418>, pukinskaya@gmail.com.

ВВЕДЕНИЕ

Гибель темнохвойных лесов в результате массового усыхания в XXI в. носит глобальный характер. Усыхания, вызванные потеплением климата и усилением активности короедов, зафиксированы в лесах Евразии и Северной Америки (Mezeia et al., 2017; Andrei, Ifrim, 2021). В России наиболее известны массовые усыхания ели аянской (*Picea ajanensis* Fisch.) в горах Сихотэ-Алиня (Куренцов, 1950; Розенберг, 1961; Манько, Гладкова, 2001; Власенко, 2005), ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) в бассейне Северной Двины (Кузнецов, 1912; Неволин и др., 2005) и ели европейской (*Picea abies* (L.) H. Karst.) на европейской части РФ (Федоров, 2000; Малахова, Лямцев, 2014; Пукинская, 2016). Мониторинговые исследования этих лесов не прекращаются. Несмотря на важность сохранения ельников в горах Кавказа, специальных работ по изучению их состояния до последнего времени не проводилось, хотя усыхание здесь приняло массовый характер. Причины усыхания ели не всегда могут быть определены однозначно. По подсчетам Ю. И. Манько и Г. А. Гладковой (1995), существует более 170 гипотез, объясняющих усыхание лесов. Непосредственными причинами усыхания ельников чаще всего являются вспышки численности энтомовредителей и грибные болезни, обычно на фоне жарких и сухих летних сезонов. При продолжающемся потеплении климата ситуация с усыханием темнохвойных лесов будет усугубляться, поэтому изучение процесса усыхания ели и лесовосстановления после него крайне актуально.

Цель данной статьи – оценить возможности естественного восстановления темнохвойного леса в Тебердинском заповеднике на месте усохших массивов, опираясь на историю формирования и динамику роста усохших древостоев, а также на численность и состояние возобновления лесообразующих пород. В задачи исследования входило: выяснить породный и возрастной состав исходного древостоя в очагах усыхания ели; проанализировать ход роста деревьев разного возраста по кернам; воссоздать историю древостоя; сравнить соотношение лесообразующих пород в прошлом и настоящем.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Территория Тебердинского заповедника, основанного в 1936 г., относится к северо-кавказской ландшафтной провинции (Милюков, Гвоздецкий, 1969). По геоботаническому районированию район Теберды включают также в состав Северо-Кавказского округа Причерноморской провинции (Курнаев, 1973) или в Кавказский район Западноевропейской провинции (Разумовский, 2011). Река Теберда (приток реки Кубань в ее верхнем течении) берет начало на Главном Кавказском хребте. Долина р. Теберды с юга, востока и запада окружена высокими горами, уменьшающими увлажняющее влияние Черного моря, а на севере открыта в сторону степей Предкавказья. По влажности климата долина р. Теберды занимает промежуточное положение между увлажненными северо-западными и засушливыми юго-восточными районами Кавказа. Преобладают бурые лесные почвы. Спецификой района Теберды является отсутствие пояса буковых лесов (Тумаджанов, 1947). Бук восточный (*Fagus orientalis* Lipsky) встречается здесь в основном в

виде примеси в смешанных пихто-еловых лесах. Бассейн р. Теберды – последний к востоку район распространения массивов пихтовых и еловых лесов на Кавказе (Орлов, 1949).

В 2017 – 2019 гг. нами были обследованы темнохвойные леса четырех лесничеств Тебердинского заповедника в связи с усыханием в них ели восточной (*Picea orientalis* (L.) Link). В обследованном районе темнохвойные леса покрывают склоны северной, западной и восточной экспозиций на высотах 1400 – 1800 м н.у.м.

На обследованных нами участках Тебердинского заповедника до массового усыхания древостой состояли из ели восточной и пихты Нордмана (*Abies nordmanniana* (Stev.) Sprach). Усыхание началось в 2012 году. К 2017 г. в Гоначхирском лесничестве было отмечено сплошное усыхание ели площадью более 100 га, в трех других лесничествах площадь очагов не превышала 0.1 – 0.3 га или ель усыхала диффузно. Усыхание затронуло только ель. Основной причиной усыхания явилась вспышка численности короеда-типографа (*Ips typographus* L.), массовое размножение которого произошло в наиболее жаркие сезоны 2012 и 2015 гг. Предпосылками усыхания были различные снижающие резистентность деревьев факторы: травмы стволов, стволовые гнили, большой возраст ели и др. (Пукинская и др., 2019). К 2019 г. усыхание ели на всех обследованных участках стало сплошным, захватив и разновозрастные древостои. Имеющийся подрост при этом не пострадал.

Материал был собран в Тебердинском заповеднике (с 2021 г. – Тебердинский национальный парк). Первоначально пробные площади (ПП) размером по 400 м² были заложены в 2017 г. в Гоначхирском (7 ПП), Джамагатском (4 ПП), Домбайском (3 ПП) и Тебердинском (4 ПП) лесничествах заповедника. В 2019 г. они были обследованы повторно, и заложено еще 2 ПП. На пробных площадях отмечены координаты, выполнено описание травяно-кустарничкового яруса, краткое описание мохового покрова, бурение сухих и живых деревьев ели восточной и пихты Нордмана верхнего яруса. Модельные ели и пихты для бурения отбирались пропорционально участию деревьев разных возрастных групп в древостое. Для этого использовалась методика приблизительного определения возраста по коре, разработанная Л. В. Хаустовым для *Picea abies* (L.) Н. Karst. (Хаустов, 1955), адаптированная нами для *Picea orientalis* (L.) Link. Сухостой ели от пихты отличали по наличию (у ели) и отсутствию (у пихты) листовых подушечек (кора у старовозрастных ели восточной и пихты Нордмана сходна). В качестве дополнительного отличительного признака пихты использовали наличие пучка «волчков» у ствола на местах сломов толстых ветвей, обычно в нижней части кроны. На пробных площадях проведена оценка численности, состава и жизненности возобновления лесообразующих пород. Численность возобновления на пробной площади определялась как среднее по 5 – 7 учетным площадкам по 25 м². Экземпляры древесных пород от 0.3 до 15 м высотой относили к подросту, более мелкие – к всходам.

Для выяснения начальных приростов ели и пихты в Тебердинском заповеднике в разных условиях нами было промерено 59 экземпляров благонадежного хвойного подроста (Методические рекомендации..., 2011). У живых особей елового и пихтового подроста произведены промеры штангенциркулем диаметра главной

оси на уровне пня (у.п., на высоте 30 см) и уровне груди (у.г., на высоте 130 см). Средние радиальные приросты вычислялись как частное от деления разницы радиусов на у.п. и у.г. на число годовичных приростов главной оси (между у.п. и у.г.), подсчитанное по мутовкам и рубцам от почечных чешуй. У погибших особей хвойного подроста радиальные приросты измерялись по спилам на у.п. и у.г. У крупного подроста, как и у взрослых деревьев, подсчитывались средние радиальные приросты за 10 лет (чтобы нивелировать погодичную изменчивость). Подробно данные по развитию подроста ели восточной в Тебердинском заповеднике опубликованы нами ранее (Пукинская, 2021).

Следует отметить, что большие начальные приросты являются свидетельством отсутствия полога в начале жизни, однако небольшие приросты не являются показателем обратного. Они могут быть вызваны, например, загущенностью самосева или неразвитостью почвенного слоя. При выяснении происхождения древостоя только использование совокупности признаков дает убедительные результаты.

Сравнивая ход роста елей, мы берем за основу прирост по радиусу, поскольку имеем дело с деревьями разной толщины (в том числе молодыми и старыми елями), а прирост по площади годовичного кольца, хотя и эффективнее выявляет текущие изменения приростов, но опирается на накопленный диаметр. Всего взято 115 кернов модельных деревьев на у.г. и 57 кернов на у.п. Подсчет годовичных колец и измерение радиальных приростов елей по кернам проводились при помощи бинокля (с точностью до 0.1 мм).

Названия сосудистых растений приведены по С. К. Черепанову (Черепанов, 1995) и по информационному ресурсу ThePlantList.org. Расширение пятен усыхания оценивалось по историческим космическим снимкам Google, а также по изменению на пробных площадях в период с 2017 по 2019 гг. Статистическая обработка первичных данных включала расчет средней арифметической (m), коэффициента корреляции (r), ошибки коэффициента корреляции (m_r). Корреляция считалась достоверной, при $r^2 > m_r$. Проверку на нормальность распределения выборок проводили с помощью W -теста Шапиро – Уилка. При выявлении нормального распределения у сравниваемых выборок использовали t -критерий Стьюдента, при выявлении отклонения от нормального распределения использовали непараметрические методы – критерий Уилкоксона – Манна – Уитни и критерий Колмогорова – Смирнова, с достоверностью различий на 5% уровне значимости. Подготовительную обработку и анализ данных проводили в приложении Microsoft Office Excel 2010 (Microsoft Corp., USA) и при помощи пакета статистических программ Statistica 8.0 (Statsoft Inc., USA).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Современный напочвенный покров и состав древостоя свидетельствуют, что на пробных площадях были представлены пихто-ельники папоротниково-зеленомошно-кисличные. По состоянию на 2017 – 2019 гг. основными константными видами травяно-кустарничкового яруса являлись *Oxalis acetosella* L. (встречаемость 1.0, проективное покрытие 0.5 – 70%), *Galium odoratum* (L.) Scop. (0.7 и 0.5 – 20% соответственно), *Geranium robertianum* L. (0.7, 0.5 – 10%), *Gymnocarpium dryopteris* (L.)

Newm. (0.7, 1.0 – 20%). Из мхов наиболее распространен *Hylocomium splendens* (Hedw.) BSG (встречаемость 0.7, проективное покрытие 1 – 35%). Общее проективное покрытие подлесочных пород на пробных площадях было не более 15%.

Породный состав исходного древостоя в очагах усыхания ели. Густота исходного темнохвойного древостоя пробных площадей составляла в среднем 1275 шт. / га. До усыхания по составу лесообразующих пород древостои были представлены от чистых ельников до смешанных древостоев с преобладанием пихты (табл. 1).

На окружающих пробные площади участках в небольшом количестве встречались примесные породы. В Гоначхирском лесничестве – сосна Коха (*Pinus kochiana* Klotzsch ex K. Koch) и береза Литвинова (*Betula litwinowii* Doluch.), в Джамагатском – осина (*Populus tremula* L.) и бук восточный, в Домбайском и Тебердинском – бук восточный. Их участие в древостое составляло единичную примесь. Обычно показателем произошедших нарушений прошлого является примесь пионерных пород (сосна, осина, береза), численность которых снижается по мере удаления от времени нарушения. Поскольку на Кавказе ель сама нередко является пионерной породой (Соснин, 1949; Орлов, 1951), то судить о прошедших нарушениях по породному составу сложно.

По данным А. Я. Орлова (1949), кавказские ельники приурочены к крутым склонам троговых долин, где они могут быть первой древесной стадией зарастания каменистых склонов, а также к каменистым отложениям в поймах рек, где они сменяют ольху или сосну, и потом уступают место пихте (по мере развития почвенного слоя). Поэтому основным фактором, определяющим естественное соотношение пихты и ели, А. Я. Орлов считал почвенно-грунтовые условия, а не климат. Кроме того, отличительной особенностью ели восточной является ее способность возобновляться в отсутствие полога, благодаря чему, например, она может образовывать однопородные древостои на горях (пихта Нордмана в этих условиях обжигается солнцем и не выживает).

На крутых склонах Гоначхира были представлены ельники с очень малой примесью пихты или чистые ельники (ПП 3-17-19 и ПП 4-17), и только у подножия склона на развитой почве она участвовала в древостое в соотношении 2Е:1П (ПП 1-17). В Джамагатском лесничестве на пологих склонах пихта принимала значительное участие в древостое, с соотношением пород 3.5-6Е:1П (ПП 7-9-17), а на участке крутого склона, но с хорошо развитой почвой, пихта даже превосходила ель по числу стволов (0.7Е:1П, 6-17). В Тебердинском лесничестве на надпойменной террасе с толстым почвенным слоем участие пихты в древостое тоже велико (1.5Е:1П). Таким образом, соотношение ели и пихты в исходных древостоях обследованных лесничеств в основном подтверждает отмеченные А. Я. Орловым (1949) закономерности распределения ели и пихты на Кавказе.

Нарушают эти закономерности древостои Домбайского лесничества. Здесь, на крутых склонах с небольшой глубиной почвенного слоя, соотношение пород доходило до 3Е:1П. Значительное участие здесь пихты возможно определяется тем, что это наиболее старый древостой, в котором ель уже начала сменяться пихтой. По литературным данным (Орлов, 1951; Разумовский, 2011), в ходе экогенетической сукцессии на Кавказе ельник сменяется пихтарником.

Таблица 1. Состав исходного древостоя и численность естественного возобновления лесообразующих пород на пробных площадях
Table 1. Composition of the primary stand and the number of natural regeneration of forest-forming species on the sample plots

№ ПП / No.	Лесничество / Forestry	Толщина почвы, см / Soil thickness, cm	Ель, шт./га / Spruce, trees / ha			Пихта, шт./га / Fir, trees / ha			Лиственные породы, шт./га / Deciduous, trees / ha		Участие в древосе, % / Participation in the tree stand, %		Участие в подросте, % / Participation in the undergrowth, %		Участие во всходах, % / Participation in the seedlings, %			
			Всходы / Seedlings	Подрост / Undergrowth	Исходная плотность древостоя / Primary number of trees in the stand	Всходы / Seedlings	Подрост / Undergrowth	Исходная плотность древостоя / The primary number of trees in the stand	Всходы / Seedlings	Подрост / Undergrowth	Ель / Spruce	Пихта / Fir	Ель / Spruce	Пихта / Fir	Лиственные породы / Deciduous	Ель / Spruce	Пихта / Fir	Лиственные породы / Deciduous
1-17	Г / G	25-30	228	1940	800	456	342	400	570	80	67	33	82	15	3	18	36	45
3-17-19	Г / G	10-15	н/д	2000	1200	н/д	160	0	н/д	0	100	0	93	7	0	н/д	н/д	н/д
4-17	Г / G	10-15	1760	19040	1000	1040	880	0	0	50	100	0	96	4	0	63	37	0
1-19	Д / D	10	2880	80	800	2480	0	270	0	0	75	25	100	0	0	54	46	0
2-19	Д / D	10	0	50	1100	250	50	700	50	25	61	39	40	40	20	0	83	17
10-17	Д / D	0-30	800	875	200	3000	425	125	50	75	62	38	64	31	5	21	78	1
11-17	Д / D	10	1500	50	600	6000	0	200	0	0	75	25	100	0	0	20	80	0
12-17	Д / D	0-30	75	400	130	25	200	50	0	50	72	28	62	31	7	75	25	0
6-17	Дж / J	30-35	0	800	400	1600	0	600	800	400	40	60	67	0	33	0	67	33
9-17	Дж / J	10-35	267	0	933	3500	133	267	2000	700	78	22	0	17	83	5	61	35
7-17	Дж / J	20-30	0	800	1200	7600	50	200	4850	0	86	14	94	6	0	0	61	39
8-17	Дж / J	15	0	25	2400	425	100	500	175	25	83	17	17	66	17	0	71	29
13-17	Т / T	30-35	1000	100	1500	5000	0	1000	4000	550	60	40	15	0	85	10	50	40
Среднее по всем пробным площадям / Average for all sample plots											74	26	64	17	20	22	58	20

Примечание. Г – Гончарское, Д – Домбайское, Дж – Джаматское, Т – Тебердинское лесничество.

Note. G – Gonchikht, D – Domбай, J – Jamat, T – Teberdinsky forestry

Возрастная структура исходного древостоя. Анализ кернов модельных деревьев пробных площадей четырех лесничеств показал, что в первый и второй ярусы древостоя входили ели возрастом от 74 до 350 лет на у.г. (действительный возраст – приблизительно 85 – 360 лет) и пихты от 53 до 245 лет на у.г. Возрастная структура древостоев из ели и пихты обследованных лесничеств очень неоднородна (табл. 2).

Таблица 2. Возрастной состав древостоя (лет на у.г.)
Table 2. Age structure of the stand (years at breast height)

Лесничество / Forestry	№ ПП / № sample plots	Ель / Picea	Пихта / Abies
Гоначхирское / Gonachkhirskeye	1-17	3E ₁₀₀₋₇₄	5П ₂₄₀₋₂₀₅ 4П ₁₀₅₋₇₀
	2-17	2E ₂₅₀₋₂₃₀ 2E ₂₀₃₋₁₉₀	1П ₆₅
	4-17	10E ₂₄₈₋₂₁₄ 1E ₈₀	1П ₁₇₈
	5-17	1E ₂₃₈	–
	Все ПП / All sample plots	13E ₂₅₀₋₂₁₄ 2E ₂₀₃₋₁₉₀ 4E ₁₀₀₋₇₄	5П ₂₄₀₋₂₀₅ 1П ₁₇₈ 5П ₁₀₅₋₆₅
Домбайское / Dombayskoye	1-19	2E ₂₄₅₋₂₃₅ 3E ₁₅₆₋₁₂₆	–
	2-19	2E ₁₅₄₋₁₃₆	–
	10-17	1E ₃₅₀ 2E ₂₇₇₋₂₆₀	1П ₂₀₅₊
	11-17	1E ₃₂₂ 3E ₂₆₀₋₂₃₂ 2E ₁₈₀₋₁₆₈ 1E ₁₂₃	
	12-17	1E ₃₂₀ 1E ₂₁₀ 2E ₁₈₀₋₁₇₀ 2E ₁₄₈₋₁₃₃ 2E ₁₁₀₋₁₀₀	1П ₂₄₅ 1П ₇₀
	Все ПП / All sample plots	3E ₃₅₀₋₃₂₀ 1E ₂₇₇ 5E ₂₆₀₋₂₃₂ 1E ₂₁₀ 8E ₁₈₀₋₁₅₄ 7E ₁₄₈₋₁₁₁ 2E ₁₁₀₋₁₀₀	2П ₂₀₅₋₂₄₅ 1П ₇₀
Джамагатское / Jamagatskoye	6-17	3E ₂₃₈₋₂₁₇ 1E ₁₈₅ 2E ₉₀₋₈₅	3П ₈₁₋₅₃
	9-17	1E ₁₆₃ 5E ₁₀₁₋₇₄	–
	7-17	8E ₁₁₅₋₉₅	1П ₉₇
	8-17	3E ₁₀₀₋₈₃	–
	Все ПП / All sample plots	3E ₂₃₈₋₂₁₇ 2E ₁₈₅₋₁₆₃ 17E ₁₁₅₋₇₄	4П ₅₃₋₉₇
Тебердинское / Teberdinskoye	13-17	2E ₂₂₀₋₂₁₃ 5E ₁₆₅₋₁₄₆ 6E ₁₄₀₋₁₀₆ 1E ₉₁	1П ₁₄₉ 1П ₁₀₈

Примечание. В графе «Ель» и «Пихта» перед буквой породы указано число моделей, после нее в нижнем регистре – возраст по керну.

Note. In the column “Picea” and “Abies” the number of models is before the letter of the tree, after it (lowercase) – the age according to the core.

В Гоначхирском лесничестве наиболее многочисленное поколение древостоя составляли ели возрастом 214 – 250 лет на у.г. На это поколение приходится 69% по числу стволов. Следующее по численности поколение – это ели 74 – 100 лет на у.г. (ко времени усыхания ельника оно только начало входить в древостой) составляло 21% по числу стволов. Временной разрыв между основными поколениями ели восточной составил 114 лет, пихты Нордмана – 100 лет. На каждой пробной площади Гоначхирского лесничества присутствовали ели не более чем двух 40-летних поколений. Значительное преобладание старшей возрастной группы в древостое

указывает на то, что старшее поколение ели возникло в результате «взрыва» возобновления после крупного нарушения 250 – 270 лет назад.

На пробных площадях Джамагатского лесничества в верхних ярусах древостоя были представлены ели возрастом от 74 до 238 лет на у.г. На каждой пробной площади присутствовало не более трех 40-летних поколений ели. Основное поколение ели возрастом 74 – 115 лет на у.г. составляло 77% по числу стволов древостоя. При этом возникло оно через 48 лет после предыдущего. Сам по себе такой временной разрыв в возрастном ряду не является показателем произошедшего нарушения, но в сочетании с большим численным превосходством младшего поколения свидетельствует о нарушении 115 – 125-летней давности.

В Тебердинском лесничестве возраст елей верхних ярусов варьировал от 91 до 220 лет на у.г. На ели возрастом 106 – 165 лет приходится 78% стволов древостоя. Временной разрыв между старшей и последующими возрастными группами составил 58 лет. Это указывает на нарушение древостоя около 170 лет назад.

В Домбайском лесничестве древостой наиболее старо- и разновозрастный. Ели верхних ярусов имели возраст от 100 до 350 лет на у.г. Наибольший временной разрыв возрастного ряда составлял здесь 43 года – между самым старшим и следующим поколениями. На пробных площадях присутствовало до пяти 40-летних поколений ели. При этом более половины стволов ели составляли деревья возрастом 111 – 180 лет на у.г. Наибольший установленный возраст пихты составил 245 лет на у.г. Близкий к непрерывному возрастному ряду ели и относительная равномерность распределения разновозрастных елей по площади свидетельствуют об отсутствии крупных нарушений на протяжении последних 350 лет.

Начальные приросты и ход роста ели восточной на пробных площадях. По мнению большинства исследователей, основное влияние на величину начальных радиальных приростов ели восточной (как и других видов ели) оказывает степень открытости полога (Орлов, 1951; Метревели, 1966; Джапаридзе, 1971; Пукинская, 2009). Как показали наши исследования елового подроста в очагах усыхания, под пологом средней сомкнутости (0.6 – 0.7; до усыхания полога) начальные радиальные приросты ели на у.п. составляют в среднем 0.6 мм/год (табл. 3). Начальные радиальные приросты на у.г. под разреженным пологом древостоя (сомкнутостью 0.3 – 0.5; частично усохшего) составляют в среднем 1.2 мм/год. После открытия полога древостоя (сомкнутостью 0.1 – 0.2; полностью усохшего и частично выпавшего) – 2.3 мм/год на у.г. При этом приросты в высоту и по радиусу тесно коррелируют как у ели восточной, так и у пихты Нордмана (Пукинская, 2021). Указанные выше значения радиальных приростов подтверждают данные Т. М. Джапаридзе из Грузии (Джапаридзе, 1971).

Анализируя начальные приросты елей ныне усохшего древостоя (табл. 4), легко заметить, что в Гоначхирском и Джамагатском лесничествах эти приросты в старшей и младшей группах возраста сильно отличаются. Начальные радиальные приросты на у.г. елей старшей группы возраста составляют 1.6 и 1.5 мм/год соответственно. В младших группах возраста они составляют 2.8 и 3.3 мм/год, что соответствует приростам современного подроста в отсутствие полога. По материалам из Джамагатского лесничества, при подтвержденной гипотезе о нормальности выборочного распределения (W -тест Шапиро – Уилка, $W = 0.968$, $p = 0.695$, $df = 5$;

РЕКОНСТРУКЦИЯ ДИНАМИКИ ТЕМНОХВОЙНЫХ ЛЕСОВ

рис. 1, а) отличия начальных приростов елей старшей ($n = 5$) и младшей ($n = 16$) возрастных групп достоверны (t -критерий Стьюдента, $t = 4.32$, $df = 5$).

Таблица 3. Радиальный прирост современного елового подроста, среднее (мин – макс)

Table 3. Radial growth of modern spruce undergrowth, average (*min–max*)

Условия произрастания / Conditions of growth	Прирост по радиусу на у.п. в первые 10 лет, мм/год / Radial growth at stump height in the first 10 years, mm/year	Прирост по радиусу на у.г. в первые 10 лет, мм/год / Radial growth at breast height in the first 10 years, mm/year
Под пологом средней сомкнутости (0.6 – 0.7) / Under the forest canopy of medium density (0.6–0.7)	0.6 (0.1–1.4) $n = 13$	–
Под разреженным пологом (сомкнутость 0.3 – 0.5) / Under the canopy of sparse forest (density of canopy 0.3–0.5)	–	1.2 (0.8–2.5) $n = 12$
После открытия полога (сомкнутость менее 0.3) / After opening the canopy (density of canopy is less than 0.3)	–	2.3 (1.2–3.5) $n = 13$

Таблица 4. Радиальный прирост елей исходного древостоя в первые десятилетия жизни, среднее (мин – макс)

Table 4. Radial growth of spruce of the original stand in the first decades of life, average (*min–max*)

Лесничество / Forestry	Возрастные группы, лет на у.п. / Age groups, years at stump height	Прирост по радиусу на у.п. в первые 10 лет, мм/год / Radial growth at stump height in the first 10 years, mm/year	Возрастные группы, лет на у.г. / Age groups, years at breast height	Прирост по радиусу на у.г. в первые 10 лет, мм/год / Radial growth at breast height in the first 10 years, mm/year
Гоначхирское / Gonachkhir	248–255 53–83	0.9 (0.8–1.0) $n = 2$ 2.1 (1.3–4.4) $n = 7$	190–250 74–80	1.6 (0.4–2.7) $n = 15$ 2.8 (1.8–3.5) $n = 3$
Джамагатское / Jamagat	– 70–116	– 2.4 (1.1–3.7) $n = 4$	163–238 74–115	1.5 (0.9–2.4) $n = 5$ 3.3 (1.6–5.0) $n = 16$
Домбайское / Dombai	235 –	0.9 $n = 1$ –	320–350 232–260 154–180 111–148	2.4 (1.4–3.2) $n = 3$ 2.5 (1.0–4.0) $n = 4$ 2.6 (0.6–5.2) $n = 6$ 2.1 (1.1–3.9) $n = 6$
Тебердинское / Teberdinsky	223–230 139 –	0.7 (0.4–1.0) $n = 2$ 1.0 $n = 1$ –	– 120–165 91–106	– 3.2 (1.9–4.7) $n = 9$ 1.0 (0.8–1.1) $n = 2$

В Гоначхирском лесничестве начальные приросты на у.п. младшей возрастной группы ($n = 7$) и начальные приросты современного елового подроста ($n = 13$), растущего под пологом средней сомкнутости, достоверно отличаются. W -тест Шапиро – Уилка показал, что распределение выборок отклоняется от нормального ($W = 0.708$, $df = 13$, $p = 0.004$; см. рис. 1, б). Поэтому были использованы критерий Уилкоксона – Манна – Уитни и критерий Колмогорова – Смирнова ($D = 0.92$, $p < 0.001$; $U = 2.0$, $df = 13$, $p < 0.005$). Результаты обоих тестов показывают наличие существенных отличий между двумя выборками. Поскольку достигаемый уровень значимости

(p) меньше 0.05, то различия достоверны. Это подтверждает, что ели младшей возрастной группы Гоначхирского лесничества развивались не под пологом леса.

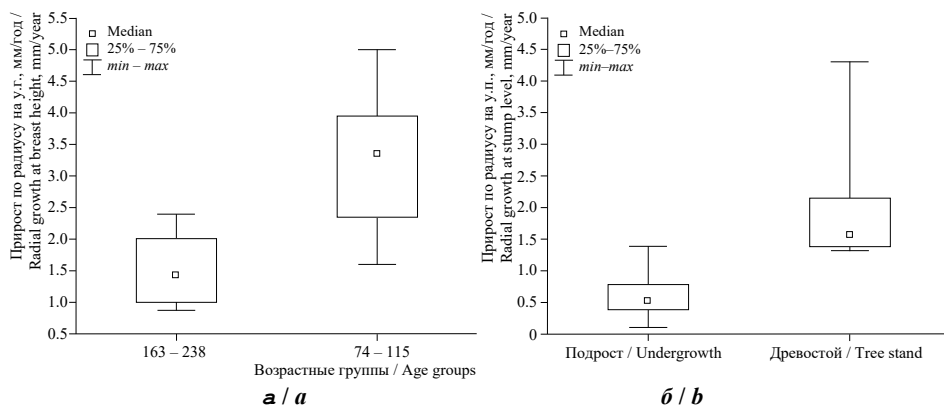


Рис. 1. Сравнение начальных приростов елей: (а) старшей и младшей возрастных групп в Джамагатском лесничестве; (б) младшей возрастной группы древостоя и современного елового подроста в Гоначхирском лесничестве

Fig. 1. Comparison of the initial growth of spruce: (a) older and younger age groups in the Jamaгат forestry; (b) younger age group of the stand and modern spruce undergrowth in the Gonachkhir forestry

Таким образом, сравнение начальных приростов современного подроста, развивающегося в разных условиях (см. табл. 3) и елей усохшего древостоя (см. табл. 4) показывает, что младшая возрастная группа елей Гоначхирского лесничества (74 – 80 лет на у.г.) и Джамагатского лесничества (74 – 115 лет на у.г.) и средняя возрастная группа елей Тебердинского лесничества (120 – 165 лет на у.г.) начали расти в отсутствие полога.

В Домбайском лесничестве ели всех возрастных групп имеют сходные большие начальные приросты на у.г. Это свидетельствует о сходных для всех возрастных групп елей благоприятных условиях их роста в отсутствие полога леса.

При реконструкции истории древостоев по кернам в качестве основного критерия используют «освобождения» (*release*) деревьев верхних ярусов (Абатуров, Меланхолин, 2004; Lorimer, 1980; Stoffel, Bollschweiler, 2008; Zielonka et al., 2010; Svoboda et al., 2011; Tsvetanov et al., 2011; Čada et al., 2013; Izvorska et al., 2022 и др.). Освобождение (как явление оно давно известно в лесоведении) проявляется в резком и значительном увеличении скорости роста дерева после гибели соседних деревьев-конкурентов**. После резкого увеличения приросты продолжают оставаться высокими 10 или более лет. Синхронные освобождения у разных деревьев

** Учитывая большой диапазон радиальных приростов модельных елей (0.1 – 5.8 см/10 лет) в данной работе мы относили к «освобождениям» ускорение роста в следующих случаях: если до «освобождения» средний радиальный прирост составлял менее 1 см/10 лет и увеличивался в 4 и более раз, при начальном приросте 1 – 1.9 см/10 лет – в 2.5 и более раз, при 2 – 3 см/10 лет – в 1.5 и более раз.

одного лесного массива свидетельствуют о нарушениях. При этом чем большая доля переживших нарушение деревьев прореагировала на него увеличением приростов, тем больше его интенсивность (*intensity*) (Lorimer, 1980). Однако наши предшествующие работы по ели европейской показывают, что наибольший процент прореагировавших деревьев получается в результате сильного равномерного изреживания древостоя. При полной гибели участков древостоя процент прореагировавших меньше, так как освобождения проявляются только у деревьев, сохранившихся по краю окна. Так, в Центрально-Лесном заповеднике (Тверская область) наибольший процент прореагировавших елей был после урагана 1996 г. (33%), а после наиболее разрушительного урагана 1987 г., приведшего к сплошным вывалам древостоя на большой площади – лишь 15% (Пукинская, 2014).

Данные о начальных приростах ели расширяют возможности выявления нарушений прошлого. На участке, где взрослые деревья не сохранились, о нарушении могут свидетельствовать последующий «взрыв» возобновления и большие начальные приросты этого поколения.

Рассматривая кривые хода роста в течение жизни (приросты по радиусу на у.г.) елей старших возрастов в Гоначхирском, Джамагатском и Тебердинском лесничествах, можно отметить резкое и относительно синхронное (в каждом лесничестве) увеличение их радиальных приростов (рис. 2).

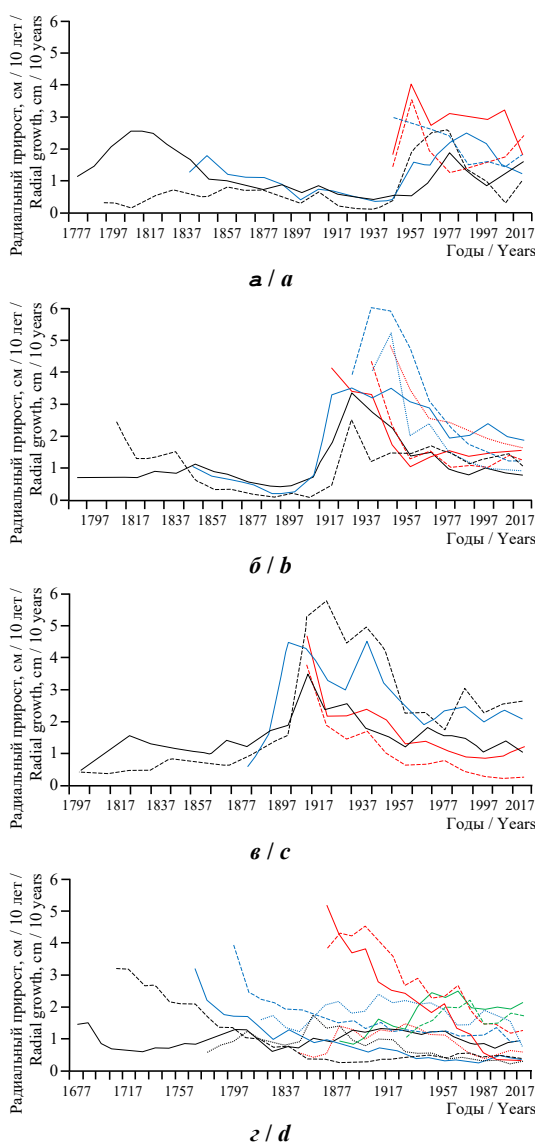


Рис. 2. Кривые хода роста модельных елей; каждая линия отражает рост одного дерева; а – Гоначхирское, б – Джамагатское, в – Тебердинское, г – Домбайское лесничества

Fig. 2. Increment curves of model spruce trees; each line reflects the growth of one tree; а – Gonachkhir, б – Jamagat, в – Teberdinsky, д – Dombai forestry

В Гоначхирском лесничестве синхронное увеличение радиальных приростов (релиз) в 2 – 5 раз приходится на 1940 – 1950-е гг. Оно затронуло около 25% деревьев старшей возрастной группы и только в Гоначхирском лесничестве. Приблизительно в этот же период увеличились приросты и у пихты. Это свидетельствует о нарушении древостоя в данный период. В Джамагатском лесничестве увеличение приростов в 3 – 6 раз произошло в 1910 – 1920 гг. у 80% сохранившихся старых деревьев. Это указывает на значительное нарушение полога в данный период. В Тебердинском лесничестве увеличение приростов в 3 – 6 раз приходится на 1880 – 1990 гг. (как у ели, так и у пихты). При этом количество прореагировавших елей составило 66%. То есть, и здесь имело место значительное нарушение. В Домбайском лесничестве увеличения радиальных приростов небольшие, с чередованием подъемов и спадов. Синхронные увеличения радиальных приростов, свидетельствующие об открытии полога, здесь отсутствуют.

Реконструкция истории древостоя. Суммируя полученные данные, можно заключить следующее. В трех из четырех обследованных лесничеств на протяжении жизни древостои испытали значительные нарушения. Об этом свидетельствуют резкое преобладание одного поколения (более 50% по числу стволов), а также большой временной интервал между основным и соседними поколениями. Такая структура характерна для древостоев, испытавших крупные нарушения (Дыренков и др., 1970; Пукинская, 2009). Кроме того, наличие примесных пионерных пород (сосны, осины) также указывает на происходившие нарушения. Помимо этого, резкие синхронные увеличения радиальных приростов указывают на наличие и время нарушений. Скачкам приростов старших деревьев соответствует появление нового поколения с большими начальными приростами (2.8 – 3.3 мм/год на у.г).

Время нарушений различно в древостоях разных лесничеств: в Тебердинском лесничестве – 1880 – 1890 гг., в Джамагатском лесничестве – 1910 – 1920 гг., в Гоначхирском лесничестве – 1940 – 1950 гг. Датируя нарушения, мы ориентируемся на периоды резкого увеличения приростов. Депрессия приростов или задержка реакции освобождения у сохранившихся деревьев, связанная с их повреждением во время нарушения древостоя (Tsvetanov et al., 2011; Izvorska et al., 2022), на Кавказе не изучалась. Эти явления проявляются обычно при ветровалах или осыпях. У подроста ели и пихты в очагах усыхания депрессия перед ускорением роста не выражена. Судя по кривым хода роста модельных елей древостоя (см. рис. 2), отложенные освобождения у некоторых деревьев имели место, а депрессия не выражена.

Разновременность освобождений в разных лесничествах заповедника означает, что нарушения были локальными. Доля прореагировавших на нарушение деревьев старшего возраста составила 66, 80 и 25% соответственно. Большой процент прореагировавших елей в Тебердинском и Джамагатском лесничествах указывает на сильное равномерное изреживание древостоя.

О природе нарушений определенно можно сказать только про древостой Гоначхирского лесничества, поскольку там сохранились пни от выборочной рубки 1940 – 1950 гг.

По поводу происхождения исходных древостоев можно сказать следующее. В Гоначхирском лесничестве высохший еловый древостой (более 100 га, рис. 3) возник в результате «взрыва» возобновления на выгоревшем склоне. О пирогенном происхождении свидетельствуют многочисленные крупные угли, однородность древостоя, равномерность размещения по площади, относительная одновозрастность (68% елей в возрасте 214 – 250 лет), тонкий почвенный слой, примесь сосны Коха. Кроме того, этот древостой выделяется наименьшей примесью пихты.



Рис. 3. Усохший древостой на склоне в Гоначхирском лесничестве (серого цвета – ель (сухостой), зеленого – пихта (живая))

Fig. 3. A dried-up stand at the slope in the Gonachkhir forestry (gray – *Picea orientalis* (dead), green – *Abies nordmanniana* (living))

В Домбайском лесничестве древостой, по-видимому, сформировался в результате постепенного зарастания (в течение 350 лет) безлесного пространства (лугов и пустошей). На это указывают небольшая густота древостоя и наличие полян; большие начальные приросты всех возрастных групп елей (2.1 – 2.6 мм/год на у.г.); равномерный возрастной ряд без взрывов возобновления; равномерный ход роста елей, как в отсутствие конкуренции. О древостоях Джамагатского и Тебердинского лесничеств можно сказать только, что, судя по начальным приростам, старшие ели выросли, скорее всего, под разреженным пологом древостоя (см. табл. 4, рис. 2).

Перспективы восстановления темнохвойного леса после массового усыхания ели. К 2019 г., спустя 7 лет после начала массового усыхания ели, большинство очагов усыхания затухли, отмечены единичные действующие короедные очаги. Живых елей верхних ярусов почти не осталось. В небольшом количестве они сохранились в Домбайском лесничестве в смешанных древостоях из ели, пихты и бука.

В ближайшей перспективе (после вывала сухостоя, который уже происходит) пробные площади будут представлять собой редкостойный пихтарник на 3 пробных площадях (ПП № 13-17; 2-19; 8-17), пихтарник с буком (на ПП № 6-17, где много крупного подроста бука), а большинство пробных площадей (9 шт.) станут рединами с отдельными пихтами.

Имеющееся возобновление темнохвойных пород размещено крайне неравномерно. Например, численность подроста ели на пробных площадях колеблется от 0 до 19040 шт./га (см. табл. 1). Количество подроста на половине пробных площадей

меньше численности исходного древостоя (довольно равномерно распределенного, кроме Домбайского лесничества). По нашим подсчетам, возобновлением темнохвойных пород сейчас обеспечена пятая часть площади очагов усыхания. Оно располагается неровными полосами вдоль склонов (сверху вниз), а на пологих участках – куртинами. Жизненность подроста резко улучшилась после усыхания древостоя.

На Кавказе (как и во многих районах совместного произрастания видов ели и пихты) пихта со временем вытесняет ель и пихтарник является заключительной стадией развития темнохвойных лесов (Орлов, 1951; Разумовский, 2011)**. Поэтому переход к пихтарнику на наших пробных площадях после усыхания ели можно рассматривать как шаг вперед в сукцессионном развитии. Аналогичные ускорение или замедление сукцессии известны и в Средней полосе России для ели европейской. Например, рубка приспевающего или перестойного ельника неморально-травного приводит к предыдущим или последующим стадиям динамики елового леса, с доминированием мелколиственных или широколиственных пород.

Сопоставляя приведенные в табл. 1 данные по численности лесообразующих пород на пробных площадях, можно сказать, что до усыхания на большинстве ПП соотношение ели и пихты в древостое и подросте было относительно стабильным. Ель составляла 74% в древостое и 64% в подросте; пихта – 26 и 17% соответственно. После усыхания в категории «всходы» (возобновление до 30 см высотой) заметна тенденция к усилению пихты и ослаблению ели. Это связано, как мы считаем, в первую очередь с недостатком семян ели. Участие ели снизилось до 22%, а пихты выросло до 58%. Однако по всходам судить о будущем составе древостоя сложно. Участие ели и пихты в подросте и древостое будет зависеть от выживаемости в новых условиях, хода последующего возобновления темнохвойных и лиственных пород.

В настоящее время для естественного возобновления тебердинских пихто-ельников необходимо сохранить имеющийся темнохвойный подрост и не препятствовать появлению последующего. Как показали исследования в темнохвойных лесах в горах Центральной Европы, активное вмешательство (санитарные рубки) в условиях эпифитотии не ускоряет затухание очагов типографа (Vanická et al., 2020; Forga, Balog, 2021). Одновременно оно травмирует имеющийся подрост, способствуя разрастанию светолюбивых видов нижних ярусов, приводит к задержанию почвы и задерживает лесовозобновительный процесс (Jonášová, Prach, 2004, 2008; Fischer et al., 2015).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Древостои двух из четырех лесничеств Тебердинского заповедника возникли на безлесном пространстве (250 и 350 лет назад). В дальнейшем три из четырех претерпели по одному сильному, но локальному нарушению в течение своего существования. Реконструкция истории темнохвойных древостоев обследованных лесничеств показывает высокую способность к естественному самовосстановле-

** Правда, Н. И. Теринов считает, что сторонников того, что пихта вытесняет ель примерно столько же, как и того, что ель вытесняет пихту (Теринов, 1970).

нию тебердинских пихто-ельников после крупных нарушений. Наличие жизнеспособного подроста также убеждает в том, что и после современного усыхания темнохвойные леса способны к самовосстановлению.

Современное усыхание ели восточной в результате короедной эпифитотии имеет значительно большие масштабы нарушений как по площади (охватывает все лесничество), так и по степени разрушения древостоя (елей верхних ярусов почти не осталось). Этим оно принципиально отличается от нарушений прошлого. В такой ситуации особенно негативно будет сказываться нехватка семян ели, поэтому сохранение предварительного хвойного подроста особенно актуально.

В условиях потепления климата и продолжающегося таяния ледников пока не понятно, будет ли успешным восстановление темнохвойного леса. В этой связи тем более важно невмешательство человека в естественный ход лесовозобновления. Как показал опыт изучения усохших пихто-ельников в Центральной Европе, естественное восстановление их возможно только без вмешательства человека.

В настоящее время Тебердинский заповедник представляет собой уникальный опыт по проверке на прочность и устойчивость естественных лесных экосистем в условиях глобального потепления.

Автор выражает благодарность за помощь при сборе материала и определении породы сухостоя сотрудникам лаборатории Общей геоботаники Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН Н. С. Ликсаковой, Д. С. Кессель и М. В. Нештатеву.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абатуров А. В., Меланхолин П. Н. Естественная динамика леса на постоянных пробных площадях в Подмоскowie. Тула : Гриф и К, 2004. 336 с.

Власенко В. И. Усыхающие ельники среднего Сихотэ-Алиня // Ритмы и катастрофы в растительном покрове Дальнего Востока. Владивосток : Ботанический сад-институт Дальневосточного отделения РАН, 2005. С. 129 – 135.

Джапаридзе Т. М. Рост и развитие подроста ели и пихты при разных режимах освещения // Состояние возобновления и пути формирования молодняков на концентрированных вырубках Северо-Запада Европейской части СССР: тезисы докладов к Всесоюзному совещанию. Архангельск : Архангельский ин-т леса и лесохимии, 1971. С. 283 – 285.

Дыренков С. А., Чертов О. Г., Кобак Э. О., Шергольд О. Э., Канисов Г. Н. Структура и динамика ненарушенных древостоев средне- и южнотажных ельников Пермской области // Леса Урала и хозяйство в них. Свердловск : Средне-Уральское книжное изд-во, 1970. Вып. 5. С. 71 – 74.

Кузнецов Н. А. Задвинские ельники. К вопросу о массовом подсыхании ели и в связи с ним о некоторых изменениях в хозяйстве пиловочных дач // Лесной журнал. 1912. № 10. С. 1164 – 1204.

Куренцов А. И. К вопросу об усыхании аянской ели в горах Сихотэ-Алиня // Комаровские чтения. 1950. Вып. II. С. 3 – 19.

Курнаев С. Ф. Лесорастительное районирование СССР. М. : Наука, 1973. 202 с.

Малахова Е. Г., Лямцев Н. И. Распространение и структура очагов усыхания еловых лесов Подмоскowie в 2010 – 2012 годах // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. 2014. № 207. С. 193 – 201.

Манько Ю. И., Гладкова Г. А. О факторах усыхания елово-пихтовых лесов на Дальнем Востоке // Лесоведение. 1995. № 2. С. 3 – 12.

Манько Ю. И., Гладкова Г. А. Основные итоги изучения усыхания пихтово-еловых лесов на российском Дальнем Востоке // Региональные основы организации и ведения лесного хозяйства. Хабаровск : Дальневосточный НИИ лесного хозяйства, 2001. Вып. 35. С. 137 – 166.

Методические рекомендации по проведению государственной инвентаризации лесов. Утверждены приказом № 472 Рослесхоза от 10.11.2011 г. М., 2011. С. 119 – 120.

Метревели П. А. Некоторые особенности строения, роста и развития темно-хвойных лесов // Вестник Грузинского ботанического общества. 1966. № 3. С. 60 – 72.

Милюков Ф. Н., Гвоздецкий Н. А. Физическая география СССР. М. : Мысль, 1969. 250 с.

Неволин О. А., Грицынин А. Н., Торхов С. В. О распаде и гибели высоковозрастных ельников в Березниковском лесхозе Архангельской области // Лесной журнал. 2005. № 6. С. 7 – 22.

Орлов А. Я. Взаимоотношения кавказской пихты и восточной ели на Северном Кавказе // Бюллетень МОИП. Отдел биологический. 1949. Т. 65, вып. 2. С. 81 – 90.

Орлов А. Я. Темнохвойные леса Северного Кавказа. М. : Изд-во АН СССР, 1951. 256 с.

Пукинская М. Ю. Формирование еловых древостоев на сплошных вывалах Центрально-Лесного заповедника и проблема естественного восстановления ельников // Ботанический журнал. 2009. Т. 94, № 11. С. 1657 – 1672.

Пукинская М. Ю. К методике изучения естественных нарушений в еловых лесах по дендрохронограммам // Ботанический журнал. 2014. Т. 99, № 6. С. 690 – 701.

Пукинская М. Ю. Очаговое усыхание ели в южнотаежных ельниках // Ботанический журнал. 2016. Т. 101, № 6. С. 650 – 671.

Пукинская М. Ю. Возобновление темнохвойных пород в очагах усыхания ели восточной (*Picea orientalis* (L.) Link.) в Тебердинском заповеднике (Западный Кавказ) // Ботанический журнал. 2021. Т. 106, № 12. С. 1167 – 1179.

Пукинская М. Ю., Кессель Д. С., Щукина К. В. Усыхание пихто-ельников Тебердинского заповедника // Ботанический журнал. 2019. Т. 104, № 3. С. 337 – 362.

Разумовский С. М. Труды по экологии и биогеографии (полное собрание сочинений). М. : Т-во науч. изд. КМК, 2011. 722 с.

Розенберг В. А. Некоторые вопросы развития пихтово-еловых лесов южного Сихотэ-Алиня // Вопросы сельского и лесного хозяйства Дальнего Востока. Владивосток : Приморское книжное изд-во, 1961. № 3. С. 195 – 215.

Соснин Л. И. Восточная ель в Кавказском заповеднике // Охрана природы. 1949. № 7. С. 123 – 129.

Теринов Н. И. Влияние деятельности человека на увеличение пихты в составе темнохвойно-широколиственных лесов Среднего Урала // Лесообразовательные процессы на Урале. Свердловск : УНЦ АН СССР, 1970. С. 124 – 142.

Тумаджанов И. И. Лесная растительность долины Теберды в свете послеледниковой истории развития фитоценозов // Труды Тбилисского ботанического института. 1947. Т. 11. С. 3 – 106.

Федоров Н. И. Основные факторы региональных массовых усыханий ели в лесах Восточной Европы // Грибные сообщества лесных экосистем: материалы координационных исследований. Петрозаводск : Карельский научный центр РАН, 2000. С. 252 – 291.

Хаустов Л. В. Определение возраста ели по виду коры // Лесное хозяйство. 1955. № 8. С. 82 – 84.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб. : Мир и семья-95, 1995. 992 с.

Andrei S., Ifrim I.-L. *Ips infestation* – a global problem for coniferous in the face of climate change // Scientific Study & Research. Chemistry & Chemical Engineering, Biotechnology, Food Industry. 2021. Vol. 22, № 2. P. 245 – 261.

Čada V., Svoboda M., Janda P. Dendrochronological reconstruction of the disturbance history and past development of the mountain Norway spruce in the Bohemian forest, Central Europe // Forest Ecology and Management. 2013. Vol. 295. P. 59 – 68.

Fischer A., Fischer H. S., Kopecký M., Macek M., Wild J. Small changes in species composition despite stand-replacing bark beetle outbreak in *Picea abies* mountain forests // Canadian Journal of Forest Research. 2015. Vol. 45, № 9. P. 1164 – 1171.

Fora C. G., Balog A. The Effects of the management strategies on spruce bark beetles populations (*Ips typographus* and *Pityogenes chalcographus*), in Apuseni Natural Park, Romania // Forests. 2021. Vol. 12. Article number 760. <https://doi.org/10.3390/f12060760>

Izworska K., Muter E., Fleischer P., Zielonka T. Delay of growth release after a windthrow event and climate response in a light demanding species (European larch *Larix decidua* Mill.) // Trees. 2022. Vol. 36, iss. 1. P. 427 – 438. <https://doi.org/10.1007/s00468-021-02218-4>

Jonášová M., Prach K. Central-European mountain spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) forests: Regeneration of tree species after a bark beetle outbreak // Ecological Engineering. 2004. Vol. 23, iss. 1. P. 15–27.

Jonášová M., Prach K. The influence of bark beetles outbreak vs. salvage logging on ground layer vegetation in Central European mountain spruce forests // Biological Conservation. 2008. Vol. 141, iss. 6. P. 1525 – 1535.

Lorimer C. G. Age structure and disturbance history of a Southern Appalachian Virgin forest // Ecology. 1980. Vol. 61, iss. 5. P. 1169 – 1184.

Mezeia P., Jakuša R., Pennerstorfer J., Havašová M., Škvareninad J., Ferenčíke J., Slivinský J., Bičárová S., Bilčík D., Blaženec M., Netherer S. Storms, temperature maxima and the Eurasian spruce bark beetle *Ips typographus* – An infernal trio in Norway spruce forests of the Central European High Tatra Mountains // Agricultural and Forest Meteorology. 2017. Vol. 242. P. 85 – 95.

Stoffel M., Bollschweiler M. Tree-ring analysis in natural hazards research – An overview // Natural Hazards and Earth System Sciences. 2008. Vol. 8, iss. 2. P. 187 – 202.

Svoboda M., Janda P., Nagel T. A., Fraver S., Rejaek J., Bace R. Disturbance history of an old-growth sub-alpine *Picea abies* stand in the Bohemian Forest Czech Republic // Journal of Vegetation Science. 2011. Vol. 23, iss. 1. P. 86 – 97. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2011.01329.x>

Tsvetanov N., Nikolova N., Panayotov M. Trees reaction after windthrow recorded in tree rings of pristine *Picea abies* forest "Parangalitsa" // Tree Rings in Archaeology, Climatology and Ecology. Vol. 9. Proceedings of the Dendrosymposium 2010 (April 22nd – 25th, 2010 in Freiburg, Germany). Potsdam : GeoForschungsZentrum, 2011. P. 89 – 96.

Vanická H., Holušaa J., Resnerová K., Ferenčík J., Potterfc M., Vělea A., Grodzkif W. Interventions have limited effects on the population dynamics of *Ips typographus* and its natural enemies in the Western Carpathians (Central Europe) // Forest Ecology and Management. 2020. Vol. 470 – 471. Article number 118209. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118209>

Zielonka T., Holeksa J., Fleischer P., Kapusta P. A tree-ring reconstruction of wind disturbances in a forest of the Slovakian Tatra Mountains, Western Carpathians // Journal of Vegetation Science. 2010. Vol. 21, iss. 1. P. 31 – 42. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2009.01121.x>

Reconstruction of the dynamics of the dark coniferous forests of the Teberdinsky Nature Reserve and prospects for their natural recovery after mass drying out

M. Yu. Pukinskaya

Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences
2 Prof. Popova St., Saint Petersburg 197376, Russia

Received: 21 December 2021 / revised: 16 May 2022 / accepted: 27 May 2022

Abstract. A study was made of the mass drying of the eastern spruce (*Picea orientalis* (L.) Link) in the Teberdinsky Nature Reserve (North Caucasus). The main cause of the drying was an outbreak of the number of bark beetle (*Ips typographus* L.) whose mass reproduction occurred in the hot seasons of 2012 and 2015. The existing undergrowth was not affected. By 2019, 7 years after the beginning of the mass drying of spruce, most of the groups of drying had died out, single active bark beetle foci were noted. There are almost no live spruces of the upper tiers left. In small numbers, they have been preserved in the Dombai forestry in mixed stands of *Picea orientalis* (L.) Link, *Abies nordmanniana* (Stev.) Spach and *Fagus orientalis* Lipsky. As our study showed, the stands of two of the four forest areas of the reserve originated in a treeless space (250 and 350 years ago). Subsequently, three of the four underwent one strong, but local disturbance during their existence. Reconstruction of the history of dark coniferous stands of the surveyed forest areas shows a high ability for natural self-healing of the Teberdinsky fir-spruce forests after massive disturbances. In the near future (after the fall of dead wood, which is already happening), the stands of sample plots will be a sparse forest from *Abies* or *Abies* with *Fagus*, and most of the sample plots will become open stands with single *Abies* trees. The modern mass drying of the eastern spruce as a result of bark-borne epiphytotics has a much larger scale of disturbances both in the area and in the degree of destruction of the stand. This is fundamentally different from the disturbances of the past. In such a situation, the shortage of seeds will have a particularly negative impact. Therefore, the preservation of preliminary coniferous undergrowth is especially important.

Keywords: *Picea orientalis*, dynamics of spruce forests, drying out of spruce forests, *Ips typographus*, Teberdinsky reserve

Funding. The work was carried out on the planned theme of the Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences “Vegetation of European Russia and Northern Asia: Diversity, dynamics, principles of organization” (No. 121032500047-1).

For citation: Pukinskaya M. Yu. Reconstruction of the dynamics of the dark coniferous forests of the Teberdinsky Nature Reserve and prospects for their natural recovery after mass drying out. *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2022, no. 4, pp. 431–451 (in Russian). <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2022-4-431-451>

✉ *Corresponding author.* Laboratory of Vegetation Science of the Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Science, Russia.

ORCID and e-mail addresses: Mariya Yu. Pukinskaya: <https://orcid.org/0000-0002-3493-2418>, pukinskaya@gmail.com.

REFERENCES

- Abaturov A. V., Melankholin P. N. *Estestvennaia dinamika lesa na postoiannykh probnykh ploshchadiakh v Podmoskov'e* [Natural Dynamics of the Forest on Permanent Trial Areas in the Moscow Region]. Tula, Grif i K Publ., 2004. 336 p. (in Russian).
- Vlasenko V. I. Shrinking spruce forests of middle Sikhote-Alin. In: *Rhythms and Catastrophes in the Vegetation Cover of the Far East*. Vladivostok, Botanical Garden-Institute of the Far Eastern Branch of the RAS Publ., 2005, pp. 129–135 (in Russian).
- Dzhaparidze T. M. Growth and development of fir undergrowth under different lighting conditions. In: *Sostoianie vozobnovleniia i puti formirovaniia molodniakov na kontsentriruvannykh vyrubkakh Severo-Zapada Evropeiskoi chasti SSSR: tezisy dokladov k Vsesoiuznomu soveshcha-niiu* [The State of Renewal and Ways of Formation of Young Trees in the Concentrated Cuttings of the North-West of the European part of the USSR: Abstracts of Reports to the All-Union Meeting]. Arkhangel'sk, Arkhangel'skii institut lesa i lesokhimii Publ., 1971, pp. 283–285 (in Russian).
- Dyrenkov S. A., Chertov O. G., Kobak E. O., Shergold O. E., Kanisov G. N. Structure and dynamics of undisturbed stands of middle and Southern taiga spruce forests of the Perm region. In: *Lesa Urala i khoziaistvo v nikh* [Forests of the Urals and the Economy in Them]. Sverdlovsk, Sredne-Ural'skoe knizhnoe izdatel'stvo, 1970, iss. 5, pp. 71–74 (in Russian).
- Kuznetsov N. A. Zadvinskii spruce forests. On the issue of mass drying and in connection with it about some changes in the household of log houses. *Lesnoy zhurnal*, 1912, no. 10, pp. 1164–1204 (in Russian).
- Kurentsov A. I. On the issue of drying of the Ayan spruce in the Sikhote-Alin mountains. *Komarovskiye chteniya*, 1950, iss. II, pp. 3–19 (in Russian).
- Kurnaev S. F. *Lesorastitel'noe raionirovanie SSSR* [Forest-growing Zoning of the USSR]. Moscow, Nauka Publ., 1973. 202 p. (in Russian).
- Malakhova E. G., Lyamtsev N. I. Extent and structure of Moscow region spruce forest die-back in 2010–2012. *Izvestia Sankt-Peterburgskoy lesotekhnicheskoy akademii*, 2014, no. 207, pp. 193–201 (in Russian).
- Manko Yu. I., Gladkova G. A. On the factors of drying of spruce-fir forests in the Far East. *Lesovedenie*, 1995, no. 2, pp. 3–12 (in Russian).
- Manko Yu. I., Gladkova G. A. The main results of the study of the drying out of fir-spruce forests in the Russian Far East. In: *Regional'nye osnovy organizatsii i vedeniia lesnogo khoziaistva* [Regional Fundamentals of Forestry Organization and Management]. Khabarovsk, Dal'nevostochnyi NII lesnogo khoziaistva Publ., 2001, iss. 35, pp. 137–166 (in Russian).
- Metodicheskie rekomendatsii po provedeniiu gosudarstvennoi inventarizatsii lesov. Utverzhdeny prikazom № 472 Rosleskhoza ot 10.11.2011 g.* [Methodical Recommendations on the State Forest Inventory Conduct. Approved by Order No. 472 of the Federal Forestry Agency of 10 November 2011]. Moscow, 2011, pp. 119–120 (in Russian).
- Metreveli P. A. Some features of the structure, growth and development of dark coniferous forests. *Vestnik Gruzinskogo botanicheskogo obshchestva*, 1966, no. 3, pp. 60–72 (in Russian).
- Milkov F. N., Gvozdetsky N. A. *Fizicheskaiia geografiia SSSR* [Physical Geography of the USSR]. Moscow, Mysl' Publ., 1969. 250 p. (in Russian).
- Nevolin O. A., Gritsynin A. N., Torkhov S. V. On decay and downfall of over-mature spruce forests in Beresnik forestry unit of Arkhangelsk region. *Lesnoy zhurnal*, 2005, no. 6, pp. 7–22 (in Russian).
- Orlov A. Ya. The relationship of Caucasian fir and Eastern spruce in the North Caucasus. *Bulletin of Moscow Society of Naturalists, Biological Series*, 1949, vol. 65, iss. 2, pp. 81–90 (in Russian).

Orlov A. Ya. *Temnokhvoinye lesa Severnogo Kavkaza* [Dark Coniferous Forests of the North Caucasus]. Moscow, Izdatel'stvo AN SSSR, 1951. 256 p. (in Russian).

Pukinskayaa M. Yu. Spruce stands forming in storm gaps of Central Forest Reserve and problem of spruce forest natural regeneration. *Botanicheskii zhurnal*, 2009, vol. 94, no. 11, pp. 1657–1672 (in Russian).

Pukinskayaa M. Yu. On the methods of studying natural disturbances in spruce forests by dendrochronograms. *Botanicheskii zhurnal*, 2014, vol. 99, no. 6, pp. 690–701 (in Russian).

Pukinskayaa M. Yu. The group spruce decline in forests of south taiga. *Botanicheskii zhurnal*, 2016, vol. 101, no. 6, pp. 650–671 (in Russian).

Pukinskayaa M. Yu. Regeneration of dark coniferous species in the groups of *Picea orientalis* (Pinaceae) drying in the Teberda Nature Reserve (Western Caucasus). *Botanicheskii zhurnal*, 2021, vol. 106, no. 12, pp. 1167–1179 (in Russian).

Pukinskayaa M. Yu., Kessela D. S., Shchukina K. V. Drying of fir-spruce forests of the Teberda Nature Reserve. *Botanicheskii zhurnal*, 2019, vol. 104, no. 3, pp. 337–362 (in Russian).

Razumovskiy S. M. *Trudy po ekologii i biogeografii (polnoe sobranie sochinenii)* [Works on Ecology and Biogeography (Complete Works)]. Moscow, KMK Scientific Press Ltd., 2011. 722 p. (in Russian).

Rozenberg V. A. Some issues of development of fir-spruce forests of the southern Sikhote-Alin. *Voprosy sel'skogo i lesnogo khoziaistva Dal'nego Vostoka* [Issues of Agriculture and Forestry of the Far East]. Vladivostok, Primorskoe knizhnoe izdatel'stvo, 1961, no. 3, pp. 195–215 (in Russian).

Sosnin L. I. Eastern spruce in the Caucasian Reserve. *Okhrana prirody*, 1949, no. 7, pp. 123–129 (in Russian).

Terinov N. I. The influence of human activity on the increase of fir in the composition of dark coniferous broad-leaved forests of the Middle Urals. In: *Lesoobrazovatel'nye protsessy na Urale* [Forest Formation Processes in the Urals]. Sverdlovsk, UNTs AN SSSR Publ., 1970, pp. 124 – 142 (in Russian).

Tumadzhyanov I. I. Forest vegetation of the Teberdy valley in the light of the post-glacial history of phytolandscapes development. *Trudy Tbilisskogo botanicheskogo instituta*, 1947, vol. 11, pp. 3 – 106 (in Russian).

Fedorov N. I. The main factors of regional mass drying of spruce in the forests of Eastern Europe. In: *Fungal Communities of Forest Ecosystems. Materials of Coordination Studies*. Petrozavodsk, Karelian Scientific Center of the Russian Academy of Sciences Publ., 2000, pp. 252–291 (in Russian).

Khaustov L. V. Determining the age of spruce by the type of Bark. *Lesnoe khoziaistvo*, 1955, no. 8, pp. 82–84 (in Russian).

Czerepanov S. K. *Vascular Plants of Russia and Adjacent States (the former USSR)*. Saint Petersburg, Mir i sem'ia-95 Publ., 1995. 992 p. (in Russian).

Andrei S., Ifrim I.-L. *Ips infestation – a global problem for coniferous in the face of climate change. Scientific Study & Research. Chemistry & Chemical Engineering, Biotechnology, Food Industry*, 2021, vol. 22, no. 2, pp. 245–261.

Čada V., Svoboda M., Janda P. Dendrochronological reconstruction of the disturbance history and past development of the mountain Norway spruce in the Bohemian forest, Central Europe. *Forest Ecology and Management*, 2013, vol. 295, pp. 59–68.

Fischer A., Fischer H. S., Kopecký M., Macek M., Wild J. Small changes in species composition despite stand-replacing bark beetle outbreak in *Picea abies* mountain forests. *Canadian Journal of Forest Research*, 2015, vol. 45, no. 9, pp. 1164–1171.

Fora C. G., Balog A. The Effects of the management strategies on spruce bark beetles populations (*Ips typographus* and *Pityogenes chalcographus*), in Apuseni Natural Park, Romania. *Forests*, 2021, vol. 12, article number 760. <https://doi.org/10.3390/f12060760>

Izworska K., Muter E., Fleischer P., Zielonka T. Delay of growth release after a windthrow event and climate response in a light demanding species (European larch *Larix decidua* Mill.). *Trees*, 2022, vol. 36, iss. 1, pp. 427–438. <https://doi.org/10.1007/s00468-021-02218-4>

Jonášová M., Prach K. Central-European mountain spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) forests: Regeneration of tree species after a bark beetle outbreak. *Ecological Engineering*, 2004, vol. 23, iss. 1, pp. 15–27.

Jonášová M., Prach K. The influence of bark beetles outbreak vs. salvage logging on ground layer vegetation in Central European mountain spruce forests. *Biological Conservation*, 2008, vol. 141, iss. 6, pp. 1525–1535.

Lorimer C. G. Age structure and disturbance history of a Southern Appalachian Virgin forest. *Ecology*, 1980, vol. 61, iss. 5, pp. 1169–1184.

Mezeia P., Jakuša R., Pennerstorfer J., Havašová M., Škvareninad J., Ferenčíke J., Slivinský J., Bičárová S., Bilčík D., Blaženec M., Netherer S. Storms, temperature maxima and the Eurasian spruce bark beetle *Ips typographus* – An infernal trio in Norway spruce forests of the Central European High Tatra Mountains. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2017, vol. 242, pp. 85–95.

Stoffel M., Bollschweiler M. Tree-ring analysis in natural hazards research – An overview. *Natural Hazards and Earth System Sciences*, 2008, vol. 8, iss. 2, pp. 187–202.

Svoboda M., Janda P., Nagel T. A., Fraver S., Rejaek J., Bace R. Disturbance history of an old-growth sub-alpine *Picea abies* stand in the Bohemian Forest Czech Republic. *Journal of Vegetation Science*, 2011, vol. 23, iss. 1, pp. 86–97. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2011.01329.x>

Tsvetanov N., Nikolova N., Panayotov M. Trees reaction after windthrow recorded in tree rings of pristine *Picea abies* forest "Parangalitsa". *Tree Rings in Archaeology, Climatology and Ecology. Vol. 9. Proceedings of the Dendrosymposium 2010 (April 22nd – 25th, 2010 in Freiburg, Germany)*. Potsdam, GeoForschungsZentrum, 2011, pp. 89–96.

Vanická H., Holuša J., Resnerová K., Ferenčík J., Potterfc M., Vélea A., Grodzkif W. Interventions have limited effects on the population dynamics of *Ips typographus* and its natural enemies in the Western Carpathians (Central Europe). *Forest Ecology and Management*, 2020, vol. 470–471, article number 118209. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118209>

Zielonka T., Holeksa J., Fleischer P., Kapusta P. A tree-ring reconstruction of wind disturbances in a forest of the Slovakian Tatra Mountains, Western Carpathians. *Journal of Vegetation Science*, 2010, vol. 21, iss. 1, pp. 31–42. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2009.01121.x>

Оригинальная статья

УДК 591.9(4-013)

<https://doi.org/10.35885/1684-7318-2022-4-452-473>

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И СТРУКТУРА НАСЕЛЕНИЯ ПТИЦ СЕВЕРНОЙ ЕВРАЗИИ В ПЕРВОЙ ПОЛОВИНЕ ЛЕТА

Ю. С. Равкин , И. Н. Богомолова

Институт систематики и экологии животных СО РАН

Россия, 630091, г. Новосибирск, ул. Фрунзе, д. 11

Поступила в редакцию 04.10.2022 г., после доработки 05.11.2022 г., принята 05.11.2022 г.

Аннотация. Для выявления особенностей распределения птиц Северной Евразии проанализированы усреднённые за первую половину лета (16.05 – 15.07) результаты учётов, проведённых в период с 1880 по 2019 гг. (с перерывами и преимущественно с 1960 г.). В сборе материала участвовали 354 исследователя (в течение 110 лет). Обработка данных проведена с использованием методов многомерной статистики, включая кластерный анализ и линейную качественную аппроксимацию матриц связи. Классификация видов птиц по их распределению учитывает 42% его сходства. При вдвое большем числе проанализированных видов, значительно большем количестве обследованных местообитаний и площади исследованной территории (в сравнении с ранее обследованными Восточно-Европейской и Западно-Сибирской равнинами и Алтаем) информативность представлений уменьшилась всего на 10 – 15% (в среднем на 12%). Этот уровень объяснения можно считать удовлетворительным (коэффициент корреляции – 0.65). Летнее распределение видов птиц так же, как неоднородность их распределения в целом определяют изменения гидротермического режима в зонально-поясном и провинциальном аспектах. Соотношение тепла и влаги формирует тип растительности и её продуктивность как на суше, так и в водно-околоводных местообитаниях. Специфика типа растительности территорий и акваторий, с учётом антропогенной трансформации, совпадает с неоднородностью распределения птиц и формированием орнитокомплексов в целом. С делением географического пространства на зоны, подзоны и особенно физико-географические страны изменчивость распределения птиц и их населения сопряжена в меньшей степени, занимая в иерархии значимости второе и третье места.

Ключевые слова: орнитокомплексы, территориальная неоднородность, распределение птиц, кластерный анализ, факторы среды, линейная качественная аппроксимация, Северная Евразия

Финансирование. Исследования, послужившие основой для написания данной статьи, проведены по программе ФНИ государственных академий на 2021 – 2025 гг. (проект FWGS – 2021-0002).

Для цитирования. Равкин Ю. С., Богомолова И. Н. Распределение и структура населения птиц Северной Евразии в первой половине лета // Поволжский экологический журнал. 2022. № 4. С. 452 – 473. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2022-4-452-473>

 Для корреспонденции. Лаборатория зоологического мониторинга Института систематики и экологии животных СО РАН.

ORCID и e-mail адреса: Равкин Юрий Соломонович: <https://orcid.org/0000-0002-9761-6455>, yuravkin@bk.ru; Богомолова Ирина Николаевна: <https://orcid.org/0000-0002-8806-701X>, i3335907@mail.ru.

ВВЕДЕНИЕ

Исследование, послужившее основой для написания статьи, предлагаемой вниманию читателей, выполнено в рамках факторной зоогеографии (Равкин, Ливанов, 2008). Ее особенность заключена не только в обязательном выявлении факторов среды, определяющих или объясняющих географическую изменчивость населения животных и их распределение, но и в переходе при анализе и описании в виртуальное типологическое многомерное факторное пространство из реального хорологического. Методической особенностью работ, выполняемых в рамках факторной зоогеографии, служат факторный (в математическом понимании) и кластерный анализы (последний ранее называли автоматической классификацией). После этого оценивают силу и общность связи изменчивости населения и основных структурообразующих факторов из числа, выявленных в процессе анализа и предметной интерпретации его результатов. По распределению видов оценку информативности представлений рассчитывают через дисперсию матрицы сходства, учтённую их классификацией. Эти показатели рассчитывают с помощью линейной качественной аппроксимации – одного из методов регрессионного анализа. Классификацию и оценку связи выполняют на основе матрицы коэффициентов сходства, обычно для количественных признаков.

Подобные исследования, помимо чисто познавательного, теоретического смысла, имеют и важное прикладное значение. Они сводятся к возможности вторичного использования собранных для анализа данных, составления прогнозов в пространстве для заполнения «белых пятен» на необследованных территориях по известным для них факторам среды, и во времени, для предсказаний грядущих изменений в населении животных и их распределении. Для этого используют прогнозные сведения об изменении площадей местообитаний и отличий в основных факторах среды – антропогенных и природно-географических.

Наша статья впервые дает представление о распределении и структуре населения птиц по всей территории Северной Евразии в границах СССР на 1990 г. Предшествующие обобщения были проведены лишь частично или по отдельным регионам в пределах этой территории, или выполнены без использования информации по обилию птиц в местообитаниях ранга ландшафтного урочища. Работа выполнена на огромной территории как материковой, так и на прилежащих морских акваториях и островах. В статьях, опубликованных в иностранных журналах, обычно приводят результаты анализа, проведённого в ограниченных рамках выдвинутых гипотез, которые касаются простых факторов среды и взаимоотношений отдельных видов животных. Наши подходы и методы – факторные, компонентные, кластерные традиционны в отечественных зоогеографических работах и хорошо зарекомендовали себя. Они позволяют целенаправленно выявлять не только основные факторы среды, определяющие распределение животных, но и природно-антропогенные режимы – неразделимые сочетания простых факторов. Это не только увеличивает информативность получаемых представлений, что улучшает качество получаемых прогнозов, но и сокращает время, затрачиваемое на расчёты и анализ. За рубежом такие исследования нередко проводят по квадратам (трапециям) местности, что позволяет говорить лишь о наименее изменчивых во времени

факторах (зональность, континентальность, высотная поясность). В наших исследованиях наименьшей ранговой (масштабной) единицей рассмотрения принято ландшафтное урочище. Это делает возможным проводить более детальное рассмотрение, включая влияние состава растительности и почв, минерального питания болот, степени антропогенной трансформации среды, кормности угодий, их заболоченности, водности и значимые сочетания этих факторов. В свою очередь это позволяет сократить число анализируемых факторов до целесообразного уровня рассмотрения с оптимально возможной полнотой объяснения.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Для расчётов и анализа взяты материалы из банка данных лаборатории зоологического мониторинга Института систематики и экологии животных СО РАН (Равкин, Ефимов, 2009). Значительная часть их опубликована. Всего использованы оценки обилия 649¹ видов птиц по 8335 орнитокомплексам, часть которых обследована в течение более чем одного года. В сборе материала участвовали 354 орнитолога. Все учёты проведены на территории Советского Союза в границах 1990 г. и на островах архипелага Шпицберген (Норвегия). Последние обследованы И. В. Покровской и Г. М. Тertiцким. Эти материалы включены в анализ в связи с недостатком сведений по островным арктическим тундрам.

Проведение кластерного анализа больших массивов данных сопряжено с рядом серьёзных затруднений. В предыдущих работах мы «избавлялись» от обилия материалов, усредняя их по выделам карт растительности после предварительного расчёта средних по данным, собранным в одних и тех же местообитаниях в разные годы, поскольку анализ межгодовых отличий в сообществах птиц и их распределении представляет собой отдельную задачу. Её можно решать по территориям, обследованным в течение многих лет. Большинство использованных нами данных собраны в один из сезонов.

В исследованиях, послуживших основой для написания настоящей статьи, мы попытались ничего не усреднять, за исключением материалов, собранных за один летний сезон с недельной, двухнедельной или подекадной повторностью на одних и тех же маршрутах. Для анализа использованы результаты учётов птиц с 16 мая по 15 июля в периоды с 1880 по 1907, с 1935 по 1941 и с 1945 по 2019 гг. При этом основной массив данных собран после 1960 г. Большая часть участников работ упомянута в наших предыдущих публикациях. В этой статье из-за ограниченности допустимого объёма мы упоминаем только часть обобщающих монографий и статей (Равкин Е., Равкин Ю., 2005; Жуков, 2006; Цыбулин, 2009; Торопов, Бочкарева, 2014; Железнова, Леппа, 2016; Равкин и др., 2016, 2020; Железнова, 2017; Железнова, Вартапетов, 2018; Железнова, Костылева, 2018; Климова, Торопов, 2018; Железнова и др., 2021; Ливанов, 2021). В этих публикациях приведён почти полный список участников исследований и библиографическое описание использо-

¹ Один из этих видов (*Numenius tenuirostris*) исключён из рассмотрения, поскольку встречен всего один раз (Пантелеев, 1972), при этом учётчик в личном сообщении не гарантировал правильность определения встреченной особи. Кроме того, в расчеты включена помесь *Corvus corone* и *C. cornix*, так называемая *C. corone cornix*.

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И СТРУКТУРА НАСЕЛЕНИЯ ПТИЦ СЕВЕРНОЙ ЕВРАЗИИ

ванных публикаций, откуда взяты сведения по обилию птиц. Места проведения работ показаны на рис. 1. На нём, с одной стороны, чётко видна сравнительно высокая «густота» мест проведения учётов на исследуемой территории. С другой стороны, нельзя не отметить некоторую неоднородность их распределения. Так, в окрестностях ряда городов, где больше орнитологов (Москва, Казань, Екатеринбург, Новосибирск, Томск, Владивосток), собран материал больший по числу мест проведения учётов. В ряде регионов, наоборот, количество таких участков явно недостаточно (часть Средней Азии, а также Средней, Северо-Восточной и Северо-Притихоокеанской Сибири). Однако в целом материала уже достаточно для первого варианта анализа распределения птиц на столь обширной и разнородной территории как Северная Евразия.

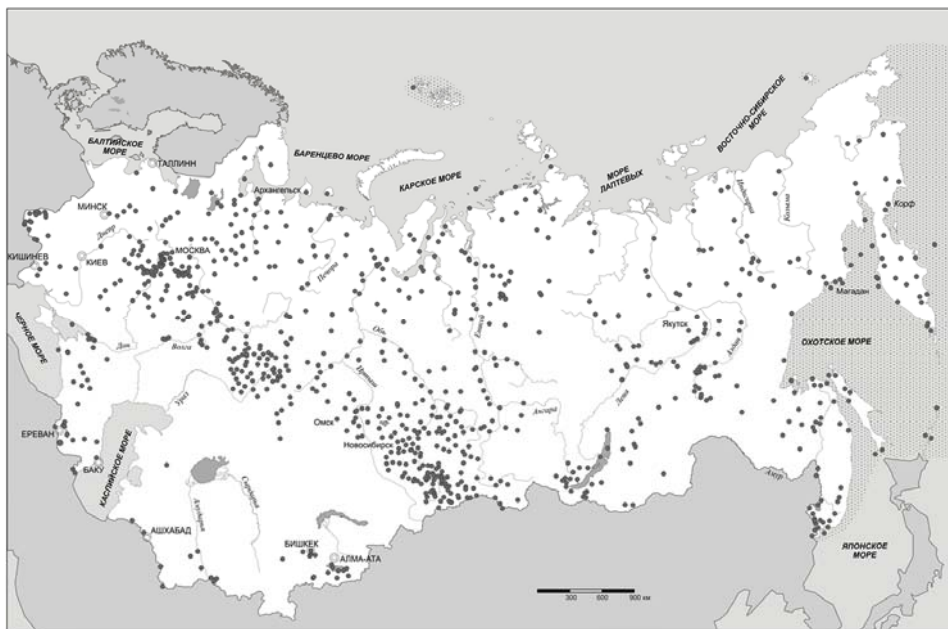


Рис. 1. Районы работ (картографическая основа – по Атласу СССР, 1983)

Fig. 1. Areas of surveys (cartographic basis – according to the Atlas of the USSR, 1983)

Методы подсчёта птиц на маршрутах и пересчёта результатов относительных учётов на площадь, в том числе в водно-околоводных местообитаниях, описаны ранее (Равкин, 1967; Равкин Е., Челинцев, 1999; Равкин, Ливанов, 2008; Равкин и др., 2020; Науе, 1949). При обработке данных для настоящего сообщения применены в основном программы факторной классификации (для групп видов со сходным распределением и выявления основных факторов среды, определяющих его или коррелирующих с ним) и линейной качественной аппроксимации для оценки информативности классификаций птиц по сходству их распределения (Куперштох, Трофимов, 1975; Трофимов, 1976; Равкин и др., 1978; Равкин, Ливанов, 2008).

Для оценки сходства в распределении ранее мы использовали качественный (ранговый) коэффициент корреляции или обычный коэффициент корреляции, при расчёте которого исключена процедура центрирования, т.к. использованная нами программа кластерного анализа не работает с отрицательными числами. Ещё одним недостатком коэффициентов корреляции можно считать увеличение значений за счёт сходства по отсутствию. Например, два вида, встреченные в двух разных местообитаниях и не встреченные в остальных, будут иметь высокую скоррелированность за счёт сходства по нулевым значениям, что противоречит предметным представлениям о сходстве в распределении. Поэтому мы использовали для оценки сходства коэффициент Жаккара для количественных признаков (Наумов, 1964) после нормирования показателей по максимальному обилию. Подробнее о методах и подходах к классификации видов написано ранее (Равкин, 1984).

Трудности проведения кластерного анализа значительных по объёму массивов информации описаны при анализе неоднородности орнитокомплексов (Равкин и др., 2022). При классификации видов птиц по сходству в распределении количество затруднений при анализе увеличивается за счёт большего числа случайных встреч птиц на близком расстоянии и недостаточности материалов по обилию редко встречающихся видов, особенно встреченных только в одном местообитании. Эти недостатки данных усугубляются при нормировании показателей, так как в случае встречи того или иного вида даже в небольшом количестве лишь в одном местообитании после нормировки оценка (доля) его максимально велика (100%), что явно не соответствует действительности. Избежать такого искажения можно переходом при анализе на баллы численности или логарифмировании значений. Однако при этом появляются другие недостатки, в частности избыточное выравнивание значений, которое приводит к огрублению представлений о различиях в распределении. Поэтому для устранения искажающего влияния при кластерном анализе видов, встреченных один раз и лишь в одном местообитании, их сначала исключали из расчетов. После этого интерпретируемость результатов существенно возросла. Выделенные кластеры стали с предметной точки зрения понятнее и определеннее, и идеализация была необходима для незначительного числа видов. После этого была проведена повторная агрегация на матрице межкластерных связей. В результате становится ясным, что деление видов птиц на типы преференции и орнитокомплексов в целом по всем видам существенно совпадает. Так стало возможным говорить о группах видов «предпочитающих»: 1 – тундры, стланики и луга в их пределах как на равнинах, так и в гольцово-подгольцовых поясах гор; 2 – леса и редколесья; 3 – относительно сухие луга, степи, полупустыни и пустыни; 4 – болота и мари; 5 – города, поселки, свалки; 6 – реки и материковые водоемы; 7 – моря и территории птичьих базаров. После этого разделения виды были вновь подвергнуты кластерному анализу и идеализации разбиения. Затем каждый тип распределения отдельно был вновь подвергнут кластерному анализу с последующей идеализацией. Виды, встреченные лишь в одном местообитании, были экспертно разнесены по выделенным подтипам. На этом кластеризация и идеализация были завершены. В результате мы получили двухуровневую классификацию, где

все виды были разделены на типы и подтипы предпочтения (предпочтения местобитаний при распределении).

В принципе нередко были ситуации объединения в один таксон при кластеризации трёх и более групп видов, которые в идеальном случае чётко различались ранее, но при значительном материале в выборке появляется много переходных вариантов, за счёт которых совокупность их не может быть разделена по условиям использованного алгоритма. Игнорирование таких случаев снижает информативность представлений за счёт разнородности состава «сборного» таксона и объединения части «чистых» проб, нередко близких к другим совокупностям. Для отображения таких случаев помогла бы программа с выделением таксонов, входящих одновременно в разные группы. Но такие программы классификации нам не известны. В экономической географии в таких ситуациях используют понятие о кондоминиумах, т.е. территориях с двойным подчинением (Энциклопедический словарь ..., 1968). Поэтому при классифицировании видов птиц по сходству их распределения мы выделили такой кондоминиум. В него вошли водоплавающие материковых водоёмов и рек, включая *Anseriformes*, *Phalaropinae*, *Phalacrocoracidae*, *Gaviidae*, *Podicipitiformes*, *Stercorariidae*, *Larinae*, *Sternidae* и *Fulica atra*, а также *Haliaeetus albicilla*, *Pandion haliaetus* и *Cinclus cinclus*. Помимо этого, оценена связь разделения по типам фауны. Оценка информативности этих представлений приведена в завершающей части статьи.

Названия видов птиц даны по А. И. Иванову (1976), кроме отдельных, позднее описанных видов, а типов фауны – по Б. К. Штегману (1938) с некоторыми дополнениями.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Классификация видов птиц по сходству распределения в первой половине лета

Птицы, предпочитающие² местообитания³

1 – тундрово-стланиковые (кроме арчовых) и луга в их пределах (106 видов):

1.1 – тундры, болота, луга арктических островов и от Урала до Тихого океана (68 видов — *Gavia stellata*, *G. adamsi*, *G. arctica*, *G. pacifica*, *Ciconia nigra*, *Cygnus bewickii*, *Anser albifrons*, *A. erythropus*, *A. fabalis*, *A. fabalis brachyrhynchus*, *Chen caerulescens*, *Branta canadensis*, *B. leucopsis*, *B. bernicla*, *Rufibrenta ruficollis*, *Polyptila stelleri*, *Somateria mollissima*, *S. spectabilis*, *Aythya marila*, *Melanitta nigra*, *M. americana*, *Clangula hyemalis*, *H. albicilla*, *Buteo lagopus*, *Falco peregrinus*, *Lagopus mutus*, *L. lagopus*, *Grus canadensis*, *G. leucogeranus*, *Squatarola squatarola*, *Pluvialis dominica*, *Pl. apricarius*, *Tringa erythropus*, *Phalaropus lobatus*, *Ph. fulicarius*, *Arenaria interpres*, *Philomachus pugnax*, *Calidris minutus*, *C. ruficollis*, *C. ferruginea*, *C. alpina*, *C. bairdi*, *C. maritima*, *C. acuminata*, *C. tenuirostris*, *C. canutus*, *C. ptilocne-*

² Термин «предпочитающие» не совсем корректен, точнее принципу классификации видов соответствует понятие «имеющие наибольшее перекрытие в предпочитаемых местообитаниях», то есть это не максимальное их предпочтение.

³ 1 – 7 – типы распределения птиц; 1.1 – 7.3 – подтипы.

mis, *C. melanotos*, *C. alba*, *Tryngites subruficollis*, *Limosa lapponica*, *Limnodromus griseus*, *L. semipalmatus*, *Stercorarius pomarinus*, *S. parasiticus*, *S. longicaudus*, *Larus fuscus*, *L. marinus*, *Pagophila eburnea*, *Rhodostethia rosea*, *Xema sabini*, *Sterna paradisaea*, *Nyctea scandiaca*, *Anthus gustavi*, *A. pratensis*, *A. cervina*, *Calcarius lapponicus*, *Plectrophenax nivalis*);

1.2 – тундры Алтае-Саянские (36 – *Haliaeetus leucoryphus*, *Buteo hemilasius*, *Aquila chrysaetos*, *Gypaetus barbatus*, *Aegypius monachus*, *Gyps fulvus*, *G. himalayensis*, *Tetraogallus himalayensis*, *T. altaicus*, *Perdix daurica*, *Charadrius mongolus*, *Eudromias morinellus*, *Gallinago stenura*, *G. solitaria*, *Columba rupestris*, *Anthus spinoletta*, *A. rubescens*, *Laiscopus collaris*, *L. himalayensis*, *Prunella fulvescens*, *P. atrogularis*, *Caliope pectoralis*, *Cyanosylvia svecica*, *Phoenicurus erythronotus*, *Ph. erythrogaster*, *Ph. ochruros*, *Leptopoeile sophiae*, *Emberiza pallasii*, *Cannabina cannabina*, *Serinus pusillus*, *Leucosticte nemoricola*, *L. arctoa*, *Carpodacus rhodochlamys*, *Mycerobas carnipes*, *Pyrrhonorax pyrrhonorax*, *Graculus graculus*);

1.3 – альпийские луга Закавказья (2 – *Tetraogallus caspius*, *Prunella ocularis*).

2 – лесные и редколесные (226):

2.1 – Восточно-Европейской равнины (47 – *Pernis apivorus*, *Buteo buteo*, *Aquila pomarina*, *Columba palumbus*, *Cuculus canorus*, *Tyto alba*, *Strix uralensis*, *Jynx torquilla*, *Picus viridis*, *P. canus*, *Dendrocopos major*, *D. leucotos*, *D. medius*, *D. syriacus*, *Lullula arborea*, *Anthus trivialis*, *Troglodytes troglodytes*, *Prunella modularis*, *Erithacus rubecula*, *Luscinia luscinia*, *Turdus torquatus*, *T. philomelos*, *T. viscivorus*, *Locustella fluviatilis*, *Hippolais icterina*, *Sylvia borin*, *S. atricapilla*, *Phylloscopus trochilus*, *Ph. sibilatrix*, *Ph. trochiloides*, *Ph. nitidus*, *Regulus regulus*, *Ficedula hypoleuca*, *F. albicollis*, *F. semitorquata*, *Parus ater*, *P. cristatus*, *P. major*, *P. caeruleus*, *Sitta europaea*, *Certhia familiaris*, *C. brachydactyla*, *Emberiza citronella*, *E. hortulana*, *Fringilla coelebs*, *Pyrrhula pyrrhula*, *Garullus glandarius*);

2.2 – Восточно-Европейской и Западно-Сибирской равнин, Алтая и Саян (14 – *Milvus corschun*, *Accipiter gentilis*, *Aesalon columbarius*, *Falco gyrfalco*, *Streptopelia decaocto*, *Asio otus*, *Phoenicurus phoenicurus*, *Turdus atrogularis*, *T. pilaris*, *T. iliacus*, *Locustella naevia*, *Phylloscopus collybita*, *Loxia curvirostra*, *Sturnus vulgaris*);

2.3 – Восточно-Европейской и Западно-Сибирской равнин и Средней Сибири (9 – *Hieraaetus pennatus*, *Tetrao urogallus*, *Numenius minutus*, *Bombycilla garrulus*, *Emberiza pusilla*, *Fringilla montifringilla*, *Loxia pityopsittacus*, *L. leucoptera*, *Perisoreus infaustus*);

2.4 – от Восточно-Европейской равнины до амуро-сахалинских местообитаний (16 – *Pernis ptilorhynchus*, *Butastur indicus*, *Hypotriorchis subbuteo*, *Tetrastes bonasia*, *Scolopax rusticola*, *Glaucidium passerinum*, *Aegolius funereus*, *Strix nebulosa*, *Dryocopus martius*, *Picoides tridactylus*, *Phylloscopus schwarzi*, *Aegithalos caudatus*, *Parus montanus*, *P. songarus*, *Spinus spinus*, *Carpodacus grandis*);

2.5 – крымско-кавказских (1 – *Sitta krueperi*);

2.6 – закавказских (2 – *Lyrurus mlokosiewiczi*, *Irania gutturalis*);

2.7 – Западно-Сибирской равнины, Алтая и Саян (5 – *Accipiter nisus*, *Phylloscopus inornatus*, *Carduelis carduelis*, *Carpodacus erythrinus*, *C. corone*);

2.8 – от Алтая и Саян до Прибайкалья (3 – *Caliope caliope*, *Lanius isabellinus*, *Turdus ruficollis*);

2.9 – средне-сибирских (4 – *Ardeola bacchus*, *Prunella montanella*, *Cichloselys sibiricus*, *Acanthis flammea*);

2.10 – прибайкальских (7 – *Erythropus amurensis*, *Accipiter virgatus*, *Carpodacus roseus*, *Pinicola enucleator*, *Sturnia sturnina*, *Spodiopsar cineraceus*, *Corvus dauuricus*);

2.11 – от Прибайкалья до Тихого океана (7 – *Tetrao parvirostris*, *Surnia ulula*, *Anthus hodgsoni*, *Tarsiger cyanurus*, *Phylloscopus proregulus*, *Muscicapa griseisticta*, *Chloris sinica*);

2.12 – северо-притихоокеанских (14 – *Heteroscelus brevipes*, *Cuculus saturatus*, *Dendrocopos minor*, *Pseudaedon sibilans*, *Catharus minimus*, *Turdus obscurus*, *T. eunomus*, *Phylloscopus borealis*, *Siphia parva*, *Parus cinctus*, *Emberiza rustica*, *E. variabilis*, *Acanthis hornemanni*, *Nucifraga caryocatactes*);

2.13 – амуро-сахалинских (63 – *Butorides striatus*, *Ciconia boyciana*, *Aix galericulata*, *Spizaetus ornatus*, *Falcipecten falcipecten*, *Limnobaema paykullii*, *Charadrius placidus*, *Sphenurus sieboldii*, *Hierococcyx fugax*, *Cuculus Micropterus*, *C. poliocephalus*, *Otus bakkamoena*, *O. sunia*, *Ninox scutulata*, *Caprimulgus indicus*, *Hirundapus caudacutus*, *Eurystomus orientalis*, *Yungipicus canicapillus*, *Y. kizuki*, *Dendronanthus indicus*, *Pericrocotus divaricatus*, *Lanius bucephalus*, *Bombycilla japonica*, *Larvivora cyane*, *Phoenicurus aureus*, *Petrophila gularis*, *Oreocincla dauma*, *Turdus hortulorum*, *T. cardis*, *T. pallidus*, *T. naumanni*, *Urosphena squameiceps*, *Horeites diPHONE*, *Tribura thoracica*, *Tr. taczanowskia*, *Phragamaticola aedon*, *Locustella fasciolata*, *Phylloscopus tenellipes*, *Ph. occipitalis*, *Muscicapa sibirica*, *M. latirostris*, *Xanthopygia zanthopygia*, *Cyanoptila cyanomelana*, *Poliomyias mugimaki*, *Parus palustris*, *P. minor*, *Zosterops erythroleura*, *Emberiza yessoensis*, *E. tristrami*, *E. fucata*, *E. chrysophrys*, *E. elegans*, *E. rutila*, *E. spodocephala*, *Uragus sibiricus*, *Pyrrhula cineracea*, *P. griseiventris*, *Eophona migratoria*, *E. personata*, *Sturnia philippensis*, *Oriolus chinensis*, *Cyanopica cyanus*, *Corvus macrorhynchos*);

2.14 – средне-азиатских (33 – *Accipiter badius*, *Certhia naumanni*, *C. tinnunculus*, *Columba oenas*, *Streptopelia turtur*, *S. orientalis*, *Strix aluco*, *Caprimulgus europaeus*, *Dendrocopos leucopterus*, *Lanius collurio*, *L. minor*, *Hypocolius ampelinus*, *Oenanthe picata*, *Myophonus caeruleus*, *Turdus merula*, *Monticola solitarius*, *Cettia cetti*, *Acrocephalus dumetorum*, *Sylvia hortensis*, *S. mystacea*, *S. althaea*, *S. curruca*, *Terpsiphone paradisi*, *Muscicapa striata*, *Parus rufonuchalis*, *P. cyanus*, *P. flavipectus*, *Sitta tephronota*, *Certhia himalayana*, *Emberiza stewarti*, *Chloris chloris*, *Carduelis caniceps*, *Coccothraustes coccothraustes*, *Podiceps panderi*).

3 – лугов, степей и пустынь (128 – *Podiceps ruficollis*, *Ixobrychus minutus*, *Nycticorax nycticorax*, *Ardeola ralloides*, *Ardea purpurea*, *Bubulcus ibis*, *Egretta alba*, *E. garzetta*, *Buteo rufinus*, *Hieraaetus fasciatus*, *Aquila nipalensis*, *A. heliaca*, *Neophron percnopterus*, *Circus ferox*, *Circus macrourus*, *Erythropus vespertinus*, *Falco cherrug*, *Alectoris kakelik*, *Ammoperdix griseogularis*, *Perdix perdix*, *Francolinus francolinus*, *Coturnix coturnix*, *C. japonicus*, *Phasianus colchicus*, *Turnix tanki*, *Anthropoides virgo*, *Otis tarda*, *Tetrax tetrax*, *Chlamydotis undulata*, *Burhinus oedipnemus*, *Charadri-*

us asiaticus, *Ch. veredus*, *Chettusia gregaria*, *Vanellochettusia leucura*, *Himantopus himantopus*, *Limicola falcinellus*, *Gallinago hardwickii*, *Glareola pratincola*, *Larus genei*, *Gelochelidon nilotica*, *Columba eversmanni*, *Pterocles orientalis*, *Syrnhaptus paradoxus*, *Otus scops*, *O. brucei*, *Athene noctua*, *Caprimulgus aegyptius*, *Apus affinis*, *Merops apiaster*, *M. superciliosus*, *Coracias garullus*, *Upupa epops*, *Ammomanes deserti*, *Melanocorypha calandra*, *M. bimaculata*, *M. mongolica*, *M. leucoptera*, *M. yeltoniensis*, *Calandrella cinerea*, *C. acutirostris*, *C. rufescens*, *Galerida cristata*, *Eremophila alpestris*, *Alauda arvensis*, *A. gulgula*, *Hirundo smithii*, *Anthus richardi*, *A. campestris*, *A. godlewskii*, *Lanius phoenicuroide*, *L. excubitor*, *L. sphenocercus*, *L. senator*, *L. nubicus*, *Luscinia megarhynchos*, *Phoenicurus caeruleocephala*, *Saxicola torquata*, *S. caprata*, *Oenanthe oenanthe*, *O. isabellina*, *O. deserti*, *O. hispanica*, *O. finschii*, *O. pleischanka*, *Erythropygia galactotes*, *Monticola saxatilis*, *Garrulax lineatus*, *Suthora webbiana*, *Luscinia melanopogon*, *Acrocephalus bistrigiceps*, *Ac. agricola*, *Ac. scirpaceus*, *Ac. stentoreus arundinaceus*, *Hippolais languida*, *H. pallida*, *H. caligata*, *Sylvia nisoria*, *S. communis*, *S. nana*, *S. curruca*, *Phylloscopus griseolus*, *Scotocerca inquieta*, *Remiz pendulinus*, *Parus bokharensis*, *Sitta neumayer*, *Tichodroma muraria*, *Emberiza calandra*, *E. cia*, *E. godlewskii*, *E. cioides*, *E. buehneri*, *E. melanocephala*, *E. bruniceps*, *Cannabina flavirostris*, *Bucanetes mongolicus*, *Rhodospiza obsoleta*, *Carpodacus rubicilla*, *Passer indicus*, *P. hispaniolensis*, *P. simplex*, *Carpodacus brachydactyla*, *Petronia petronia*, *Montifringilla nivalis*, *Pyrgilauda davidiana*, *Pastor roseus*, *Oriolus oriolus*, *Podoces panderi*, *Corvus ruficollis*).

4 – верховых и открытых болот и марей (48):

4.1 – верховых европейско-западносибирских (4 – *Lyrurus tetrrix*, *Tringa nebularia*, *Numenius phaeopus*, *Emberiza leucocephalos*);

4.2 – открытых низинных и переходных европейско-западносибирских (32 – *Botaurus stellaris*, *Aquila clanga*, *Circus cyaneus*, *C. pygargus*, *C. aeruginosus*, *Crex crex*, *Porzana porzana*, *P. parva*, *P. pusilla*, *Rallus aquaticus*, *Grus grus*, *Vanellus vanellus*, *Tringa glareola*, *T. totanus*, *T. stagnatilis*, *Lymnocyrtus minimus*, *Gallinago media*, *G. gallinago*, *G. megala*, *Numenius arquata*, *Limosa limosa*, *Glareola nordmanni*, *Larus glaucoideus*, *Asio flammeus*, *Motacilla flava*, *M. feldegg*, *Saxicola rubetra*, *Locustella luscinioides*, *Acrocephalus paludicola*, *Ac. palustris*, *Ac. schoenobaenus*, *Emberiza aureola*);

4.3 – марей (12 – *Ixobrychus eurythmus*, *Circus melanoleucus*, *Grus monacha*, *Tringa guttifer*, *Calidris subminuta*, *Numenius madagascariensis*, *Motacilla lutea*, *M. taivana*, *Lanius cristatus*, *Locustella certhiola*, *L. lanceolata*, *Phylloscopus fuscatus*).

5 – городов, посёлков и свалок (19 – *Ciconia ciconia*, *Columba livia*, *Streptopelia senegalensis*, *Apus melba*, *A. pacificus*, *Hirundo rustica*, *Cecropis daurica*, *Motacilla lugens*, *Locustella ochotensis*, *Serinus serinus*, *Leucosticte brandti*, *Passer domesticus*, *P. montanus*, *Acridotheres tristis*, *Pica pica*, *Corvus monedula*, *C. frugilegus*, *C. corone cornix*, *C. corax*).

6 – рек, материковых водоёмов и их берегов (80 видов):

6.1 – Восточно-Европейской и Западно-Сибирской равнин, прибайкальских и забайкальских (16 – *Podiceps cristatus*, *Casarca ferruginea*, *Aythya nyroca*, *A. collaris*, *Mergus merganser*, *Gallinula chloropus*, *Charadrius dubius*, *Ch. leschenaultii*, *Larus*

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И СТРУКТУРА НАСЕЛЕНИЯ ПТИЦ СЕВЕРНОЙ ЕВРАЗИИ

ridibundus, *Sterna albifrons*, *Apus apus*, *Delichon urbica*, *Motacilla cinerea*, *M. personata*, *Lanius schach*, *C. cinclus*);

6.2 – западно-сибирских (20 – *Pelekanus crispus*, *Anas strepera*, *A. querquedula*, *A. clypeata*, *F. atra*, *Charadrius hiaticula*, *Haematopus ostralegus*, *Tringa ochropus*, *Actitis hypoleucos*, *Xenus cinereus*, *Calidris temminckii*, *Larus canus*, *Riparia riparia*, *Ptyonoprogne rupestris*, *Motacilla citreola*, *M. alba*, *Panurus biarmicus*, *Acrocephalus arundinaceus*, *Emberiza schoeniclus*, *C. cornix*);

6.3 – западно-сибирских, прибайкальских и забайкальских (43 – *Podiceps nigricollis*, *P. auritus*, *P. griseigena*, *Pelekanus onocrotalus*, *Phalacrocorax carbo*, *Ph. pygmeus*, *Ardea cinerea*, *Platalea leucorodia*, *Plegadis falcinellus*, *Cygnus olor*, *C. cygnus*, *Anser anser*, *Eulabeia indica*, *Tadorna tadorna*, *Anas platyrhynchos*, *A. poecilorhynchos*, *A. crecca*, *A. formosa*, *A. falcata*, *A. penelope*, *A. americana*, *A. acuta*, *Netta rufina*, *Aythya ferina*, *Ay. fuligula*, *Melanitta deglandi*, *Bucephala clangula*, *Mergus albellus*, *M. serrator*, *Oxyura leucocephala*, *P. haliaetus*, *Grus vipio*, *Charadrius alexandrinus*, *Recurvirostra avosetta*, *Larus argentatus*, *L. minutus*, *L. ichthyaeus*, *Chlidonias hybrida*, *Ch. leucoptera*, *Ch. nigra*, *Sterna hirundo*, *Hydroprogne caspia*, *Alcedo atthis*);

6.4 – среднеазиатских (1 – *Cinclus pallasi*).

7 – морей (41 вид):

7.1 – акваторий – полярных и северной части Охотского моря (7 – *Fulmarus glacialis*, *Larus hyperboreus*, *Rissa tridactyla*, *Cephus grylle*, *Uria lomvia*, *Alle alle*, *Fratercula arctica*);

7.2 – прилежащих к Северо-Притихоокеанской физико-географической провинции (17 – *Pterodroma inexpectata*, *Puffinus tenuirostris*, *Oceanodroma furcata*, *O. leucorhoa*, *Diomedea immutabilis*, *Phalacrocorax urile*, *Larus glaucescens*, *Rissa brevirostris*, *Cephus columba*, *Uria aalge*, *Synthliboramphus antiquus*, *Aethia pusilla*, *A. cristatella*, *A. pygmaea*, *Cyclorhynchus psittacula*, *Cerorhinca monocerata*, *Lunda cirrhata*);

7.3 – притихоокеанских (17 – *Puffinus griseus*, *Calonectris leucomelas*, *Oceanodroma monorhis*, *Diomedea nigripes*, *Phalacrocorax filamentosus*, *Ph. pelagicus*, *Melanitta fusca*, *Histrionicus histrionicus*, *Haliaeetus pelagicus*, *Larus crassirostris*, *L. schistisagus*, *Sterna camtschatica*, *Cephus carbo*, *Brachyramphus marmoratus*, *B. brevirostris*, *Synthliboramphus wumizusume*, *Fratercula corniculata*).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Анализ выполненной классификации свидетельствует, что наибольшее число видов предпочитает леса и редколесья (226; 35%). В 1.7 и 2.1 раза меньшее число видов свойственно лугам, степям, пустыням, а также тундрам, стланикам (20 и 16%). Ещё меньше – материковым водоёмам, водотокам, болотам и морским акваториям (80, 48 и 41 видов; в сумме 26%). Наименьшее число птиц предпочитает – посёлки, города, свалки (19; 3%). Информативность составленной классификации – 39% (коэффициент корреляции – 0.6 (таблица)).

Структурный граф сходства летнего предпочтения птицами местообитаний Северной Евразии на уровне типа преференции позволяет говорить о пяти трендах, связанных с теплообеспеченностью, водностью, заболоченностью, облесённостью

стью и застроенностью, а само разбиение определяется типом растительности (рис. 2). Информативность структурных представлений – 17% (коэффициент корреляции – 0.41). Все типы распределения, кроме птиц, встреченных над морскими акваториями, значимо связаны между собой – 5 – 6% сходства, последние – значительно меньше (0.4%). Внутритиповое сходство колеблется в пределах от 11 до 28%. В наименьшей степени похоже распределение птиц, свойственных лесам, редколесьям и открытым южным местообитаниям, а также тундрам и стланныкам (11 – 14%; остальным – 20 – 28%).

Информативность представлений о неоднородности в распределении птиц Северной Евразии в первой половине лета

Table. Information content of ideas about heterogeneity in the bird distribution of Northern Eurasia in the first half of summer

Таксоны классификации по предпочтениям / Taxa classified by preference	Доля учтённой дисперсии, % / Proportion of the variance taken into account, %
Типы / Types	16
Подтипы / Subtypes	39
Иерархическая классификация / Hierarchical classification	40
Структура на уровне типа / Structure at the type level	17
Классификация и структура / Classification and structure	41
Кондоминиумы / Condominiums	2
Типы фауны / Types of fauna	7
Всего / Total	43

Итак, оценена информативность структуры и классификации по типам предпочтения, включая один кондоминиум по водоплавающим видам, вместе со *Pandion haliaetus*, *Haliaeetus albicilla* и *Cinclus cinclus*, а также разбиением на группы видов в соответствии с типами фауны. Расчеты проведены по распределению 648 видов в 8335 местообитаниях. Эта подборка учитывает 43% дисперсии матрицы сходства (коэффициент корреляции – 0.66). По Восточно-Европейской и Западно-Сибирской равнинам вместе по 371 виду птиц в тот же период года классификация, состоящая из пяти таксонов (от надтипа до рода предпочтения), учитывает 52% (коэффициент корреляции – 0.72), т. е. на 21 сложный процент выше (коэффициент корреляции выше на 9%; Равкин Е., Равкин Ю., 2005). Следует учитывать, что объем данных как по числу видов, так и по количеству местообитаний и площади, на которой проведены исследования, по этим равнинам существенно меньше – по видам на 75%, по числу местообитаний более чем втрое (в 3.2 раза). По Алтаю (Цыбулин, 2009) оценка информативности представлений о неоднородности в распределении птиц в тот же период еще выше – 57% дисперсии (коэффициент корреляции – 0.75). По этой территории проанализировано распределение по 271 виду, встреченному в 246 местообитаниях. Это в 2.3 раза меньше, чем по всей выборке. А по числу обследованных местообитаний различия еще больше – их в 34 раза меньше, чем по Северной Евразии.

Вообще-то увеличение ошибки выборочности с возрастанием выборки противоречит положениям классической статистики. Это связано с тем, что одно из требований ее заключается в возможности обработки данных, относящихся к единой

совокупности и при условии нормальности распределения в ней. Наше исследование строится на данных, относящихся одновременно ко многим совокупностям, и данных, собранных разными учетчиками и в разные годы, хотя известна значительность годовых колебаний, не говоря уже о том, что учеты охватывают особей, различающихся по поведению, заметности, обнаруживаемости и т.д. Примерность подобных оценок общеизвестна, но другого выхода из такой ситуации, как собирать и анализировать как можно больше данных, нет. Тем более, что классическая статистика вообще не оперирует коэффициентами сходства, на которых строятся все наши представления. Поэтому оценки информативности классификации и примерные множественные коэффициенты корреляции распределения видов птиц по их распределению по Северной Евразии в первой половине лета и матрицы коэффициентов сходства можно считать вполне удовлетворительными.

Структура населения птиц на уровне типа сообществ коррелирует и, видимо, определяется типом растительности, хотя в основном эта связь причинна только на незастроенной

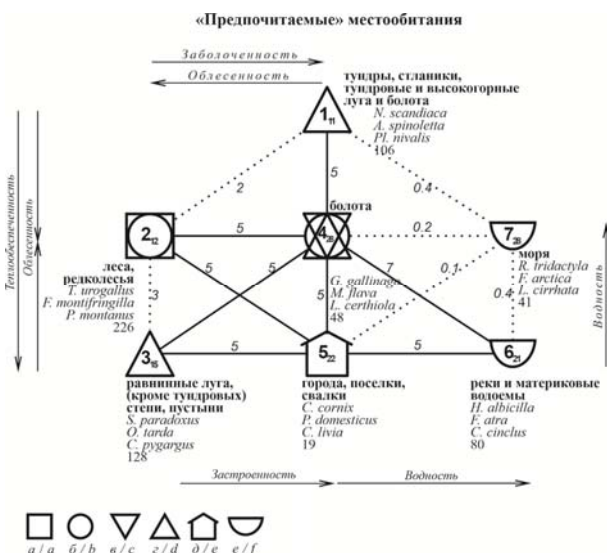


Рис. 2. Структура пространственных изменений в летнем распределении птиц Северной Евразии: *a* – лесов, *b* – полуоблесенных местообитаний, *в* – открытых бедных по продуктивности территорий, *г* – более богатых, *д* – сельтебных ландшафтов, *е* – рек, материковых водоемов и морей. Номера типов как в иерархической классификации. Сходство по таксонам показано у связей между ними. Значимое сходство отображено сплошной линией, прерывистой – максимальное сходство при отсутствии значимого, пунктиром – дополнительная информация; стрелки направлены в сторону усиления влияния фактора среды, коррелирующего с трендом. Для каждого типа на рис. 2 приведено по три характерных вида птиц и общее число видов, отнесенных к каждому типу распределения

Fig. 2. Structure of spatial changes in the summer distribution of birds in Northern Eurasia: *a* – forests, *b* – semi-forested habitats, *c* – open areas with poor productivity, *d* – richer ones, *e* – residential landscapes, *f* – rivers, continental water bodies and seas. Numbers of types as in the hierarchical classification. The taxon similarity is shown in the links between them. Significant similarity is shown by a solid line, a broken line is the maximum similarity in the absence of any significant one, and a dotted line is additional information; the arrows are directed towards strengthening the influence of the environmental factor, which correlates with the trend. For each type, three characteristic bird species and the total number of species assigned to each type of distribution was shown on Fig. 2

суше. В селитебно-рекреационных и рудеральных местообитаниях отличия определяет количество кормов антропогенного происхождения, а в водно-околоводных сообществах – специфика водоёмов и водотоков. Формально, в какой-то мере рудеральная и водная растительность, включая фитопланктон, несомненно, коррелируют с неоднородностью орнитокомплексов. В целом их изменчивость определяют застроенность (антропогенная кормность), тепло- и влагообеспеченность (зональность), облесённость, заболоченность и водность (рис. 3). На уровне подтипа, кроме ранее названных факторов, различия орнитокомплексов тоже, но в большей степени, связаны с зональностью, а также с рельефом (горы, равнины) и минеральным питанием фитоценозов болот и, в отдельных случаях, с провинциальностью (рис. 4). На уровне классов населения граф сходства состоит из трёх параллельных рядов, отличающихся расположением орнитокомплексов на западе или на востоке исследованной территории (рис. 5). Между этими рядами расположен ещё один, в который вошло население птиц всей рассматриваемой территории или срединных участков. Анализ на уровне классов проведен без материалов по Передней, Центральной и Средней Азии, так как эти физико-географические страны расположены только в середине материка.

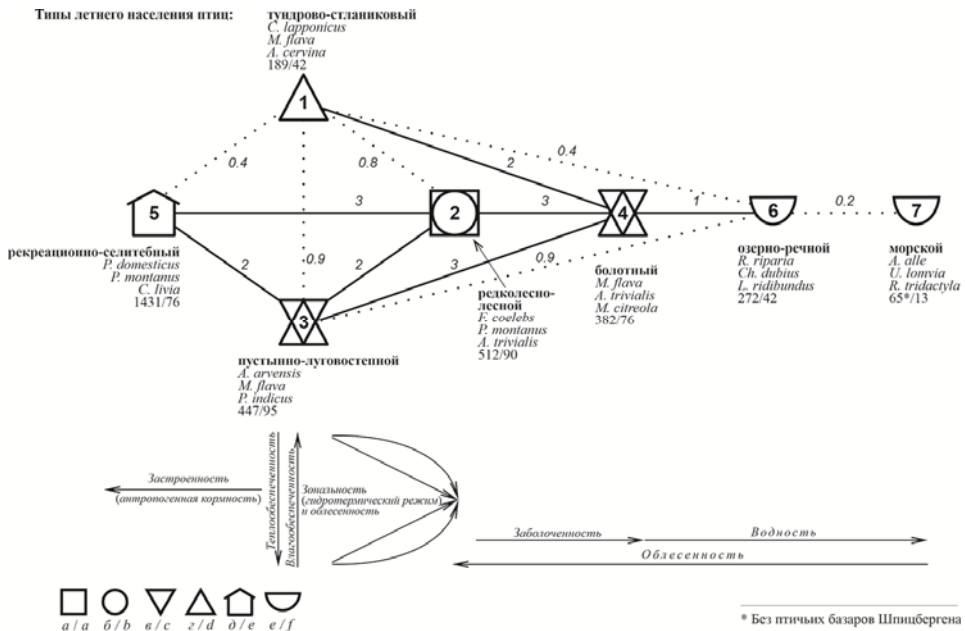


Рис. 3. Пространственно-типологическая структура летнего населения птиц Северной Евразии в первой половине лета (на уровне типа). Условные обозначения см. рис. 2

Fig. 3. Spatial and typological structure of the summer bird population of Northern Eurasia in the first half of summer (at the type level). See Fig. 2 for designations

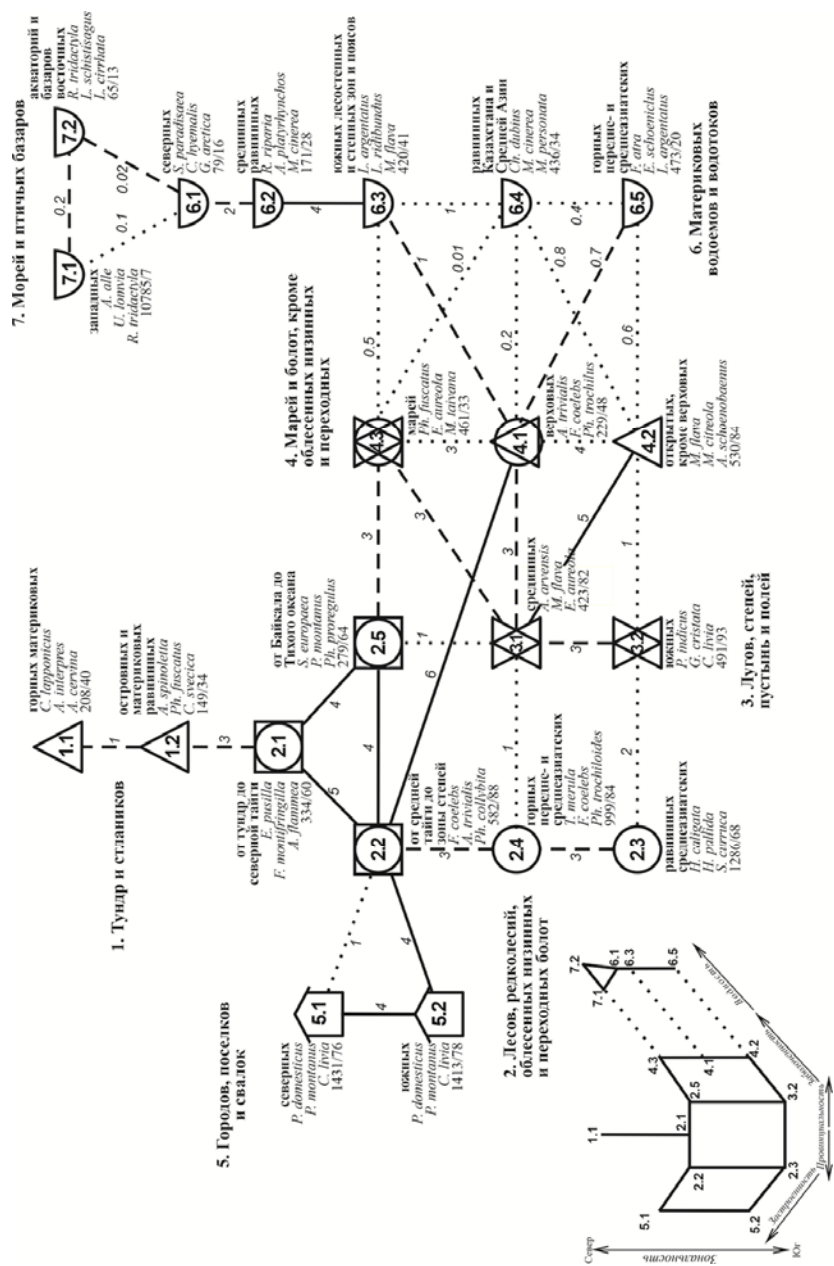


Рис. 4. Пространственно-типологическая структура летнего населения птиц Северной Евразии в первой половине лета (на уровне подтипа). Условные обозначения см. рис. 2
Fig. 4. Spatial and typological structure of the summer bird population of Northern Eurasia in the first half of summer (at the sub-type level). See Fig. 2 for designations

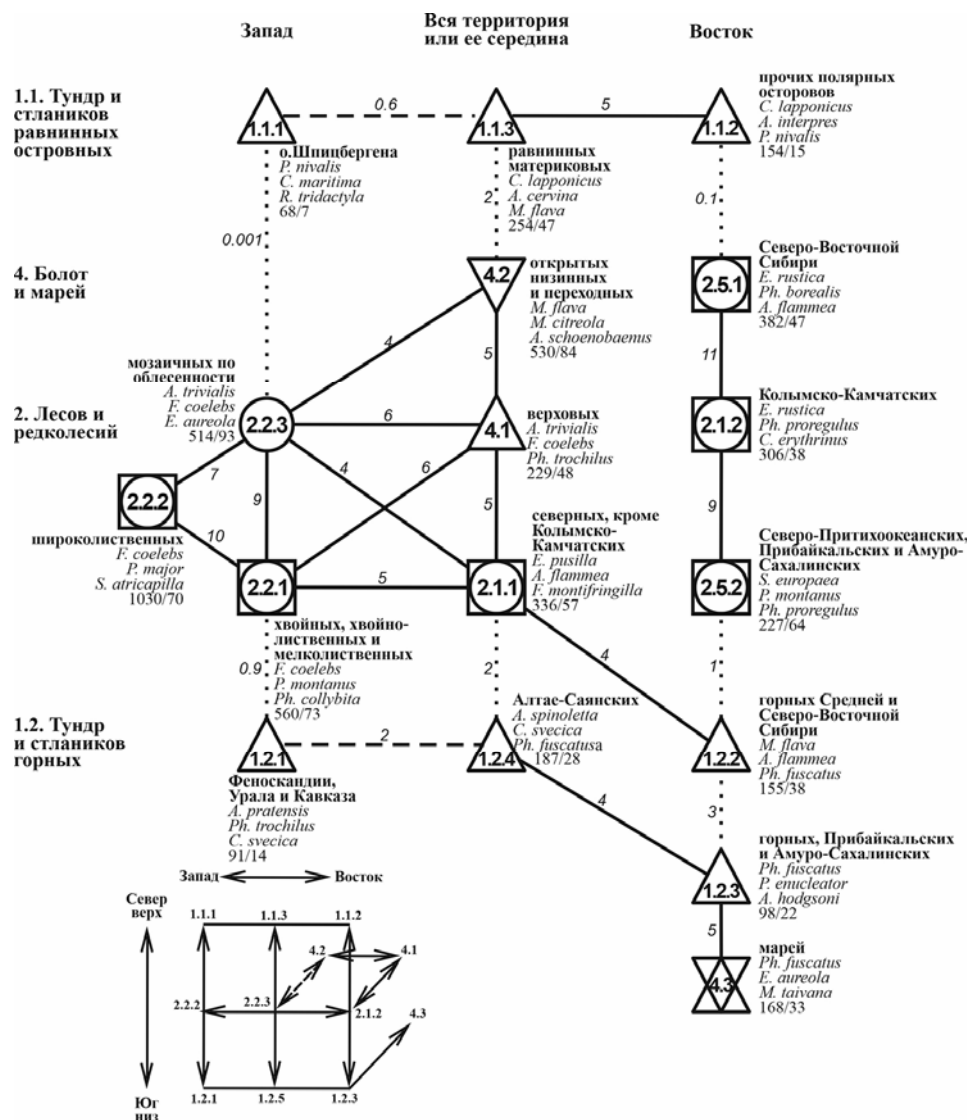


Рис. 5. Пространственно-типологическая структура летнего населения птиц Северной Евразии в первой половине лета (на уровне класса сообществ). Условные обозначения см. рис. 2
Fig. 5. Spatial and typological structure of the summer bird population of Northern Eurasia in the first half of summer (at the assemblage class level)). See Fig. 2 for designations

Правда, Средняя Азия расположена несколько восточнее первых двух стран, но отличия их населения связаны в основном с абсолютными высотами местности, а не с широтой. Следует отметить, что западный и срединный ряды значимо

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И СТРУКТУРА НАСЕЛЕНИЯ ПТИЦ СЕВЕРНОЙ ЕВРАЗИИ

связаны между собой, в то время как восточный имеет лишь одну такую связь со срединным рядом. Порог значимости сходства в этой схеме равен 19%, в то время как на графах по типам населения – 1%, а по подтипам – 4%. Таким образом, величина выбранного порога значимости сходства увеличивается с возрастом дробности разделения орнитокомплексов.

В абстрактной (идеализированной) форме эти закономерности можно представить в виде наложенных друг на друга ромбов и треугольников (см. рис. 4). Ромбы в своей середине отражают зону максимальной плотности населения птиц и уменьшение её к вершинам по мере снижения благоприятности среды. Такой вертикально расположенный ромб, состоящий из треугольников, совмещённых основаниями, иллюстрирует зональные изменения животного населения с севера на юг и по высотам местности в горах. Горизонтальная фигура из треугольников, сопряжённых вершинами, отражает континентальность (провинциальность), когда от морей и океанов вглубь материка уменьшается безморозный период, который определяет рост и развитие растений и, соответственно, плотность населения птиц. Все шесть фигур на рис. 6 отображают всё это вместе, совмещённое послойно в пределах единой фигуры, отражая многомерность и континуальность (типологическую постепенность) территориальных изменений животного населения. В целом схема иллюстрирует многомерность изменений и их наложение или взаимопроникновение. Весь набор этих трендов и приводит к зональности, континентальности и диагональности сообществ.

Конечно, это только имитация модельных представлений в двухмерном пространстве. В действительности они как минимум трёхмерны, а чаще многомерны, т.е. отражают зависимость населения от значительного числа факторов и не только населения животных в целом, но и отдельных видов или их наборов. Задача исследователя сводится к выявлению наиболее значимых связей, трендов и факторов среды, которые определяют изменчивость сообществ на конкретных территориях.

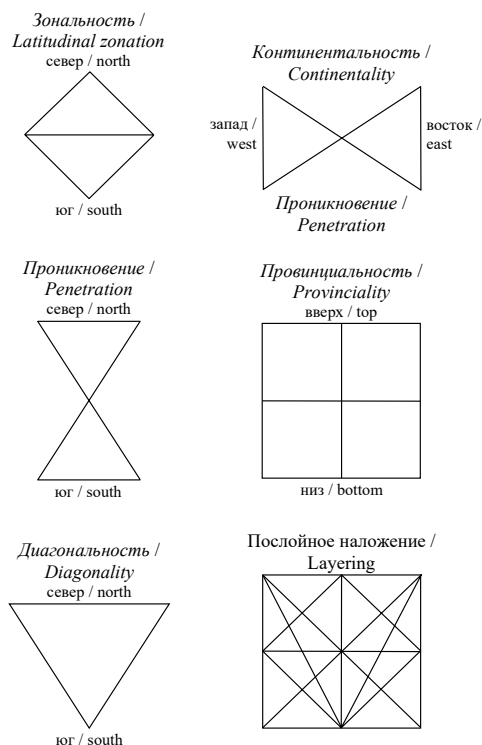


Рис. 6. Основные тренды пространственно-типологической изменчивости летнего населения птиц Северной Евразии

Fig. 6. Main trends in the spatial and typological variability of the summer bird population of Northern Eurasia

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Следует отметить, что составленную классификацию, таким образом, нельзя использовать в качестве информации о наиболее предпочитаемых птицами местообитаниях. Как всякому обобщению, с одной стороны, ей свойственна значительная потеря информации, касающейся деталей распределения каждого вида в отдельности. Эти потери особенно велики из-за высокой степени уникальности в распространении видов. Однако, даже несмотря на значительные потери, есть некоторый выигрыш, который сводится к получению представлений об общих свойствах в распределении птиц. Во-первых, это возможность утверждать, что принципы организации его и населения весьма сходны. Несмотря на уникальность распределения видов, суммарный, интегральный результат формирования орнитокомплексов в целом определяют наиболее характерные для таксонов виды, причем в основном специфика их распространения, распределения и обилия, то есть также как в неоднородности населения, судя по первому разбиению, в организации преобладает влияние типа растительности, хотя в застроенных и рудеральных участках влияяет на специфику сообществ не растительность, а количество кормов антропогенного происхождения, а в водно-околоводных местообитаниях это тоже не столько прибрежная растительность, как продуктивность водных сообществ, зависящая от биоценоза в целом.

Вторая по значимости группа структурообразующих факторов связана с послеледниковым распространением птиц в соответствии с формированием биоценоотических сообществ, в первую очередь той же растительности. Ближе всего делению на подтипы эти особенности соответствуют провинциальности, континентальности и специфике физико-географических стран, в то время как деление на типы предпочтения территории видами и неоднородность сообществ с зональностью.

Информативность этих представлений по классификации видов для Северной Евразии в целом в общем невелика. Объяснено 43% дисперсии матрицы сходства (коэффициент корреляции – 0.66 при уровне доверия в 0.95). Учитывая, что данные собраны в течение столетия разными учетчиками, индивидуальные различия которых и использованные ими методы учета не абсолютно одинаковы, корреляцию в 0.66 можно считать удовлетворительной.

Итак, в отношении орнитокомплексов в целом можно утверждать, что деление населения птиц при классификации на три уровня в основном совпадает сначала с типом растительности, по подтипам – с зональностью, а на классы – с провинциальностью.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Атлас СССР. М. : ГУГК при СМ СССР, 1983. 260 с.
- Железнова Т. К. Птицы в нефтегазовых районах Приволжья. М. : ИПО «У Никитских ворот», 2017. 140 с.
- Железнова Т. К., Вартапетов Л. Г. Птицы среднетаёжного Притымыя (Западная Сибирь). М. : ИПО «У Никитских ворот», 2018. 196 с.
- Железнова Т. К., Костылева Н. А. Птицы болот лесной зоны Западной Сибири. М. : ИПО «У Никитских ворот», 2018. 160 с.

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И СТРУКТУРА НАСЕЛЕНИЯ ПТИЦ СЕВЕРНОЙ ЕВРАЗИИ

- Железнова Т. К., Ленна В. А.* Птицы Томского Прикетья. М. : Проспект, 2016. 224 с.
- Железнова Т. К., Миловидов С. П., Блинов Л. В.* Птицы города Томска. М. : ИПО «У Никитских ворот», 2021. Т. 1. 376 с.
- Жуков В. С.* Птицы лесостепи Средней Сибири. Новосибирск : Наука. Сиб. отд-ние, 2006. 492 с.
- Иванов А. И.* Каталог птиц СССР. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1976. 275 с.
- Климова Н. В., Торопов К. В.* Птицы города Кемерово и его окрестностей. Новосибирск : Академическое издательство «Гео», 2018. 178 с.
- Куперитох В. Л., Трофимов В. А.* Автоматическое выявление макроструктуры системы // Проблемы анализа дискретной информации. Новосибирск : Ин-т экономики и организации промышленного производства СО АН СССР, 1975. Ч. 1. С. 67 – 83.
- Ливанов С. Г.* Птицы Урала: численность, распределение и пространственно-временная дифференциация населения. Новосибирск : Изд-во СО РАН. 2021. 226 с.
- Наумов Р. Л.* Птицы природного очага клещевого энцефалита Красноярского края: автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1964. 19 с.
- Пантелеев П. А.* Материалы к количественной характеристике авифауны южной тайги Зауралья // Орнитология. 1972. Вып. 10. С. 374 – 377.
- Равкин Е. С., Равкин Ю. С.* Птицы равнин Северной Евразии: численность, распределение и пространственная организация сообществ. Новосибирск : Наука. Сиб. отд-ние, 2005. 304 с.
- Равкин Е. С., Челинцев Н. Г.* Методические рекомендации по маршрутному учёту населения птиц в заповедниках // Организация научных исследований в заповедниках и национальных парках. Сборник докладов семинара-совещания. М. : Всемирный фонд дикой природы, 1999. С. 143–155.
- Равкин Ю. С.* К методике учёта птиц в лесных ландшафтах // Природа очагов клещевого энцефалита на Алтае. Новосибирск : Наука. Сиб. отд-ние, 1967. С. 66 – 75.
- Равкин Ю. С.* Пространственная организация населения птиц лесной зоны (Западная и Средняя Сибирь). Новосибирск : Наука. Сиб. отд-ние, 1984. 264 с.
- Равкин Ю. С., Ефимов В. М.* Банк данных по численности и распределению животных в пределах бывшего СССР // Формирование баз данных по биоразнообразию – опыт, проблемы, решения: материалы Международной научно-практической конференции. Барнаул : Артика, 2009. С. 205 – 214.
- Равкин Ю. С., Ливанов С. Г.* Факторная зоогеография. Новосибирск : Наука. Сиб. отд-ние, 2008. 205 с.
- Равкин Ю. С., Куперитох В. Л., Трофимов В. А.* Пространственная организация населения птиц // Птицы лесной зоны Приобья (пространственная организация летнего населения). Новосибирск : Наука. Сиб. отд-ние, 1978. С. 253 – 269.
- Равкин Ю. С., Богомолова И. Н., Цыбулин С. М., Железнова Т. К., Торопов К. В., Вартапетов Л. Г., Миловидов С. П., Юдкин В. А., Жуков В. С., Гуреев С. П., Покровская И. В., Касыбеков Э. Ш., Ананин А. А., Бочкарева Е. Н.* Пространственно-типологическая неоднородность и экологическая организация летнего населения птиц Среднего региона Северной Евразии // Сибирский экологический журнал. 2016. № 1. С. 103 – 116.
- Равкин Ю. С., Бабенко В. Г., Стишов М. С., Пронкевич В. В., Лялина М. И.* Эколого-географическая изменчивость летнего населения птиц притихоокеанской части России // Сибирский экологический журнал. 2020. № 6. С. 689 – 703.
- Равкин Ю. С., Цыбулин С. М., Ананин А. А., Железнова Т. К., Вартапетов Л. Г., Юдкин В. А., Жуков В. С., Преображенская Е. С., Стишов М. С., Торопов К. В., Равкин Е. С., Богомолова И. Н., Чеснокова С. В., Лялина М. И.* Эколого-географическая организация и

структура летнего населения птиц Северной Евразии // Журнал общей биологии. 2022. Т. 83, № 4. С. 302 – 320. <https://doi.org/10.31857/S0044459622040066>

Торопов К. В., Бочкарева Е. Н. Птицы подтаежных лесов Западной Сибири: 30 – 40 лет спустя. Новосибирск : Наука-центр, 2014. 394 с.

Трофимов В. А. Модели и методы качественного факторного анализа матрицы связи // Проблемы анализа дискретной информации. Новосибирск : Ин-т экономики и организации промышленного производства СО АН СССР, 1976. Ч. 2. С. 24 – 36.

Цыбулин С. М. Птицы Алтая : пространственно-временная дифференциация, структура и организация населения. Новосибирск : Наука. Сиб. отд-ние, 2009. 234 с.

Штегман Б. К. Основы орнитофаунистического деления Палеарктики // Фауна СССР. Птицы. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1938. Т. 1, вып. 2. 156 с.

Энциклопедический словарь географических терминов. М. : Советская энциклопедия, 1968. 437 с.

Hayne D. W. An examination of the strip census method for estimating animal populations // Journal of Wildlife Management. 1949. Vol. 13, № 2. P. 145 – 147. <https://doi.org/10.2307/3796084>

Distribution and structure of bird assemblage in Northern Eurasia in the first half of summer

Yu. S. Ravkin , I. N. Bogomolova

*Institute of Systematics and Ecology of Animals,
Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences
11 Frunze St., Novosibirsk 630091, Russia*

Received: 4 October 2022 / revised: 5 November 2022 / accepted: 5 November 2022

Abstract. To reveal features of the distribution of birds in Northern Eurasia, the results of surveys carried out in the period from 1880 to 2019 (with interruptions and mainly since 1960) averaged over the first half of the summer (May 16–July 15) were analyzed. 354 researchers participated in the collection of material (for 110 years). Data processing was carried out using multivariate statistics methods, including cluster analysis and linear qualitative approximation of connection matrices. The classification of bird species by their distribution accounts for 42% of its similarity. The information content of representations decreased by 10–15% only (by 12% on average) with twice as many species analyzed, a significantly larger number of surveyed habitats and the area of the studied territory (as compared to the previously surveyed East European and West Siberian Plains and Altai). This level of explanation can be considered satisfactory (the correlation coefficient is 0.65). The summer distribution of bird species, as well as the heterogeneity of their distribution as a whole, is determined by changes in the hydrothermal regime in the zonal-belt and provincial aspects. The heat-to-moisture ratio determines the type of vegetation and its productivity both on land and in aquatic and semiaquatic habitats. The specificity of the vegetation type in territories and water areas, taking into account anthropogenic transformation, coincides with the heterogeneity of the bird distribution and the formation of ornithocomplexes as a whole. With the division of geographical space into zones, subzones, and especially physiographic countries, the variability in the distribution of birds and their communities is associated to a lesser extent, occupying the second and third places in the hierarchy of significance, respectively.

Keywords: ornithocomplexes, territorial heterogeneity, distribution of birds, cluster analysis, environmental factors, linear qualitative approximation, Northern Eurasia

Funding. The study made by the Fundamental Science Research Program of the state academies for 2021–2025 years (project FWGS – 2021-0002).

For citation: Ravkin Yu. S., Bogomolova I. N. Distribution and structure of bird assemblage in Northern Eurasia in the first half of summer. *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2022, no. 4, pp. 452–473 (in Russian). <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2022-4-452-473>

REFERENCES

Atlas SSSR [Atlas of the USSR]. Moscow, GUGK pri SM SSSR Publ., 1983. 260 p. (in Russian).

 *Corresponding author.* Laboratory of Zoomonitoring of the Institute of Systematics and Ecology of Animals of Siberian Branch of Russian Academy of Sciences, Russia.

ORCID and e-mail addresses: Yury S. Ravkin: <https://orcid.org/0000-0002-9761-6455>, yrvakin@bk.ru; Irina N. Bogomolova: <https://orcid.org/0000-0002-8806-701X>, i3335907@mail.ru.

- Zheleznova T. K. *Birds in Oil-and-Gas Areas of Vasugan-River Basin*. Moscow, IPO "U Nikitskikh vorot" Publ., 2017. 140 p. (in Russian).
- Zheleznova T. K., Vartapetov L. G. *Birds of the Pritymya's Middle-boreal Coniferous Forest (Western Siberia)*. Moscow, IPO "U Nikitskikh vorot" Publ., 2018. 196 p. (in Russian).
- Zheleznova T. K., Kostyleva N. A. *The Birds of the Moors in Forest Zone of Western Siberia*. Moscow, IPO "U Nikitskikh vorot" Publ., 2018. 160 p. (in Russian).
- Zheleznova T. K., Leppa V. A. *Ptitsy Tomskogo Priket'ya* [Birds of Tomsk Priket'ye]. Moscow, Prospekt Publ., 2016. 234 p. (in Russian).
- Zheleznova T. K., Milovidov S. P., Blinov L. V. *Birds of the Tomsk City*. Moscow, IPO "U Nikitskikh vorot" Publ., 2021, vol. 1. 376 p. (in Russian).
- Zhukov V. S. *Birds of Middle Siberia Forest-Steppe*. Novosibirsk, Nauka Publ., 2006. 492 p. (in Russian).
- Ivanov A. I. *Katalog ptits SSSR* [Catalog of Birds of the USSR]. Leningrad, Nauka Publ., 1976. 275 p. (in Russian).
- Klimova N. V., Toropov K. V. *Birds of the City of Kemerovo and Its Vicinities*. Novosibirsk, Academic Publishing House "Geo", 2018. 178 p. (in Russian).
- Kuperstokh V. L., Trofimov V. A. Automatic detection of the macrostructure of the system. In: *Problemy analiza diskretnoj informacii* [Problems of Analysis of Discrete Information]. Novosibirsk, Institut ekonomiki i organizacii promyshlennogo proizvodstva SO AN SSSR Publ., 1975, part 1, pp. 674–83 (in Russian).
- Livanov S. G. *Birds of Urals: Abundance, Distribution and Spatio-Temporal Differentiation of Assemblages*. Novosibirsk, Izdatel'stvo SO RAN, 2021. 226 p. (in Russian).
- Naumov R. L. *Birds of the Natural Focus of Tick-borne Encephalitis of the Krasnoyarsk Territory*. Thesis Diss. Cand. Sci. (Biol.). Moscow, 1964. 19 p. (in Russian).
- Panteleev P. A. Materials for the quantitative characterization of the avifauna of the southern taiga of the Trans-Urals. *Ornitologiya*, 1972, iss. 10, pp. 374–377 (in Russian).
- Ravkin E. S., Ravkin Yu. S. *Birds of North Euroasin Plains: Numbers, Distribution and Spatial Organization of Communities*. Novosibirsk, Nauka Publ., 2005. 304 p. (in Russian).
- Ravkin E. S., Chelintsev N. G. Methodological recommendations on route accounting of the bird population in nature reserves. In: *Organizatsiia nauchnykh issledovanii v zapovednikakh i natsional'nykh parkakh. Sbornik dokladov seminar-soveshchaniia* [Organization of Scientific Research in Nature Reserves and National Parks. Collection of Reports of the Seminar-Meeting]. Moscow, World Wildlife Fund Publ., 1999, pp. 143–155 (in Russian).
- Ravkin Yu. S. To a method of the accounting of birds of forest landscapes. In: *Priroda ochagov kleshchevogo entsefalita na Altae* [Nature of the Centers of Tick-borne Encephalitis in Altai]. Novosibirsk, Nauka Publ., 1967, pp. 66–75 (in Russian).
- Ravkin Yu. S. *Prostranstvennaia organizatsiia naseleniia ptits lesnoi zony (Zapadnaia i Sredniaia Sibir')* [Spatial Organization of the Bird Population of the Forest Zone (Western and Middle Siberia)]. Novosibirsk, Nauka Publ., 1984. 264 p. (in Russian).
- Ravkin Yu. S., Efimov V. M. Data bank on the number and distribution of animals within the Former USSR. In: *Development of the Biodiversity Databases – Experience, Problems, Decisions: Proceedings of the International Scientific and Practical Conference*. Barnaul, Arktika Publ., 2009, pp. 205–214 (in Russian).
- Ravkin Yu. S., Livanov S. G. *Faktornaja zoogeografiia* [Factor Zoogeography]. Novosibirsk, Nauka Publ., 2008. 205 p. (in Russian).
- Ravkin Yu. S., Kupershtokh V. L., Trofimov V. A. Spatial organization of the bird population. In: *Ptitsy lesnoi zony Priob'ia (prostranstvennaia organizatsiia letnego naseleniia)* [Birds of the Forest Zone of the Ob Region (Spatial Organization of the Summer Population)]. Novosibirsk, Nauka Publ., 1978, pp. 253–269 (in Russian).

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И СТРУКТУРА НАСЕЛЕНИЯ ПТИЦ СЕВЕРНОЙ ЕВРАЗИИ

Ravkin Yu. S., Bogomolova I. N., Tsybulin S. M., Zheleznova T. K., Toropov K. V., Vartapetov L. G., Milovidov S. P., Yudkin V. A., Zhukov V. S., Gureev S. P., Pokrovskaya I. V., Kasibekov E. Sh., Ananin A. A., Bochkareva E. N. Spatial-typological heterogeneity and environmental organization of the summer population of birds in the Middle region of Northern Eurasia. *Contemporary Problems of Ecology*, 2016, vol. 9, no. 1, pp. 86–97.

Ravkin Yu. S., Babenko V. G., Stishov M. S., Pronkevich V. V., Lyalina M. I. Ecogeographical variability of the summer bird population in the Pacific Part of Russia. *Contemporary Problems of Ecology*, 2020, vol. 13, no. 6, pp. 577–589.

Ravkina Yu. S., Tsybulina S. M., Ananin A. A., Zheleznova T. K., Vartapetov L. G., Yudkin V. A., Zhukov V. S., Preobrazhenskaya E. S., Stishov M. S., Toropov K. V., Ravkin E. S., Bogomolova I. N., Chesnokova S. V., Lyalina M. I. Ecological and geographical organization and structure of the summer bird assemblages of Northern Eurasia. *Zhurnal obshchei biologii*, 2022, vol. 83, no. 4, pp. 302–320 (in Russian). <https://doi.org/10.31857/S0044459622040066>

Toropov K. V., Bochkareva E. N. *Birds of Subtaiga Forest of Western Siberia: 30–40 Years Later*. Novosibirsk, Nauka-Center Publ., 2014. 394 p. (in Russian).

Trofimov V. A. Models and methods of qualitative factor analysis of communication matrix. In: *Problemy analiza diskretnoj informacii* [Problems of Analysis of Discrete Information]. Novosibirsk, Institut ekonomiki i organizacii promyshlennogo proizvodstva SO AN SSSR Publ., 1976, part 2, pp. 24–36 (in Russian).

Tsybulin S. M. *The Birds of Altai: The Spatiotemporal Differentiation and the Community Structure and Organization*. Novosibirsk, Nauka Publ., 2009. 234 p. (in Russian).

Stegmann B. K. Principes Generaux des Subdivisions Ornithogeographiques de la Region Paléarctique. In: *Faune de l'URSS. Oiseaux*. Moscou, Leningrad, Edition de l'academie des Sciences de L'URSS, vol. 1, iss. 2. 156 p. (in Russian).

Entsiklopedicheskii slovar' geograficheskikh terminov [Encyclopedic Dictionary of Geographical Terms]. Moscow, Sovetskaya entsiklopediya Publ., 1968. 437 p. (in Russian).

Hayne D. W. An examination of the strip census method for estimating animal populations. *Journal of Wildlife Management*, 1949, vol. 13, no. 2, pp. 145–147. <https://doi.org/10.2307/3796084>

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

Краткое сообщение

УДК 597.833(470.44)

<https://doi.org/10.35885/1684-7318-2022-4-474-482>

ФЕНОЛОГИЧЕСКИЕ ИЗМЕНЕНИЯ ДАТЫ ОКОНЧАНИЯ ЗИМОВКИ ЛЯГУШКИ ОЗЕРНОЙ – *PELOPHYLAX RIDIBUNDUS* (PALLAS, 1771) (RANIDAE, ANURA) В ДОЛИНЕ р. МЕДВЕДИЦЫ (САРАТОВСКАЯ ОБЛАСТЬ) В УСЛОВИЯХ ТРАНСФОРМАЦИИ КЛИМАТА

М. В. Ермохин ^{1✉}, В. Г. Табачишин ²

¹ Саратовский национальный исследовательский государственный
университет имени Н. Г. Чернышевского

Россия, 410012, г. Саратов, ул. Астраханская, д. 83

² Саратовский филиал Института проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН
Россия, 410028, г. Саратов, ул. Рабочая, д. 24

Поступила в редакцию 12.09.2022 г., после доработки 29.10.2022 г., принята 30.10.2022 г.

Аннотация. Проведен анализ временного ряда дат окончания зимовки и начала нерестовых миграций лягушки озерной на территории долины среднего течения р. Медведицы (бассейн Дона, Саратовская область). Установлено, что в период с 1892 по 2021 г. на фоне потепления климата произошло смещение фенологической нормы этой фазы годового цикла на более ранние сроки в среднем на 6 суток (со 2 мая на 26 апреля). Обсуждаются возможные последствия трансформации весенней фенологии бесхвостых амфибий в связи с установленными изменениями. Для формирования прогноза динамики популяций этого вида бесхвостых амфибий и научных основ их сохранения требуется продолжение мониторинга фенологических изменений весенней фазы годового цикла.

Ключевые слова: лягушка озерная, фенология, зимовка, нерестовые миграции

Для цитирования. Ермохин М. В., Табачишин В. Г. Фенологические изменения даты окончания зимовки лягушки озерной – *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771) (Ranidae, Anura) в долине р. Медведицы (Саратовская область) в условиях трансформации климата // Поволжский экологический журнал. 2022. № 4. С. 474 – 482. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2022-4-474-482>

✉ Для корреспонденции. Кафедра морфологии и экологии животных Саратовского национального исследовательского государственного университета имени Н. Г. Чернышевского.

ORCID и e-mail адреса: Ермохин Михаил Валентинович: <https://orcid.org/0000-0001-6377-6816>, yermokhinmv@yandex.ru;
Табачишин Василий Григорьевич: <https://orcid.org/0000-0002-9001-1488>, tabachishinv@sevin.ru.

Глобальная трансформация климата во второй половине XX – в начале XXI в. ведет к заметным изменениям температурного режима в весенний период. Эти события в первую очередь определяют ход фенологических явлений многих пойкилотермных животных, в том числе бесхвостых амфибий (Blaustein et al., 2011). В первую очередь многие виды этой группы реагируют существенными сдвигами календарных дат окончания зимовки и начала нерестовых миграций (Ермохин и др., 2013, 2016; Ермохин, Табачишин, 2021, 2022; Sparks et al., 2007; Yermokhin, Tabachishin, 2022). Многие такие изменения хода весенней части годового цикла амфибий нуждаются в отдельном анализе, обусловленном специфичностью региональных условий.

Цель работы – установить закономерности динамики даты окончания зимовки и начала нерестовых миграций лягушки озерной *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771) в долине среднего течения р. Медведицы.

Материал и методы. Материал собран в период с последней декады марта по вторую декаду мая 2009 – 2021 гг. в пойме р. Медведицы (Саратовская область, Лысогорский район, окрестности с. Урицкое: оз. Садок (51°21'31'' с.ш., 44°48'11'' в.д.)). Выбор данного водоема в качестве модельного обусловлен его близостью к руслу р. Медведицы, которое используется лягушкой озерной в качестве места зимовки. Перемещение от реки к этому нерестовому водоему занимает менее суток, поэтому дата прибытия на нерест эквивалентна дате окончания зимовки. В то же время прочие пойменные озера более удалены от русла и миграция от биотопа зимовки может составлять несколько суток.

Бесхвостых амфибий отлавливали методом линейных заборчиков с ловчими цилиндрами (Корн, 2003; Corn, Bury, 1990), которые устанавливали вокруг исследуемого водоёма в период схода снежного покрова до начала нерестовых миграций. Применяли метод частичного огораживания нерестовых водоёмов. Было установлено не менее 10 заборчиков длиной 10 м каждый (Ермохин, Табачишин, 2011). Ловчие цилиндры осматривали ежедневно один раз в сутки в утренние часы.

Температуру воздуха измеряли с помощью логгеров DT-172 (CEM Instruments India Pvt. Ltd., Kolkata, India), установленных в тени на уровне почвы вблизи озера на расстоянии 50 м, с точностью до 0.1°C. Температуру воды в водоёме определяли с точностью до 0.5°C с помощью трёх термохронов iButton DS1921-F5 s (Maxim Integrated Products, Inc., San Jose, CA, USA), установленных на глубине 0.5 м от поверхности воды. Регистрация температуры воздуха и воды производилась круглосуточно в течение всего периода наблюдений с интервалом 3 ч.

Для бесхвостых амфибий характерно видоспецифичное пороговое значение температуры среды, при котором возможен выход особей из состояния оцепенения и начало активности (Reading, 1998). Установлено, что для *P. ridibundus* такое пороговое значение температуры среды составляет 8.8°C (Ермохин и др., 2013). Дата окончания зимовки и начала нерестовых миграций определена методом реконструкции по данным временных рядов архивов метеостанций, ближайших к месту проведения исследований (Green, 2017; Arietta et al., 2020). Для прогноза даты выхода *P. ridibundus* из состояния зимнего оцепенения и начала нерестовых миграций в 1892 – 2008 гг. получены расчетные значения среднесуточной температуры

воды на нерестилищах на глубине 0.5 м как среднюю температуру воздуха за 10 сут. Расчетные значения температуры имели высокую степень сходимости с фактической температурой воды, измеренной нами термохронами в течение периода полевых исследований на модельных площадках (Yermokhin et al., 2017; Yermokhin, Tabachishin, 2022).

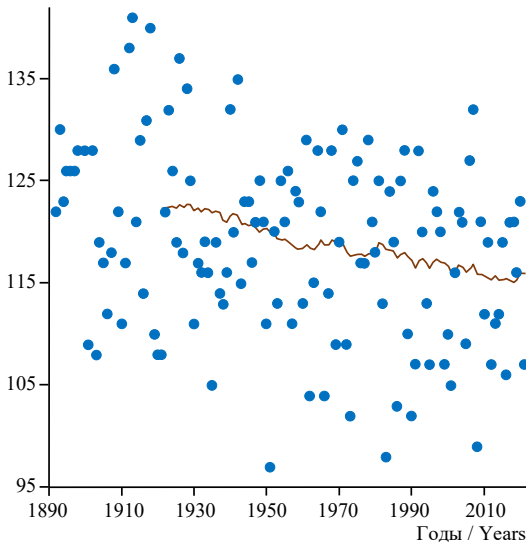
Для расчетов метеорологических параметров (среднесуточная температура воздуха, температура воды на нерестилищах и почвы на глубине зимовки амфибий) использовали данные по метеостанции Октябрьский Городок (WMO ID 34163): для периода с 1892 по 1965 г. из архива погоды (Среднегодовая средняя..., 2005) и архивные данные 8-строчных наблюдений погоды в 1966 – 2021 гг. (специализированные массивы для климатических исследований ВНИИГМИ-МЦД (<http://aisori-m.meteo.ru/waisori/>)).

Календарные даты были конвертированы в порядковый номер дня в году с учётом високосных лет. Для анализа внутривековой динамики фенологической нормы даты окончания зимовки и начала нерестовых миграций период с 1892 по

2021 гг. был разделен на пять диапазонов продолжительностью до 30 лет (1892 – 1901, 1902 – 1931, 1932 – 1961, 1962 – 1991, 1992 – 2021 гг.). Для каждого периода рассчитывали медиану, межквартильный размах, а также размах варьирования дат (min – max). При визуализации динамики фенологической нормы использовали построение линии тренда с линейной фильтрацией за 30 лет.

Статистическая обработка выполнена в пакетах программ PAST 3.21 (Hammer et al., 2001) и Statistica 6.1 (StatSoft Inc., OK, USA).

Результаты. Установлено, что выход из состояния зимовки у лягушки озерной происходит при температуре воды 8.8°C. Это пороговое значение достигается через 5 – 7 сут. после перехода среднесуточной температуры воздуха через +9°C (по фактическим результатам учетов в 2009 – 2021 гг.). Внутривековое смещение даты начала нерестовых миграций составляет около 6 сут. (рисунок). Наи-



Дата окончания зимовки и начала нерестовых миграций лягушки озерной (*Pelophylax ridibundus*) в 1892 – 2021 гг. (в 1892 – 2008 гг. по результатам реконструкции, 2009 – 2021 гг. – фактические данные). Сплошная линия – тренд с линейной фильтрацией за 30 лет

Figure. Date of the end of wintering and the beginning of spawning migrations of the marsh frog (*Pelophylax ridibundus*) in 1892–2021 (reconstruction for 1892–2008, actual data for 2009–2021). The solid line is the trend with linear filtering for 30 years

более ранняя дата окончания зимовки была установлена в 1951 г. (7 апреля), а наиболее поздняя в 1913 г. (21 мая) (таблица, см. рисунок). Фенологическая норма этого явления в начале XX в. – 2 мая, тогда как в начале XXI в. она составила уже 26 апреля (см. рисунок). Причем наиболее существенные изменения стали происходить несколько ранее общепринятого начала периода глобального потепления в середине 1960-х гг.

Обсуждение результатов. В целом данные о смещении даты окончания зимовки на более ранние сроки в период с 1892 по 2021 г., полученные для лягушки озерной (6 сут.), хорошо согласуются с тенденцией характерной для чесночницы Палласа в том же регионе (сдвиг на 7 сут. (Ермохин и др., 2016; Yermokhin et al., 2017)). Сопоставимость этих результатов несколько противоречит утверждению о том, что бесхвостые амфибии, для которых свойственны более ранние сроки начала нерестовой активности, в большей степени подвержены смещению даты начала сезона размножения по сравнению с видами с более поздними сроками нереста (Walpole et al., 2012). Однако оно может оказаться вполне справедливым при учете такого явления, как ложная весна, поскольку феномен ложной весны у лягушки озерной в 1966 – 2021 гг. регистрируется реже (3 события), чем, например, у чесночницы Палласа (9 раз: Yermokhin, Tabachishin, 2022).

Временные сдвиги даты начала нерестовых миграций на более ранние сроки, очевидно, формируют совокупность экологических последствий для популяций таких видов как позитивных, так и негативных. В частности, на территории левобережной части бассейна Дона к числу таких особенностей относится относительно быстрая деградация паводкового режима средних рек – притоков (в том числе р. Медведица) (Киреева, 2013). Одним из следствий этого явления оказалось сокращение водности речных долин и деградация сети пойменных озер, используемых бесхвостыми амфибиями в качестве нерестовых водоёмов. Деградация нерестовых озер проявляется, как правило, в форме сокращения их гидропериода, (сменой типа гидрологического режима и статуса водоема с постоянного на временный), что достаточно часто в 2009 – 2021 гг. проявляется в пересыхании озерных котловин до завершения метаморфоза головастиков (Ермохин, Табачишин, 2018).

Второе последствие смещения даты начала нерестовых миграций на более ранние сроки ведет к формированию феномена ложной весны (Ермохин, Табачи-

Динамика даты окончания зимовки и начала нерестовых миграций лягушки озерной (*Pelophylax ridibundus*) в 1892 – 2021 гг. в долине р. Медведицы
Table. Dynamics of the end of wintering and the beginning of spawning migrations of the marsh frog (*Pelophylax ridibundus*) in the Medveditsa river valley in 1892–2021

Годы / Years	Дата / Date		
	Медиана и межквартильный размах / Median and interquartile range	min	max
1892–1901	126 123–128	19.04	10.05
1902–1931	120 114–131	18.04	21.05
1932–1961	120 114–123	07.04	15.05
1962–1991	118 109–125	08.04	10.05
1992–2021	118 109–121	09.04	12.05

шин, 2022; Yermokhin, Tabachishin, 2022). Однако при аномально раннем начале нерестовых миграций приход на нерест часто прекращается наступлением возвратных холодов, способных оказать негативное влияние на успех размножения (гибель кладок, начавших развитие головастиков или даже половозрелых особей, участвующих в размножении) (Bison et al., 2021; Коупова et al., 2022). Возможно также аномальное увеличение продолжительности периода размножения амфибий, сопровождающееся поздним развитием головастиков и увеличением вероятности наступления осенних холодов еще до завершения их метаморфоза (Drohvalenko, 2021).

Таким образом, смещение даты окончания зимовки и начала нерестовых миграций у лягушки озерной в долине р. Медведицы на фоне потепления климата происходит сходным образом с другими видами бесхвостых амфибий, причем величина этой трансформации сопоставима с ними. Для формирования прогноза динамики популяций этого вида бесхвостых амфибий и научных основ их сохранения требуется продолжение мониторинга фенологических изменений весенней фазы годового цикла.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ермохин М. В., Табачишин В. Г. Сходимость результатов учета численности мигрирующих сеголеток чесночницы обыкновенной, *Pelobates fuscus* (Laurenti, 1768) при полном и частичном огораживании нерестового водоёма заборчиками с ловчими цилиндрами // Современная герпетология. 2011. Т. 11, вып. 3/4. С. 121 – 131.

Ермохин М. В., Табачишин В. Г. Динамика размеров тела и упитанности сеголеток *Pelobates fuscus* (Anura, Pelobatidae) в условиях трансформации гидрологического режима пойменных озёр // Современная герпетология. 2018. Т. 18, вып. 3/4. С. 101 – 117. <https://doi.org/10.18500/1814-6090-2018-18-3-4-101-117>

Ермохин М. В., Табачишин В. Г. Аномально раннее окончание зимовки жерлянки краснобрюхой (*Bombina orientalis*) (Discoglossidae, Anura) в популяциях долины р. Медведица (Саратовская область) // Поволжский экологический журнал. 2021. № 1. С. 89 – 96. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2021-1-89-96>

Ермохин М. В., Табачишин В. Г. Ложная весна в нерестовых миграциях чесночницы (*Pelobates*, Anura): распространение в европейской части России и масштаб феномена в 2020 году // Поволжский экологический журнал. 2022. № 1. С. 3 – 16. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2022-1-3-16>

Ермохин М. В., Иванов Г. А., Табачишин В. Г. Фенология нерестовых миграций бесхвостых амфибий в долине р. Медведица (Саратовская область) // Современная герпетология. 2013. Т. 13, вып. 3/4. С. 101 – 111.

Ермохин М. В., Табачишин В. Г., Иванов Г. А. Фенологические изменения зимовки чесночницы обыкновенной – *Pelobates fuscus* (Pelobatidae, Amphibia) в условиях трансформации климата на севере Нижнего Поволжья // Поволжский экологический журнал. 2016. № 2. С. 167 – 185. <https://doi.org/10.18500/1684-7318-2016-2-167-185>

Киреева М. Б. Водный режим рек бассейна Дона в условиях меняющегося климата: дис. ... канд. геогр. наук. М., 2013. 211 с.

Корн П. С. Прямолнейные заборчики с ловушками // Измерение и мониторинг биологического разнообразия: стандартные методы для земноводных. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2003. С. 117 – 127.

ФЕНОЛОГИЧЕСКИЕ ИЗМЕНЕНИЯ ДАТЫ ОКОНЧАНИЯ ЗИМОВКИ

Среднегодовая средняя, минимальная и максимальная температура воздуха, количество осадков по годам в пункте Октябрьский Городок // Термограф: архивные данные температуры воздуха и количества осадков. 2005. URL: http://thermograph.ru/mon/st_34163.htm (дата обращения: 24.05.2014).

Arietta A. Z. A., Freidenburg L. K., Urban M. C., Rodrigues S. B., Rubinstein A., Skelly D. K. Phenological delay despite warming in wood frog *Rana sylvatica* reproductive timing: A 20-year study // *Ecography*. 2020. Vol. 43, iss. 12. P. 1791 – 1800. <https://doi.org/10.1111/ecog.05297>

Bison M., Yoccoz N. G., Carlson B. Z., Klein G., Laigle I., Van Reeth C., Delestrade A. Earlier snowmelt advances breeding phenology of the common frog (*Rana temporaria*) but increases the risk of frost exposure and wetland drying // *Frontiers in Ecology and Evolution*. 2021. Vol. 9. Article number 645585. <https://doi.org/10.3389/fevo.2021.645585>

Blaustein A. R., Searle C., Bancroft B. A., Lawler J. Amphibian population declines and climate change // *Ecological Consequences of Climate Change: Mechanisms, Conservation, and Management* / eds. E. A. Beever, J. L. Belant. Boca Raton : CRC Press, 2011. P. 29 – 53.

Corn P. S., Bury R. B. Sampling methods for terrestrial amphibians and reptiles / USDA Forest Service, Pacific Northwest Research Station. Portland, General Technical Report PNW-GTR-275, 1990. 34 p.

Drohvalenko M. Extended breeding of the marsh frog, *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771) // *Reptiles & Amphibians*. 2021. Vol. 28, № 1. P. 37–39. <https://doi.org/10.17161/randa.v28i1.15301>

Green D. M. Amphibian breeding phenology trends under climate change: Predicting the past to forecast the future // *Global Change Biology*. 2017. Vol. 23, iss. 2. P. 646 – 656. <https://doi.org/10.1111/gcb.13390>

Hammer O., Harper D. A. T., Ryan P. D. PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis // *Paleontologia Electronica*. 2001. Vol. 4, № 1. P. 1 – 9.

Koynova T., Nedyalkov N., Natchev N. An early start does not warrant offspring – a case of abnormal onset of the breeding season in *Rana dalmatina* (Fitzinger in Bonaparte, 1838) on the territory of Natura Park “Shumensko Plato” (NE-Bulgaria) // *Biharean Biologist*. 2022. Vol. 16, iss. 2. P. 79 – 82.

Reading C. The effect of winter temperatures on the timing of breeding activity in the common toad *Bufo bufo* // *Oecologia*. 1998. Vol. 117. P. 469 – 475.

Sparks T., Tryjanowski P., Cooke A., Crick H., Kuzniak S. Vertebrate phenology at similar latitudes: temperature responses differ between Poland and the United Kingdom // *Climate Research*. 2007. Vol. 34, № 2. P. 93 – 98. <https://doi.org/10.3354/cr034093>

Walpole A. A., Bowman J., Tozer D. C., Badzinski D. S. Community-level response to climate change: Shifts in anuran calling phenology // *Herpetological Conservation and Biology*. 2012. Vol. 7, iss. 2. P. 249 – 257.

Yermokhin M. V., Tabachishin V. G., Ivanov G. A. Phenological changes in the wintering of *Pelobates fuscus* (Pelobatidae, Amphibia) in the climate transformation conditions in the Northern Lower Volga Region // *Biology Bulletin*. 2017. Vol. 44, № 10. P. 1215 – 1227. <https://doi.org/10.1134/S1062359017100041>

Yermokhin M. V., Tabachishin V. G. False Spring in the Southeastern European Russia and anomalies of the phenology of spawning migrations of the Pallas' Spadefoot Toad *Pelobates vespertinus* (Pelobatidae, Amphibia) // *Russian Journal of Herpetology*. 2022. Vol. 29, № 4. P. 206 – 214. <https://doi.org/10.30906/1026-2296-2022-29-4-206-214>

**Phenological changes in the wintering end date
of *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771) (Ranidae, Anura)
in the Medveditsa river valley (Saratov region) under conditions
of climate transformation**

M. V. Yermokhin ^{1✉}, V. G. Tabachishin ²

¹ *Saratov State University*

83 Astrakhanskaya St., Saratov 410012, Russia

² *Saratov Branch of A. N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences
24 Rabochaya St., Saratov 410028, Russia*

Received: 12 September 2022 / revised: 29 October 2022 / accepted: 30 October 2022

Abstract. The time series of dates of the end of wintering and the beginning of spawning migrations of the marsh frog in the valley of the middle reaches of the Medveditsa river (Don basin, Saratov region) was analyzed. It has been established that in the period from 1892 to 2021, the phenological norm of this phase of the annual cycle shifted to earlier dates by an average of 6 days (from May 2 to April 26) against the background of climate warming. Possible consequences of this transformation of the spring phenology of anurans in connection with the changes established are discussed. Continued monitoring of phenological changes in the spring phase of the annual cycle is required to form a forecast of the population dynamics of this anuran species and the scientific basis for their conservation.

Keywords: marsh frog, phenology, wintering, spawning migration

For citation: Yermokhin M. V., Tabachishin V. G. Phenological changes in the wintering end date of *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771) (Ranidae, Anura) in the Medveditsa river valley (Saratov region) under conditions of climate transformation. *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2022, no. 4, pp. 474–482 (in Russian). <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2022-4-474-482>

REFERENCES

Yermokhin M. V., Tabachishin V. G. Abundance accounting result convergence of *Pelobates fuscus* (Laurenti, 1768) migrating toadlets at full and partial enclosing of a spawning water-body by drift fences with pitfall. *Current Studies in Herpetology*, 2011, vol. 11, iss. 3–4, pp. 121–131 (in Russian).

Yermokhin M. V., Tabachishin V. G. Body Size and Condition Dynamics of *Pelobates fuscus* (Anura, Pelobatidae) Metamorphs under Transformation of Floodplain Lakes Hydrological Regime. *Current Studies in Herpetology*, 2018, vol. 18, iss. 3–4, pp. 101–117 (in Russian). <https://doi.org/10.18500/1814-6090-2018-18-3-4-101-117>

Yermokhin M. V., Tabachishin V. G. An abnormally early hibernation ending of the Red-bellied toad (*Bombina orientalis*) (Discoglossidae, Anura) in the populations of the Medveditsa river valley (Saratov region). *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2021, no. 1, pp. 89–96. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2021-1-89-96>

✉ *Corresponding author.* Department of Animal Morphology and Ecology, Saratov State University, Russia.

ORCID and e-mail addresses: Mikhail V. Yermokhin: <https://orcid.org/0000-0001-6377-6816>, yermokhinmv@yandex.ru; Vasily G. Tabachishin: <https://orcid.org/0000-0002-9001-1488>, tabachishinvg@sevin.ru.

Yermokhin M. V., Tabachishin V. G. False spring in the spawning migrations of Spadefoot toads (*Pelobates*, Anura): Distribution in the European Russia and the phenomenon scale in 2020. *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2022, no. 1, pp. 3–16 (in Russian). <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2022-1-3-16>

Yermokhin M. V., Ivanov G. A., Tabachishin V. G. Spawning migration phenology of anuran amphibians in the Medveditsa river valley (Saratov region). *Current Studies in Herpetology*, 2013, vol. 13, iss. 3–4, pp. 101–111 (in Russian).

Yermokhin M. V., Tabachishin V. G., Ivanov G. A. Phenological changes of the wintering of *Pelobates fuscus* (Pelobatidae, Amphibia) in the climate transformation conditions of the northern Lower-Volga region. *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2016, no. 2, pp. 167–185 (in Russian). <https://doi.org/10.18500/1684-7318-2016-2-167-185>

Kireeva M. B. *Water Regime of Don Basin Rivers in Climate Change Conditions*. Diss. Cand. Sci. (Geogr.). Moscow, 2013. 211 p. (in Russian).

Corn P. S. Straight-line drift fences and pitfall traps. In: *Measuring and Monitoring Biological Diversity: Standard Methods for Amphibians*. Moscow, KMK Scientific Press, 2003, pp. 117–127 (in Russian).

Average annual average, minimum and maximum air temperature, precipitation by year in the village of Oktyabrsky Gorodok. In: *Termograf: arkhivnye dannye temperatury vozdukh i kolichestva osadkov* [Thermograph: Archive Data of Air Temperature and Precipitation]. Available at: http://thermograph.ru/mon/st_34163.htm (accessed 24 May 2014) (in Russian).

Arietta A. Z. A., Freidenburg L. K., Urban M. C., Rodrigues S. B., Rubinstein A., Skelly D. K. Phenological delay despite warming in wood frog *Rana sylvatica* reproductive timing: A 20-year study. *Ecography*, 2020, vol. 43, iss. 12, pp. 1791–1800. <https://doi.org/10.1111/ecog.05297>

Bison M., Yoccoz N. G., Carlson B. Z., Klein G., Laigle I., Van Reeth C., Delestrade A. Earlier snowmelt advances breeding phenology of the common frog (*Rana temporaria*) but increases the risk of frost exposure and wetland drying. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 2021, vol. 9, article number 645585. <https://doi.org/10.3389/fevo.2021.645585>

Blaustein A. R., Searle C., Bancroft B. A., Lawler J. Amphibian population declines and climate change. In: E. A. Beever, J. L. Belant, eds. *Ecological Consequences of Climate Change: Mechanisms, Conservation, and Management*. Boca Raton, CRC Press, 2011, pp. 29–53.

Corn P. S., Bury R. B. *Sampling Methods for Terrestrial Amphibians and Reptiles* / USDA Forest Service, Pacific Northwest Research Station. Portland, General Technical Report PNW-GTR-275, 1990. 34 p.

Drohvalenko M. Extended breeding of the marsh frog, *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771). *Reptiles & Amphibians*, 2021, vol. 28, no. 1, pp. 37–39. <https://doi.org/10.17161/randa.v28i1.15301>

Green D. M. Amphibian breeding phenology trends under climate change: Predicting the past to forecast the future. *Global Change Biology*, 2017, vol. 23, iss. 2, pp. 646–656. <https://doi.org/10.1111/gcb.13390>

Hammer O., Harper D. A. T., Ryan P. D. PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis. *Paleontologia Electronica*, 2001, vol. 4, no. 1, pp. 1–9.

Koynova T., Nedyalkov N., Natchev N. An early start does not warrant offspring – a case of abnormal onset of the breeding season in *Rana dalmatina* (Fitzinger in Bonaparte, 1838) on the territory of Natura Park “Shumensko Plato” (NE-Bulgaria). *Biharean Biologist*, 2022, vol. 16, iss. 2, pp. 79–82.

Reading C. The effect of winter temperatures on the timing of breeding activity in the common toad *Bufo bufo*. *Oecologia*, 1998, vol. 117, pp. 469–475.

Sparks T., Tryjanowski P., Cooke A., Crick H., Kuzniak S. Vertebrate phenology at similar latitudes: temperature responses differ between Poland and the United Kingdom. *Climate Research*, 2007, vol. 34, no. 2, pp. 93–98. <https://doi.org/10.3354/cr034093>

Walpole A. A., Bowman J., Tozer D. C., Badzinski D. S. Community-level response to climate change: shifts in anuran calling phenology. *Herpetological Conservation and Biology*, 2012, vol. 7, iss. 2, pp. 249–257.

Yermokhin M. V., Tabachishin V. G., Ivanov G. A. Phenological changes in the wintering of *Pelobates fuscus* (Pelobatidae, Amphibia) in the climate transformation conditions in the Northern Lower Volga Region. *Biology Bulletin*, 2017, vol. 44, no. 10, pp. 1215–1227. <https://doi.org/10.1134/S1062359017100041>

Yermokhin M. V., Tabachishin V. G. False Spring in the Southeastern European Russia and anomalies of the phenology of spawning migrations of the Pallas' Spadefoot Toad *Pelobates vespertinus* (Pelobatidae, Amphibia). *Russian Journal of Herpetology*, 2022, vol. 29, no. 4, pp. 206–214. <https://doi.org/10.30906/1026-2296-2022-29-4-206-214>

Краткое сообщение

УДК 57.044

<https://doi.org/10.35885/1684-7318-2022-4-483-490>

ПОТЕНЦИРОВАНИЕ ТОКСИЧЕСКОГО ДЕЙСТВИЯ МЕДИ В ПРИСУТСТВИИ ЛАНТАНА В БИОТЕСТАХ НА *DAPHNIA MAGNA* STRAUS (CLADOCERA, CRUSTACEA)

М. А. Сысолятина ✉, А. С. Олькова

Вятский государственный университет
Россия, 610000, г. Киров, ул. Московская, д. 36

Поступила в редакцию 02.04.2022 г., после доработки 13.09.2022 г., принята 13.09.2022 г.

Аннотация. Имеющиеся данные о совместном действии редкоземельных элементов и тяжелых металлов противоречивы. Следовательно, актуальна цель представленной работы – определить эффекты растворов солей меди, лантана и их эквимольных смесей в контролируемых условиях для *Daphnia magna* Straus. Установлено, что гибель *D. magna* свыше 50% в растворах, содержащих Cu^{2+} , наблюдается при расчетной концентрации 0.05 мг/л (0.0008 ммоль/л), а аналогичный эффект растворов с La^{3+} наступает при концентрации 50 мг/л (0.36 ммоль/л). Показано потенцирование летального действия меди в присутствии лантана. Так, в растворах смесей солей Cu и La, сумма металлов в которых эквимольна нелетальным концентрациям Cu^{2+} (0.00016 и 0.0008 ммоль/л), наблюдается 100%-ная гибель *D. magna* через 96 и 24 ч соответственно. В биотесте по оценке двигательной активности *D. magna* эффект потенцирования подтвержден. Растворы, содержащие смесь « Cu^{2+} и La^{3+} » (1:1), угнетают двигательную активность дафний аналогично эквимольным растворам, содержащим только Cu^{2+} . Таким образом, несмотря на разницу в 1000 раз действующих летальных и нелетальных концентраций Cu^{2+} и La^{3+} , установлено, что при совместном действии эквимольных доз металлов наблюдается усиление токсичности меди в присутствии лантана.

Ключевые слова: лантан, медь, биотестирование, *Daphnia magna*, двигательная активность, совместное действие, синергизм, потенцирование

Для цитирования. Сысолятина М. А., Олькова А. С. Потенцирование токсического действия меди в присутствии лантана в биотестах на *Daphnia magna* Straus (Cladocera, Crustacea) // Поволжский экологический журнал. 2022. № 4. С. 483 – 490. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2022-4-483-490>

В XXI в. возрастает добыча и использование соединений редкоземельных элементов (РЗЭ), необходимых для катализа, производства компьютеров, новейших оптических приборов, медицинской техники и других высокотехнологичных отраслей. Использование других металлов, в том числе высокотоксичных тяжелых

✉ Для корреспонденции. Кафедра экологии и природопользования Вятского государственного университета.

ORCID и e-mail адреса: Сысолятина Мария Александровна: <https://orcid.org/0000-0002-7671-3993>, usr22523@vyatsu.ru; Олькова Анна Сергеевна: <https://orcid.org/0000-0002-5798-8211>, usr08617@vyatsu.ru.

металлов (ТМ), также остается на высоком уровне. В итоге совместное загрязнение компонентов окружающей среды РЗЭ и ТМ встречается как в районах добычи и переработки руд (Krasavtseva et al., 2021), так и в недобывающих районах (Wang, Li, 2013). Так, согласно (Козлов, 2003) суммарное загрязнение РЗЭ подземных и поверхностных вод Забайкалья и Дальнего Востока достигает 0.217 мг/л. Значительное антропогенное обогащение лантаном имеет р. Рейн – 49 мг/кг (350 ммоль/л) на протяжении 447 км от производства катализаторов жидкостного крекинга (Kulaksız, Bau, 2011). В этой же реке обнаруживали содержание меди, равное 0.0019 мг/л или 0.03 ммоль/л (Kramer et al., 2004).

Сведения о совместном действии РЗЭ и ТМ противоречивы. Синергизм смеси различных РЗЭ и Zn показан в работе по генотоксичности и повышению лабильности Zn в жабрах радужной форели (*Oncorhynchus mykiss*) (Hanana et al., 2021). Различные сочетания РЗЭ (La, Ce, Nd) с Cd приводили к уменьшению накопления Cd корнями рапса, но одновременно увеличивали перенос ТМ в надземные части растения (Ma et al., 2004). Показан антагонизм Fe и РЗЭ (Y и Ce) по показателям биодоступности за счет образования осадка (Gong et al., 2021).

Таким образом, определение индивидуальных эффектов РЗЭ и совместных эффектов ТМ и РЗЭ с помощью классических тест-организмов внесёт ясность в эту область.

Цель работы – экспериментальное установление предлетальных и летальных эффектов лантана при индивидуальном действии и с совместном влиянии лантана и меди на *Daphnia magna* Straus.

Материал и методы. В воду вносили соли $\text{La}_2(\text{SO}_4)_3 \cdot 8\text{H}_2\text{O}$, $\text{CuSO}_4 \cdot 5\text{H}_2\text{O}$, а также эквимольные смеси солей La и Cu (в расчете на ионы металлов). Для контроля и приготовления опытных вариантов использовали артезианскую воду питьевого качества торговой марки «Ключ здоровья». Согласно еженедельным кратким и ежемесячным развернутым химическим анализам воды, содержание металлов, в том числе меди, ниже предела обнаружения – менее 0.001 мг/л (по данным ФБУЗ «Центр гигиены и эпидемиологии в Кировской области», атомно-абсорбционный метод). В подземных водах Кировской области редкоземельные элементы, в том числе лантан, не обнаружены (Энциклопедия земли Вятской, 1997).

В модельных растворах устанавливали гибель *D. magna* по полной иммобилизации (ФР 1.39.2007.03222, 2007): время эксперимента – 96 ч, количество дафний – 10 в каждой повторности, повторность трехкратная, кормление 1 раз в сутки суспензией *Chlorella vulgaris* Beijerinck. Двигательную активность дафний определяли визуальным способом с помощью палетки за 5 мин (Olkova, Zimonina, 2020). После экспозиции 1 и 24 ч из каждой параллели опыта, состоящей из 3 дафний, опытных особей по одной переносили в отдельную ёмкость для подсчёта движений.

При статистической обработке полученных данных определяли средние значения (M), стандартное отклонение (δ) и размах варьирования ($\min - \max$). Проверку выборки на нормальность осуществляли при помощи теста Шапиро – Уилка. Зависимость наблюдаемых эффектов от концентрации токсикантов и их смесей устанавливали по коэффициенту корреляции Пирсона (r). Достоверность отличий между сравниваемыми рядами данных оценивали по t -критерию Стьюдента. Ста-

тистическую обработку материала проводили в пакете программ MS Excel 2010 (Microsoft Corp., USA).

Результаты. На рис. 1 показано, что под воздействием La^{3+} уже через 1 ч экспозиции происходит закономерное угнетение двигательной активности *D. magna* в ответ на повышение дозы токсиканта ($r = -0.98$, $p = 0.015$). Отличия от контроля достоверны (p от 0.002 до 0.02). Через сутки строгой закономерности «доза – эффект» не наблюдается ($r = 0.08$, $p = 0.1$). Однако угнетение тест-функции остается на значительном уровне (от 1.7 до 2.8 раз), индивидуальные колебания реакций организмов снижаются, в результате чего все исследуемые растворы оказывают достоверное угнетение двигательной активности *D. magna* ($p < 0.01$). Нелетальные концентрации Cu^{2+} были на 3 порядка меньше, чем аналогичные La^{3+} . За исключением этого факта, эффекты были аналогичными (см. рис. 1). Ослабевание связи «доза – эффект» в течение времени свидетельствует об активации внутренних защитных механизмов организмов, что приводит к сглаживанию эффектов через 24 ч по сравнению с острыми реакциями через 1 ч.

На рис. 2 показаны эффекты смесей солей La и Cu (1:1) по сравнению с контролем (чистой водой) и эквимоллярными растворами сульфата меди (в расчёте на Cu^{2+}).

Через 1 ч эксперимента тестируемые растворы действовали на *D. magna* одинаково: с увеличением концентрации двигательная активность закономерно угнеталась, но различия между вариантами «Cu» и «Cu+La» наблюдались не всегда ($p = 0.12$, 0.0001, 0.19 – для возрастающих концентраций соответственно). Через сутки наблюдали усиление эффектов во всех опытных вариантах, значимой разницы между вариантами также не выявлено ($p = 0.10$ и 0.15 для концентраций 0.00016 и 0.0016 ммоль соответственно). Одинаковый эффект растворов меди и растворов со смесью солей, где меди как наиболее сильного токсиканта

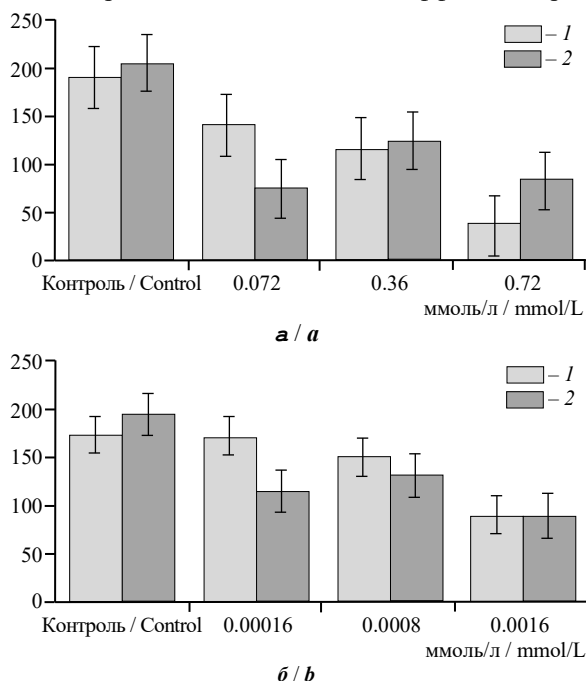


Рис. 1. Двигательная активность *D. magna* под воздействием солей La^{3+} (а) и Cu^{2+} (б) вне смеси: 1 – 1 ч, 2 – 24 ч; по оси ординат указано количество пересечений линий палетки

Fig. 1. Motor activity of *D. magna* under the influence of La^{3+} (a) and Cu^{2+} (b) salts outside the mixture: 1 – 1 h, 2 – 24 h; the y-axis indicates the number of intersections of the palette lines

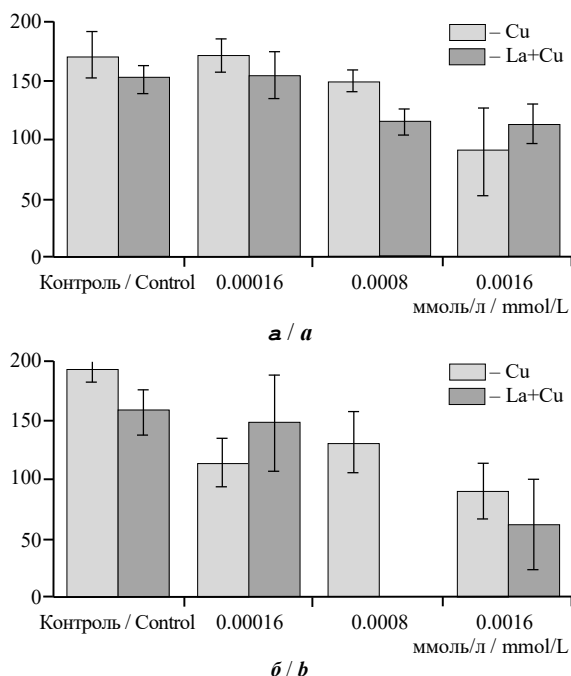


Рис. 2. Двигательная активность *D. magna* под воздействием Cu и смеси солей Cu и La (1:1): а – 1 ч, б – 24 ч; по оси ординат указано количество пересечений линий палетки

Fig. 2. Motor activity of *D. magna* under the influence of Cu salts and a mixture of Cu and La salts (1:1): а – 1 h, б – 24 h; the y-axis indicates the number of intersections of the palette lines

Обсуждение результатов. Имеются сведения о негативном влиянии лантана на живые организмы в более низких концентрациях, чем испытанные в представленной работе. Например, в работе (Koval, Olkova, 2022) установлено, что при концентрации La^{3+} 0.001 мг/л количество хлорофилла а у *Nostoc linckia* снизилось в 4.2 раза по сравнению с контролем, одновременно интенсивность процессов перекисного окисления липидов возросла в 2.2 раза. Такие различия в действующих концентрациях связаны с оценкой летальных и нелетальных эффектов и использованием тест-организмов разных уровней организации.

Показано, что La^{3+} потенцирует действие Cu^{2+} , что выявлено как по поведенческим, так и летальным эффектам у *D. magna*. Такие синергетические эффекты возникают, когда рецепторы, реагирующие на токсическое действие разных веществ, одни и те же (Куценко, 2004). Известно, что основные молекулярные механизмы воздействия РЗЭ и ТМ схожи и связаны с формированием окислительного

содержалось в 2 раза меньше по сравнению с «индивидуальным» раствором медного купороса, означает, что La^{3+} потенцирует действие Cu^{2+} . Гибель всех особей *D. magna* в варианте «Cu+La – 0.0008 ммоль/л» хоть и выбивается из общей закономерности эффектов, но подтверждает предположение о потенцировании Cu^{2+} в присутствии La^{3+} .

Гипотеза подтвердилась при повышении концентраций и определении летальных эффектов. Так, смесь солей La и Cu летальна при концентрациях 0.0008 ммоль/л, а раствор, содержащий Cu^{2+} в концентрации, эквимольной сумме металлов, не приводит к гибели *D. magna*. При уменьшении концентрации токсикантов в 2 раза (в расчёте на металлы – 0.00016 ммоль/л) эффект аналогичный, но проявляется слабее: в растворе, содержащем только Cu^{2+} , гибели дафний не наблюдается, тогда как в растворе со смесью « $\text{La}^{3+}+\text{Cu}^{2+}$ » через 96 ч гибнет 33% особей.

ПОТЕНЦИРОВАНИЕ ТОКСИЧЕСКОГО ДЕЙСТВИЯ МЕДИ

стресса за счет активации образования активных форм кислорода (Pagano et al., 2015).

Ограничением результатов исследования является то, что они были получены в стандартных лабораторных условиях на конкретном тест-организме – *D. magna*. Известно, что многие экологические факторы модифицируют ответные реакции организмов на токсический стресс (Олькова, Ашихмина, 2021). Например, в отношении La известно, что его негативное действие на пшеницу снижается в присутствии Са и нитрилтриуксусной кислоты (Li et al., 2020). Следовательно, еще предстоит уточнить совместное действие соединений РЗЭ и ТМ при разных условиях и для более разнообразного перечня тест-организмов.

Заключение. Угнетение двигательной активности *D. magna* и иммобилизация особей происходили при воздействии расчётных доз Cu^{2+} на 3 порядка меньших, чем La^{3+} . Однако, если заменить 50% меди эквимоллярным количеством лантана, то наблюдаются нелетальные и летальные эффекты, аналогичные действию «индивидуальных» растворов, содержащих ионы Cu^{2+} . Поскольку соли меди являются более токсичными, чем соли лантана, то можно говорить о потенцировании действия меди в присутствии лантана.

В дальнейших работах предстоит выяснить влияние смесей солей La и Cu в низких нелетальных концентрациях на хроническую токсичность для *D. magna*. В частности, с экологической точки зрения всегда важна оценка влияния токсикантов на способность особей к размножению.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Козлов С. А. Редкоземельные элементы как индикаторы загрязнения пресных природных вод (на примере Дальневосточного региона) // Проблемы поисковой и экологической геохимии Сибири : материалы научной конференции. Томск : Изд-во Томского политехнического университета, 2003. С. 232 – 234.

Куценко С. А. Основы токсикологии. СПб. : Фолиант, 2004. 715 с.

Олькова А. С., Ашихмина Т. Я. Факторы получения репрезентативных результатов биотестирования водных сред (обзор) // Теоретическая и прикладная экология. 2021. № 2. С. 22 – 30. <https://doi.org/10.25750/1995-4301-2021-2-022-030>

ФР 1.39.2007.03222. Биологические методы контроля. Методика определения токсичности воды и водных вытяжек из почв, осадков сточных вод, отходов по смертности и изменению плодовитости дафний. М. : АКВАРОС, 2007. 52 с.

Энциклопедия земли Вятской : в 10 т. Т. 7. Природа / сост. А. Н. Соловьев. Киров : Вятка, 1997. 607 с.

Gong B., He E., Romero-Freire A., Ruan J., Yang W., Zhan P., Qiu H. Do essential elements (P and Fe) have mitigation roles in the toxicity of individual and binary mixture of yttrium and cerium to *Triticum aestivum*? // Journal of Hazardous Materials. 2021. Vol. 416. Article number 125761. <https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2021.125761>

Hanana H., Kleinert C., Gagné F. Toxicity of representative mixture of five rare earth elements in juvenile rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) juveniles // Environmental Science and Pollution Research. 2021. Vol. 28, iss. 25. P. 28263 – 28274. <https://doi.org/10.1007/s11356-020-12218-5>

Koval E., Olkova A. Determination of the sensitivity of Cyanobacteria to rare earth elements La and Ce // Polish Journal of Environmental Studies. 2022. Vol. 31, № 1. P. 985 – 988. <https://doi.org/10.15244/pjoes/139375>

Kramer K. J., Jak R. G., Van Hattum B., Hooftman R. N., Zwolsman J. J. Copper toxicity in relation to surface water-dissolved organic matter: Biological effects to *Daphnia magna* // Environmental Toxicology and Chemistry. 2004. Vol. 23, iss. 12. P. 2971 – 2980. <https://doi.org/10.1897/03-501.1>

Krasavtseva E., Maksimova V., Makarov D. Conditions affecting the release of heavy and rare earth metals from the mine tailings Kola Subarctic // Toxics. 2021. Vol. 9, № 7. Article number 163. <https://doi.org/10.3390/toxics9070163>

Kulaksız S., Bau M. Rare earth elements in the Rhine River, Germany: First case of anthropogenic lanthanum as a dissolved microcontaminant in the hydrosphere // Environment International. 2011. Vol. 37, iss. 5. P. 973 – 979.

Li J. Q., He E. K., Romero-Freire A., Cao X. D., Zhao L., Qiu H. Coherent toxicity prediction framework for deciphering the joint effects of rare earth metals (La and Ce) under varied levels of calcium and NTA // Chemosphere. 2020. Vol. 254. Article number 126905. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2020.126905>

Ma J., Zhang S., Zhu J., Wu H. Alleviation effects of rare earth on Cd stress to rape Journal of Rare Earths // Journal of Rare Earths. 2004. Vol. 22, iss. 6. P. 909 – 912.

Olkova A., Zimonina N. Assessment of the toxicity of the natural and technogenic environment for motor activity of *Daphnia magna* // Journal of Ecological Engineering. 2020. Vol. 21, iss. 7. P. 11 – 16. <https://doi.org/10.12911/22998993/125459>

Pagano G., Guida M., Tommasi F., Oral R. Health effects and toxicity mechanisms of rare earth elements-Knowledge gaps and research prospects // Ecotoxicology and Environmental Safety. 2015. Vol. 115. P. 40 – 48. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2015.01.030>

Wang X. J., Li Y. M. Rare earth element content in fructus sophorae from different areas // Asian Journal of Chemistry. 2013. Vol. 25, № 4. P. 1790 – 1792. <https://doi.org/10.14233/ajchem.2013.13021>

Potential of the toxic action of copper in the presence of lanthanum in bioassays for *Daphnia magna* Straus (Cladocera, Crustacea)

M. A. Sysolyatina ✉, A. S. Olkova

Vyatka State University
36 Moskovskaya St., Kirov 610000, Russia

Received: 2 April 2022 / revised: 13 September 2022 / accepted: 13 September 2022

Abstract. The available data on the combined action of rare earth elements and heavy metals are contradictory. Therefore, the goal of the presented work is relevant – to determine the effects of solutions of copper, lanthanum salts and their equimolar mixtures under controlled conditions for *Daphnia magna* Straus. It has been established that the death of *D. magna* over 50% in solutions containing Cu^{2+} is observed at a calculated concentration of 0.05 mg/L (0.0008 mmol/L), and a similar effect of solutions with La^{3+} occurs at a dose of 50 mg/L (0.36 mmol/L). The potentiation of the lethal effect of copper in the presence of lanthanum is shown. E.g., in solutions of mixtures of Cu and La salts, where the sum of metals is equimolar to non-lethal concentrations of Cu^{2+} (0.00016 and 0.0008 mmol/L), 100% death of *D. magna* is observed after 96 and 24 hours, respectively. Further, the potentiation effect was confirmed in bioassays evaluating the locomotor activity of *D. magna*. Solutions containing a mixture of “ Cu^{2+} and La^{3+} ” (1:1) inhibit the motor activity of daphnia similarly to equimolar solutions containing only Cu^{2+} . Thus, despite the significant difference between the effective lethal and non-lethal concentrations of Cu^{2+} and La^{3+} (by 1,000), it was found that under the combined action of equimolar doses of the metals, an increase in the toxicity of copper in the presence of lanthanum is observed.

Keywords: lanthanum, copper, bioassay, *Daphnia magna*, locomotor activity, joint action, synergism, potentiation

For citation: Sysolyatina M. A., Olkova A. S. Potential of the toxic action of copper in the presence of lanthanum in bioassays for *Daphnia magna* Straus (Cladocera, Crustacea). *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2022, no. 4, pp. 483–490 (in Russian). <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2022-4-483-490>

REFERENCES

- Kozlov S. A. Rare earth elements as indicators of pollution of fresh natural waters (on the example of the Far East region). In: *Problemy poiskovoy i ekologicheskoy geokhimii Sibiri: materialy nauchnoy konferentsii* [Problems of Prospecting and Ecological Geochemistry of Siberia: Materials of a Scientific Conference. Tomsk, Izdatel'stvo Tomskogo politekhnicheskogo universiteta, 2003, pp. 232–234 (in Russian).
- Kutsenko S. A. *Osnovy toksikologii* [Fundamentals of Toxicology]. Saint Petersburg, Foliant Publ., 2004. 715 p. (in Russian).
- Olkova A. S., Ashikhmina T. Ya. Factors of obtaining representative results of bioassay of aquatic environments (review). *Theoretical and Applied Ecology*, 2021, no. 2, pp. 22–30 (in Russian). <https://doi.org/10.25750/1995-4301-2021-2-022-030>

✉ Corresponding author. Department of Ecology and Nature Management of the Vyatka State University, Russia.

ORCID and e-mail addresses: Maria A. Sysolyatina: <https://orcid.org/0000-0002-7671-3993>, usr22523@vyatsu.ru; Anna S. Olkova: <https://orcid.org/0000-0002-5798-8211>, usr08617@vyatsu.ru.

Federal'nyy reyestr 1.39.2007.03222. Biologicheskiye metody kontrolya. Metodika opredele-niya toksichnosti vody i vodnykh vytyazhek iz pochv, osadkov stochnykh vod, otkhodov po smertnosti i izmeneniyu plodovitosti dafniy [Federal Register 1.39.2007.03222. Biological Methods of Control. Methodology for Determining the Toxicity of Water and Water Extracts from Soils, Sewage Sludge, Waste by Mortality and Changes in the Fertility of Daphnia]. Moscow, AQUAROS Publ., 2007. 52 p. (in Russian).

Entsiklopediya zemli Viatskoi: v 10 t. T. 7. Priroda. Sost. A. N. Solov'ev [A. N. Solovyov, ed. Encyclopedia of the Vyatka Land: in 10 vols. Vol. 7. Nature]. Kirov, Vyatka Publ., 1997. 607 p. (in Russian).

Gong B., He E., Romero-Freire A., Ruan J., Yang W., Zhan P., Qiu H. Do essential elements (P and Fe) have mitigation roles in the toxicity of individual and binary mixture of yttrium and cerium to *Triticum aestivum*? *Journal of Hazardous Materials*, 2021, vol. 416, article number 125761. <https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2021.125761>

Hanana H., Kleinert C., Gagné F. Toxicity of representative mixture of five rare earth elements in juvenile rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) juveniles. *Environmental Science and Pollution Research*, 2021, vol. 28, iss. 25, pp. 28263–28274. <https://doi.org/10.1007/s11356-020-12218-5>

Koval E., Olkova A. Determination of the sensitivity of Cyanobacteria to rare earth elements La and Ce. *Polish Journal of Environmental Studies*, 2022, vol. 31, no. 1, pp. 985–988. <https://doi.org/10.15244/pjoes/139375>

Kramer K. J., Jak R. G., Van Hattum B., Hooftman R. N., Zwolsman J. J. Copper toxicity in relation to surface water-dissolved organic matter: Biological effects to *Daphnia magna*. *Environmental Toxicology and Chemistry*, 2004, vol. 23, iss. 12, pp. 2971–2980. <https://doi.org/10.1897/03-501.1>

Krasavtseva E., Maksimova V., Makarov D. Conditions affecting the release of heavy and rare earth metals from the mine tailings Kola Subarctic. *Toxics*, 2021, vol. 9, no. 7, article number 163. <https://doi.org/10.3390/toxics9070163>

Kulaksız S., Bau M. Rare earth elements in the Rhine River, Germany: First case of anthropogenic lanthanum as a dissolved microcontaminant in the hydrosphere. *Environment International*, 2011, vol. 37, iss. 5, pp. 973–979.

Li J. Q., He E. K., Romero-Freire A., Cao X. D., Zhao L., Qiu H. Coherent toxicity prediction framework for deciphering the joint effects of rare earth metals (La and Ce) under varied levels of calcium and NTA. *Chemosphere*, 2020, vol. 254, article number 126905. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2020.126905>

Ma J., Zhang S., Zhu J., Wu H. Alleviation effects of rare earth on Cd stress to rape. *Journal of Rare Earths*, 2004, vol. 22, iss. 6, pp. 909–912.

Olkova A., Zimonina N. Assessment of the toxicity of the natural and technogenic environment for motor activity of *Daphnia magna*. *Journal of Ecological Engineering*, 2020, vol. 21, iss. 7, pp. 11–16. <https://doi.org/10.12911/22998993/125459>

Pagano G., Guida M., Tommasi F., Oral R. Health effects and toxicity mechanisms of rare earth elements-Knowledge gaps and research prospects. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2015, vol. 115, pp. 40–48. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2015.01.030>

Wang X. J., Li Y. M. Rare earth element content in fructus sophorae from different areas. *Asian Journal of Chemistry*, 2013, vol. 25, no. 4, pp. 1790–1792. <https://doi.org/10.14233/ajchem.2013.13021>

Редактор *А. Б. Мамаев*
Редактор английского текста *С. Л. Шмаков*
Художник обложки *И. Е. Табачишина*
Оригинал-макет подготовлен *В. Г. Табачишиным*
Корректор *Ю. И. Астахова*

Свидетельство о регистрации ПИ №ФС77-23682 от 16.03.2006 г.
в Федеральной службе по надзору за соблюдением законодательства
в сфере массовых коммуникаций и охране культурного наследия
Учредители: Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН,
Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского

ООО «Товарищество научных изданий КМК».
при участии ИП Михайлова К.Г.
123100 Москва, а/я 16; mikhailov2000@gmail.com

Отпечатано в полном соответствии с качеством предоставленных материалов в ООО «Фотоэксперт».
109316 Москва, Волгоградский проспект, д.42, корп.5, эт.1, пом. I, комн. 6.3-23Н.
Подписано в печать 14.12.2022. Подписано в свет 21.12.2022.
Формат 70х100/16. Объём 7,5 печ.л. Бум. мелов. Тираж 40 экз. Цена свободная.

ISSN 1684-7318



9 771684 731009 >

ISSN 1684-7318 ПОВОЛЖСКИЙ ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 2022 №4



ТОВАРИЩЕСТВО
НАУЧНЫХ
ИЗДАНИЙ ЖМК