

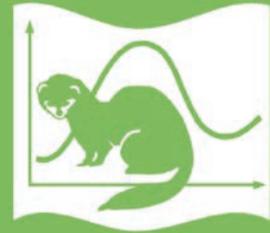
ISSN 0367-0597

Номер 2

Март - Апрель 2023



ЭКОЛОГИЯ



www.sciencejournals.ru



СОДЕРЖАНИЕ

Номер 2, 2023

Изменение запасов зеленых и лишайниковых кормов в сообществах южных тундр Ямала с 1930-х гг. по 2017–2019 гг.	
<i>А. М. Горбунова, Л. С. Горбунов, Д. В. Веселкин</i>	83
Накопление низкомолекулярных соединений как ответная реакция растений на техногенное засоление	
<i>О. А. Четина, О. З. Еремченко, И. В. Пахоруков</i>	94
Характеристика вертикального распределения хлорофилла в водохранилищах Средней и Нижней Волги	
<i>Н. М. Минеева, А. И. Цветков</i>	103
Оценка долговременной динамики орнитофауны севера Западной Сибири	
<i>М. Г. Головатин</i>	112
Расселение обыкновенных бурозубок <i>Sorex araneus</i> L. мечта и “несчастливая случайность”	
<i>Н. А. Щипанов</i>	121
Оценка границ толерантного диапазона, оптимальной, критически низкой и высокой зон солёности по показателям осмотического и ионного гомеостаза <i>Dreissena polymorpha</i>	
<i>В. И. Мартынянов</i>	132
Уровни инвазии филяридоза в популяциях соболя и лесной куницы	
<i>В. Г. Монахов</i>	140
Влияние сокращения стока предгорной реки на видовой состав и распределение рыб (река Издревая, бассейн Верхней Оби)	
<i>Е. Н. Ядренкина, Е. В. Книжник</i>	147
Влияние концентрации катионов (Ca^{2+} , Mg^{2+} , Na^{+} и K^{+}) в воде на уровень окислительных процессов в тканях двустворчатых моллюсков сем. Dreissenidae	
<i>А. С. Соколова, О. Л. Цельмович, Д. В. Микряков</i>	154

ИЗМЕНЕНИЕ ЗАПАСОВ ЗЕЛЕННЫХ И ЛИШАЙНИКОВЫХ КОРМОВ В СООБЩЕСТВАХ ЮЖНЫХ ТУНДР ЯМАЛА С 1930-х гг. ПО 2017–2019 гг.

© 2023 г. А. М. Горбунова^{а, *}, Л. С. Горбунов^а, Д. В. Веселкин^а

^аИнститут экологии растений и животных УрО РАН, Россия 620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202

*e-mail: anastasiya_psu1991@mail.ru

Поступила в редакцию 31.10.2022 г.

После доработки 25.11.2022 г.

Принята к публикации 29.11.2022 г.

Сравнивали запасы кормов северного оленя на двух полигонах в южной части полуострова Ямал за период с начала 1930-х по 2017–2019 гг. Для характеристики запаса кормов в 1930-е гг. использованы сведения из работы В.Н. Андреева [30]. Запасы кормов в 1930-х и 2017–2019 гг. сравнили в растительных сообществах в бассейнах рек Еркатаяха и Байдаратаяха в следующих подразделениях растительности: лишайниковые и кустарничковые тундры; моховые и травяные тундры; кустарниковые тундры; луговые сообщества; болота. Проверили гипотезы: 1) общий запас кормов за период с 1930-х гг. на Ямале снизился; 2) в наибольшей степени снижение запасов затронуло лишайниковый компонент. Обе гипотезы подтвердились. Общее направление изменения запасов и структуры кормов в растительных сообществах Южного Ямала за 85–87 лет – делихенизация, снижение массы лишайников и доли лишайниковых кормов. Средний запас лишайниковых кормов с 1930-х по 2017–2019 гг. снизился в 5 раз в сообществах на полигоне Еркатаяха и в 2 раза – на полигоне Байдаратаяха. Масса зеленых кормов за 85–87 лет не изменилась. Таким образом, охарактеризовано изменение масс хозяйственно важных компонентов тундровой растительности на протяжении уникально длинного – почти 90 лет – периода.

Ключевые слова: Ямал, южные тундры, северные домашние олени, пастбища, перевыпас, делихенизация, отравливание, кормовые запасы, продуктивность сообществ

DOI: 10.31857/S0367059723020063, **EDN:** MXPVAP

Разные аспекты динамики арктических экосистем привлекают большое внимание [1–4]. Амплитуда климатических изменений в Арктике больше, чем в низких широтах [5–8]. Северные экосистемы чувствительны к климатическим и прямым антропогенным воздействиям [9] вследствие экстремальности условий [10–12] и низкого видового и функционального разнообразия [13, 14].

Средняя длительность периодов наблюдений за состоянием растительности Арктики при использовании методов дистанционного зондирования Земли [3, 5, 6, 15–26] составляет 20 ± 5 лет ($\pm 95\%$ -ный доверительный интервал), при использовании методов наземной оценки растительности [18, 27–29] – 15 ± 10 лет. Самые длительные ряды варьируют около четверти–трети столетия [3, 6, 16, 18, 21, 23, 29]. Уникальную возможность рассмотреть изменение состояния растительности за 80–90 лет дают сведения, опубликованные в 1934 г. в сводке В.Н. Андреева “Кормовая база ямальского оленеводства” [30]. Ранее сравнение с данными из этой работы позволили обсуждать изменения растительности за период около 60 лет [31].

Целью работы было сравнение величин запасов кормов северного оленя на двух полигонах на юге п-ова Ямал в период с начала 1930-х по 2017–2019 гг. Проверяли две гипотезы: в рамках первой гипотезы мы предположили, что общий запас кормов за период с 1930-х гг. на Ямале снизился; в рамках второй гипотезы – что в наибольшей степени снижение запасов затронуло лишайниковый компонент, а запасы растительных кормов или снизились в меньшей степени, или не снизились или, возможно, даже возросли.

Эти гипотезы сформулированы на основании анализа опубликованных сведений о динамике продуктивности экосистем Арктики и с учетом сведений о специфичности динамики экосистем на полуострове Ямал. Большинство исследователей констатируют, что в Арктике в целом в настоящее время продуктивность экосистем повышается, что описывается терминами “позеление”, “олугование”, “закустаривание” [2, 32, 33]. В работах этого направления признается, что общее повышение продуктивности арктических экосистем сопровождается или обусловлено опережающим развитием сосудистых растений и сообществ

шеств с их преобладанием. Результатов, свидетельствующих о снижении фитомассы в арктических экосистемах, меньше [34]. По-видимому, такое снижение обычно проявляется на локальных и региональных уровнях, как, например, на Ямале. Ситуация, сложившаяся на п-ове Ямал, показывает, что выпас оленей может влиять на экосистемы сильнее, чем изменения климата [9, 35]. На Ямале в результате интенсивного выпаса на ограниченной территории большого числа оленей наблюдаются разрушение, деградация или снижение фитомассы некоторых типов растительности [1, 36–40]. Вследствие выпаса разрушается не только лишайниковый покров, но и снижаются запасы трав и кустарников [1, 36, 38, 40].

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Нами обсуждаются данные, относящиеся к полосе южных (кустарниковых) тундр подзоны субарктических тундр Ямала. Рельеф района равнинный, холмисто-увалистый. Абсолютные высоты от 1–3 м над ур. м. по морским побережьям и до 85–90 м над ур. м. на возвышенностях центрального Ямала [41]. Распространение многолетнемерзлых пород сплошное. Водоразделы заняты в основном кустарниковыми тундрами в сочетании с травяно-моховыми, кустарничково-моховыми и кустарничково-лишайниково-моховыми тундрами [27]. В поймах рек распространены луговые сообщества и кустарниковые заросли.

Климат характеризуется суровой продолжительной зимой (средняя температура января – 23.5°C; длительность залегания снежного покрова 240–260 дней), коротким прохладным летом (средняя температура июля +15.2°C), поздними весенними и ранними осенними заморозками (длительность безморозного периода от 50 до 92–96 дней). По данным метеостанции Салехард с 2001 по 2018 г. увеличение среднегодовой температуры воздуха составило +1.1°C/10 лет [42], преимущественно из-за потепления весенних месяцев.

В 1930-е гг. численность домашних северных оленей на территории Ямало-Ненецкого автономного округа оценивалась в 350–360 тыс. особей, в том числе на Ямале – 100–130 тыс. особей [30]. В 2015–2016 гг. на территории округа было 670–765 тыс. особей [43, 44], а на Ямале в 2001–2018 гг. – 200–330 тыс. особей [42].

Полигоны. В 2017–2019 гг. полевые исследования проведены на двух полигонах в низовьях рек Еркатыаха и Байдаратыаха (далее полигоны обозначаются по названиям рек): полигон Еркатыаха расположен в южной части Южно-Ямальского (Юребейского) района [30]; полигон Байдаратыаха – в северной части Приуральского района (рис. 1).

Полигон в нижнем течении р. Еркатыаха расположен на территории научно-исследовательского стационара “Еркута” ИЭРиЖ УрО РАН (68°13′38.30” с.ш., 69°9′2.20” в.д.). Рельеф – полого-наклонная заболоченная равнина. Водоразделы низкие (11–17 м над ур. м.). Почвообразующие породы песчаные и супесчаные [41]; почвы тундровые иллювиально-гумусовые, болотно-мерзлотные, болотные перегнойно-торфянисто-глеевые. Пастбища используются преимущественно в бесснежный период, во время перехода оленей к расположенным севернее зимним пастбищам.

Полигон в нижнем течении р. Байдаратыаха расположен на южном берегу Байдарацкой губы (68°05′41.75” с.ш., 68°16′56.24” в.д.). Рельеф равнинный, слабоволнистый [37]. Абсолютные высоты 4–10 м над ур. м. Увлажнение избыточное; почвы маршевые, болотные мерзлотные торфяные, остаточнo-торфяные. Пастбища летние, пойменные, по большей части разнотравно-злаково-осоковые [41]. По полигону также проходят пути перехода оленей к зимним пастбищам.

Метод оценки запасов кормов. Оценки оленьих кормов в 1930-х гг. приведены в работе [30] на основании личных исследований В.Н. Андреева 1932 г. и исследований других авторов. Происхождение и авторство конкретных оценок в [30] не указаны, поэтому в настоящей работе все характеристики запасов отнесены к 1932 г. Для определения запасов кормов В.Н. Андреев использовал укусы с площадок размером 1 м² в воздушно-сухом состоянии. Он отдельно привел данные для лишайниковых и зеленых кормов, в зеленых кормах анализировал листья кустарников, осоки, злаки, разнотравье и кустарнички. Однако не указано, в какие месяцы брали укусы, но есть уточнение, что “... дается продуктивность ... несколько ниже максимальной величины в конце лета” [30, с. 124]. Мы использовали сведения из этой работы следующим образом: брали оценки только для Южно-Ямальского (Юребейского) и Приуральского районов; свели все фракции запасов кормов к двум – лишайниковые и зеленые; учитывали все сведения как независимые наблюдения. Всего было 25 оценок для полигона Еркатыаха и 20 – для полигона Байдаратыаха.

Запасы кормов северного оленя в 2017–2019 гг. исследовали в июле–августе. На пробных площадях 10 × 10 м выполняли геоботанические описания и определяли запасы надземной фитомассы методом укусов. На каждой площади брали по три укуса с площадок 25 × 25 см [45], данные по которым усредняли до одной оценки на площадь. Травянистые растения и кустарнички срезали на уровне границы зеленой и бурой частей мхов. Укусы в воздушно-сухом состоянии разбирали по фракциям: лишайники, разнотравье, осоки, злаки, поедаемые части кустарников и кустарничков

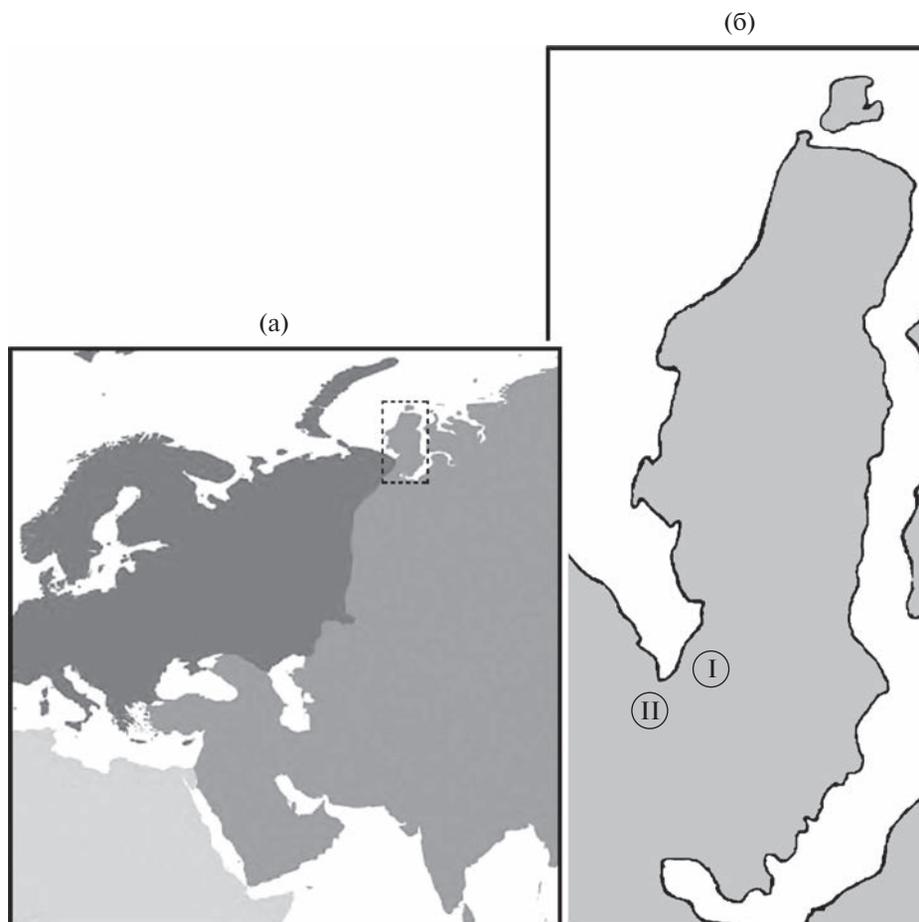


Рис. 1. Географическое положение полуострова Ямал (а; пунктирный прямоугольник) и положение полигонов на территории Ямала (б; I – Еркатаяха; II – Байдаратаяха).

(*Dryas octopetala* L., *Salix nummularia* Andersson, *Salix polaris* Wahlenb., *Vaccinium uliginosum* L., *Vaccinium vitis-idaea* L.). Отдельно учитывали массы зеленой части мхов, подстилку и ветошь, массу стволиков кустарников. Собирали кустистые лишайники; накипные и листоватые не учитывали. Всего использовали: 80 независимых оценок – для полигона Еркатаяха (2017 г. – 15 площадей; 2018 г. – 5 площадей; 2019 г. – 60 площадей) и 8 оценок – для полигона Байдаратаяха (2019 г. – 8 площадей).

Основные подразделения растительности. Запасы и соотношения фракций кормов сильно различаются в разных растительных сообществах. Для корректного учета этой изменчивости сопоставили между собой подразделения растительности, изученные В.Н. Андреевым [30] и нами (табл. 1). По эколого-фитоценотической (доминантной) классификации сообщества исследуемых территорий относятся к трем типам растительности: тундры, луга и болота. В тундровой растительности, которая является преобладающей на исследованной территории, выделяли

следующие формации: моховые тундры, травяные тундры, лишайниковые тундры, кустарничковые тундры, кустарниковые тундры. Внутри формаций тундровой растительности и типов луговой и болотной растительности выделяли группы ассоциаций. На этапе анализа из-за того, что данные по запасам для кустарничковых тундр в 1930-е гг. не приведены, а для травяных тундр многочисленны [30], использовали пять подразделений растительности: 1) лишайниковые и кустарничковые тундры; 2) моховые и травяные тундры; 3) кустарниковые тундры; 4) луговые сообщества; 5) болота.

Для анализа данных использовали общие линейные модели (GLM) с дискретными предикторами и расчетом только двухфакторных взаимодействий между факторами. В GLM значения запасов всех фракций анализировали после логарифмирования, а значения признака “доля лишайниковых кормов” – после арксинус-преобразования. На рисунках и в тексте использованы нетрансформированные значения величин.

Таблица 1. Сопоставление и краткая характеристика подразделений растительности, изученных в 1930-е и 2017–2019 гг.

Основные подразделения растительности	
1930-е гг. [30]	2017–2019 гг.
<p>Лишайниковые тундры: в основном на равнинах; почвы песчаные и супесчаные; доминанты – <i>Vaccinium uliginosum</i> L., <i>Diapensia lapponica</i> L., <i>Carex bigelowii</i> subsp. <i>arctisibirica</i> (Jurtzev) Á. Löve & D. Löve; <i>Rhytidium rugosum</i> (Hedw.) Kindb., <i>Pleurozium schreberi</i> (Brid.) Mitt., <i>Aulacomnium</i> sp.; <i>Flavocetraria</i> sp., <i>Ochrolechia</i> sp., <i>Cladonia</i> sp. Покрытие: общее – 30–99%; мхов – 5–40%, лишайников – 10–98%</p>	
Мохово-лишайниковая	Кустарничково-мохово-лишайниковая
Травяно-мохово-лишайниковая	Травяно-мохово-лишайниковая
Травяно-лишайниковая	Травяно-кустарничково-лишайниковая
Кустарничково-лишайниковая	Мохово-кустарничково-лишайниковая
	Мохово-кустарничково-лишайниковая
<p>Кустарничковые тундры: в основном на верхних частях склонов; почвы песчаные; доминанты – <i>Empetrum nigrum</i> L., <i>Vaccinium vitis-idaea</i> L., <i>Rhododendron tomentosum</i> Harmaja, <i>Arctous alpina</i> (L.) Nied., <i>Equisetum arvense</i> L.; <i>Oncophorus</i> sp., <i>Aulacomnium</i> sp.; <i>Ochrolechia</i> sp., <i>Cladonia</i> sp., <i>Thamnolia vermicularis</i> var. <i>subuliformis</i> (Ehrh.) Schaer. Покрытие: общее – 30–100%; мхов – 1–50%; лишайников – 0–85%.</p>	
Тип сообществ “кустарничковые тундры” в сводке [30] отсутствует	Мохово-кустарничковая
	Травяно-мохово-кустарничковая
	Травяно-кустарничковая
	Мохово-травяно-кустарничковая
	Лишайниково-травяно-кустарничковая
	Мохово-лишайниково-кустарничковая
	Кустарничково-лишайниково-кустарничковая
<p>Моховые тундры: в основном на террасах; почвы глинистые и супесчаные; доминанты – <i>V. vitis-idaea</i>, <i>V. uliginosum</i>, <i>Rubus chamaemorus</i> L.; <i>Polytrichum</i> sp., <i>Dicranum</i> sp., <i>Racomitrium lanuginosum</i> (Hedw.) Brid.; <i>Peltigera</i> sp., <i>Thamnolia vermicularis</i> var. <i>subuliformis</i> (Ehrh.) Schaer., <i>Cladonia</i> sp. Покрытие: общее – 40–100%; мхов – 25–100%; лишайников – 1–50%.</p>	
Лишайниково-моховая	Лишайниково-травяно-моховая
Кустарничково-травяно-моховая	Кустарничково-травяно-моховая
Кустарничково-моховая	Кустарничково-травяно-моховая
	Кустарничково-лишайниково-моховая
	Травяно-кустарничково-моховая
	Травяно-кустарничково-моховая
	Кустарничково-кустарничково-моховая
	Кустарничково-моховая
<p>Травяные тундры: в основном в нижних частях пологих склонов; почвы глинистые и суглинистые; доминанты – <i>V. vitis-idaea</i>, <i>C. bigelowii</i> subsp. <i>arctisibirica</i>, <i>Eriophorum vaginatum</i> L., <i>Eriophorum angustifolium</i> Honck.; <i>Polytrichum</i> sp., <i>Aulacomnium</i> sp., <i>Sphagnum</i> sp.; <i>Cladonia</i> sp., <i>Thamnolia vermicularis</i> var. <i>subuliformis</i> (Ehrh.) Schaer. Покрытие: общее – 80–100%; мхов – 10–85%; лишайников – 1–20%.</p>	
Мохово-травяная	Лишайниково-мохово-травяная
	Кустарничково-мохово-травяная
	Лишайниково-кустарничково-травяная
<p>Кустарниковые тундры: в поймах рек; почвы песчаные и глинистые; доминанты – <i>Salix glauca</i> L., <i>Betula nana</i> L., <i>Andromeda polifolia</i> L., <i>V. uliginosum</i>, <i>Carex aquatilis</i> Wahlenb.; <i>Polytrichum</i> sp., <i>Dicranum</i> sp.; <i>Peltigera</i> sp. Покрытие: общее – 45–98%; мхов – 5–60%; лишайников – 0–2%.</p>	
Ивняк моховый	Ивняк кустарничково-моховый
Ивняк разнотравный	Ивняк травяной
Ивняк травяной	Ерник кустарничково-моховый
Ивняк мохово-травяной	
Ерник мохово-лишайниковый	
Ерник травяно-моховый	

Таблица 1. Окончание

Основные подразделения растительности	
1930-е гг. [30]	2017–2019 гг.
<p>Луговые сообщества: в основном в поймах рек; почвы песчаные, реже глинистые; доминанты – <i>E. arvense</i>, <i>Calamagrostis purpurea</i> (Trin.) Trin., <i>C. aquatilis</i>, <i>Eriophorum scheuchzeri</i> Hoppe, <i>Rubus arcticus</i> L.; <i>Polytrichum</i> sp., <i>Aulacomnium</i> sp.; <i>Nephroma arcticum</i> (L.) Torss. Покров: общее – 40–100%; мхов – 0–30%; лишайников – 0–1%.</p>	
Травяная луговина	Мохово-травяной луг
Травяной пойменный луг	Травяной луг
	Мохово-травяная луговина
	Травяная луговина
<p>Болота: в основном на равнинах; доминанты – <i>V. vitis-idaea</i>, <i>R. tomentosum</i>, <i>E. vaginatum</i>, <i>Carex rariflora</i> (Wahlenb.) Sm., <i>Comarum palustre</i> L.; <i>Sphagnum</i> sp., <i>Polytrichum</i> sp.; <i>Cladonia</i> sp., <i>Ochrolechia</i> sp. Покров: общее – 95–100%; мхов – 50–100%; лишайников – 0–90%.</p>	
Травяно-моховое	Травяно-моховое
Лишайниково-травяно-моховое	Кустарничково-травяно-моховое
Кустарничково-лишайниково-травяно-моховое	Кустарничково-травяно-моховое
Травяное	Травяно-лишайниково-моховое
Лишайниково-травяное	Кустарничково-лишайниково-моховое
Травяно-лишайниково	Травяно-кустарничково-моховое
	Кустарничково-мохово-травяное
	Кустарничково-мохово-лишайниково
	Лишайниково-мохово-кустарничково

Расчеты выполнены в пакете STATISTICA 8.0 (StatSoft Inc., USA, 1984–2007).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Величины кормовых запасов в 1930-е и 2017–2019 гг. на разных полигонах. Запасы зеленых кормов, средние по подразделениям растительности, на полигоне Еркатаяха в 1930-е гг. варьировали в диапазоне 1.4–25.0 ц/га, в 2017–2019 гг. – 5.7–11.1 ц/га (рис. 2а, 2б); на полигоне Байдаратаяха в 1930-е гг. – 8.8–25.0 ц/га, в 2017–2019 гг. – 9.5–22.3 ц/га. В целом меньше всего зеленых кормов было в лишайниковых и кустарничковых тундрах, в моховых и травяных тундрах, больше всего – в кустарничковых тундрах и на болотах.

Средние запасы лишайниковых кормов (рис. 2в, 2г) на обоих полигонах сильно различались между подразделениями растительности в 1930-е гг. и меньше – в 2017–2019 гг. На полигоне Еркатаяха в 1930-е гг. средние запасы по подразделениям растительности варьировали в диапазоне 0–34.6 ц/га; в 2017–2019 гг. запасы лишайниковых кормов здесь были ниже и изменялись от 0 до 2.5 ц/га. На полигоне Байдаратаяха лишайников было меньше, чем на первом полигоне: в 1930-е гг. – 0–2.7 ц/га, в 2017–2019 гг. – 0–0.4 ц/га, причем лишайники не образовывали кормового запаса на лугах, а больше всего их было в лишайниковых и кустарничковых тундрах.

Общий запас кормов – это сумма зеленых и лишайниковых кормов (рис. 2д, 2е). В 1930-е гг. на полигоне Еркатаяха общий запас кормов изменялся в диапазоне 12.3–36.0 ц/га, в 2017–2019 гг. на этом же полигоне он был ниже – 7.0–12.1 ц/га. Наибольший запас кормов в 1930-е гг. на полигоне Еркатаяха был в кустарничковых лишайниковых и кустарничковых тундрах; в 2017–2019 гг. – в луговых сообществах, моховых и травяных тундрах. На полигоне Байдаратаяха изменчивость средних запасов во времени не выражена: в 1930-е гг. – 10.0–26.3 ц/га, в 2017–2019 гг. – 9.8–22.7 ц/га, причем наибольший запас был в кустарничковых тундрах или на болотах, а наименьший – в моховых и травяных тундрах.

Доля лишайниковых кормов сильно различалась между полигонами, во времени и между подразделениями растительности (рис. 3). На полигоне Еркатаяха в 1930-е гг. средние значения по подразделениям растительности варьировали в диапазоне 0–95%, в 2017–2019 гг. – 0–28%. На полигоне Байдаратаяха доля лишайников в общем кормовом запасе была примерно в 2–4 раза ниже: в 1930-е гг. – 0–22%, в 2017–2019 гг. – 0–6%. Сильнее всего в период с 1930-х гг. по 2017–2019 гг. участие лишайников снизилось в тех сообществах, где в 1930-е гг. их было больше всего.

Статистическая оценка изменчивости запасов кормов в разные годы исследований на разных полигонах. Для полигона Байдаратаяха отсутствуют оценки запасов кормов в лишайниковых и ку-

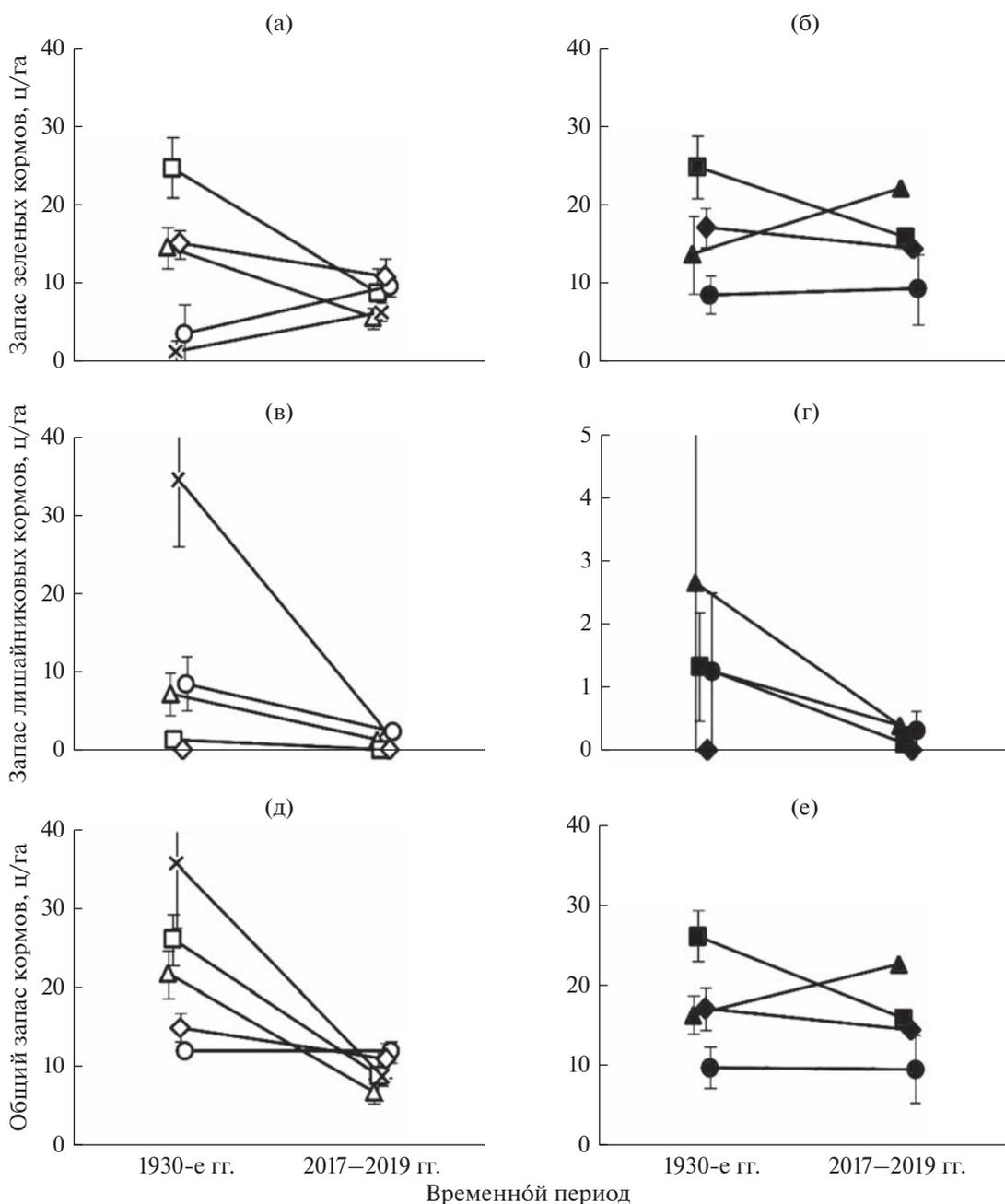


Рис. 2. Запасы кормов разных фракций в 1930-е и 2017–2019 гг. на полигонах в бассейнах рек Еркатаяха (а, в, д) и Байдаратаяха (б, г, е): а, б – зеленые корма; в, г – лишайниковые корма; д, е – общий запас. Здесь и на рис. 3 разные символы обозначают разные подразделения растительности: косой крест – лишайниковые и кустарничковые тундры; квадрат – кустарничковые тундры; круг – моховые и травяные тундры; треугольник – болота; ромб – луга; вертикальные линии – стандартная ошибка.

старничковых тундрах за 1930-е гг. Поэтому при проведении статистического анализа использовали GLM с оценкой только главных эффектов – “годы исследований”, “полигон”, “подразделение растительности” и двухфакторных взаимодействий между ними (табл. 2). Запас зеленых кормов существенно варьировал только между разными подразделениями растительности. Глав-

ные эффекты, характеризующие различия между годами исследований и полигонами, были незначимыми. Запас лишайниковых кормов и их доля в общем запасе были более изменчивыми и на высоких уровнях значимости различались между годами исследований, полигонами и подразделениями. Общий запас кормов неожиданно оказался зависимым только от года исследований. Ни для

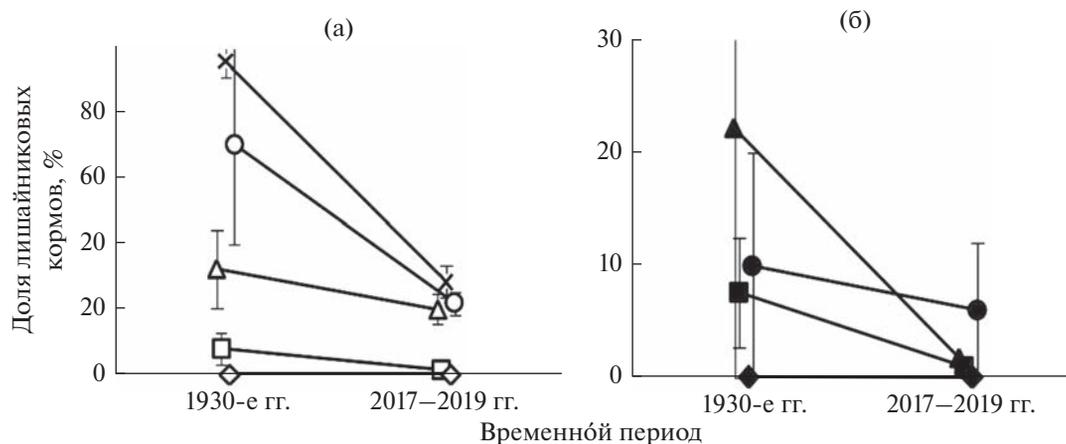


Рис. 3. Доля лишайниковых кормов в 1930-е и 2017–2019 гг. на полигонах в бассейнах рек Еркатаяха (а) и Байдаратаяха (б).

одного показателя не установлено значимого взаимодействия между факторами “годы исследований” и “полигон”. Это означает, что изменения запасов от 1930-х гг. к 2017–2019 гг. на обоих полигонах происходили в одном и том же направлении.

Общие направления изменения запасов кормов.

Для обобщенного представления об изменениях запасов кормов их анализировали без учета подразделений растительности (рис. 4). Хотя на основе статистических оценок запас зеленых кормов за 85–87 лет не изменился, видна тенденция его снижения в сообществах обоих полигонов. Средний запас лишайниковых кормов с 1930-х по 2017–2019 гг. снизился в 5 раз на полигоне Еркатаяха и в 2 раза – на полигоне Байдаратаяха. Общий запас кормов за период 85–87 лет также значительно снизился: в 2.3 раза – на полигоне Еркатаяха и в 1.5 раза – на полигоне Байдаратаяха. Снижение на полигоне Еркатаяха преимущественно обусловлено уменьшением запасов лишайников, а на полигоне Байдаратаяха – примерно равным изменением запасов и зеленых, и лишайниковых

кормов. Об этом свидетельствует то, что на полигоне Еркатаяха доля лишайников в общем кормовом запасе со временем убывала опережающими темпами по сравнению с зелеными кормами, а на полигоне Байдаратаяха соотношение между запасами зеленых и лишайниковых кормов было стабильным.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

На Южном Ямале за 85–87 лет, прошедших после 1932 г., запасы зеленых оленьих кормов не изменились, а запасы лишайниковых кормов уменьшились. Из-за снижения запасов лишайников уменьшились общие запасы кормов и изменилось соотношение между фракциями в сторону усиления преобладания зеленых кормов. Эти изменения наблюдаются на обоих исследованных полигонах. Таким образом, обе гипотезы подтвердились: общий запас кормов снизился вследствие уменьшения фракции лишайниковых кормов, т.е. по сути установлен один основной феномен, кото-

Таблица 2. Значимость разных факторов изменчивости фракций кормовых запасов и их соотношения (результаты GLM, включающие оценку двухфакторных взаимодействий между факторами; dF – число степеней свободы; F – критерий Фишера; P – уровень значимости)

Источники изменчивости	dF	Запасы кормов						Доля лишайниковых кормов	
		зеленых		лишайниковых		общий			
		F	P	F	P	F	P	F	P
Годы исследований [1]	1	0.37	0.5456	17.69	0.0001	12.2	0.0007	10.98	0.0012
Полигон [2]	1	2.70	0.1029	7.89	0.0058	0.34	0.5629	7.42	0.0074
Подразделение растительности [3]	4	8.10	<0.0001	9.64	<0.0001	1.10	0.3579	11.85	<0.0001
[1] × [2]	1	0.42	0.5162	1.02	0.3140	3.16	0.0783	1.19	0.2780
[1] × [3]	4	7.84	<0.0001	7.07	<0.0001	2.49	0.0468	7.05	<0.0001
[2] × [3]	4	0.22	0.9284	2.34	0.0594	0.85	0.4947	2.77	0.0303

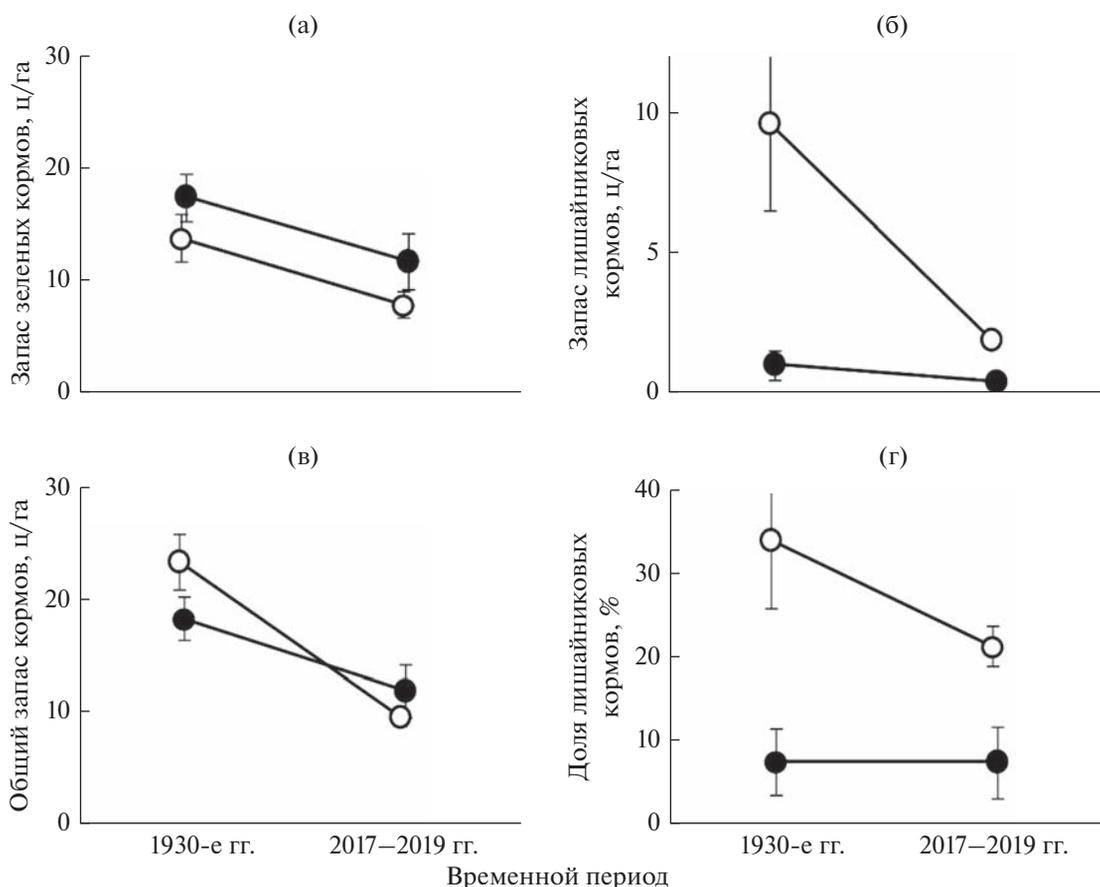


Рис. 4. Запасы и соотношение кормов разных фракций в 1930-е и 2017–2019 гг. на полигонах в бассейнах рек Еркатаяха (○) и Байдаратаяха (●): а – зеленые корма; б – лишайниковые корма; в – общий запас; г – доля лишайниковых кормов. Вертикальные линии – стандартная ошибка.

рый описывается термином делихенизация сообществ.

Надежность оценки изменения кормовых запасов. Наша работа – пример исследования, когда статистическая надежность сравнений не является достаточным и окончательным подтверждением объективности результата. Основные сомнения сводятся к вопросу, насколько обоснованно можно сравнивать кормовые запасы за 1930-е и 2017–2019 гг.

Мы полагаем, что сравнение современных оценок с опубликованными за 1930-е гг. обосновано. Такая уверенность обусловлена методической ясностью оценок, опубликованных В.Н. Андреевым [30]. Во-первых, в этой сводке приведены данные, полученные понятным и воспроизводимым способом, что позволило повторить измерения с использованием, хотя и не полностью идентичной, но близкой методики. Во-вторых, в работе [30] использована понятная классификация подразделений растительности, что позволило учесть изменчивость, обусловленную неоднородностью растительного покрова. В-третьих, В.Н. Андреев

[30] указал для своих данных географические привязки, и это позволило учесть географическую изменчивость. В-четвертых, В.Н. Андреев [30] привел исходные эмпирические измерения, что позволило использовать стандартные методы статистического анализа.

Часть существовавших в 1930-е гг. запасов в сводке [30], по-видимому, не учтены. Это связано с тем, что “для угодий летнего сезона ... дается продуктивность только зеленой массы ... В угодьях зимнего, весеннего и осеннего сезонов ... приводятся показатели продуктивности лишь для лишайников” [30, с. 124]. Лишайниковые корма – основная кормовая фракция в снежный период, зеленые корма – соответственно в бесснежный [40, 46]. Следовательно, оценки за 1930-е гг. в какой-то степени недоучитывают существовавшие в то время в тундрах Ямала запасы. Но мы в каждом сообществе с равной точностью учитывали запасы и зеленых кормов, и лишайников. Поэтому если мы и ошибаемся, сопоставляя запасы кормов в прошлом и настоящем, то только в сторону занижения вероятных временных различий.

Существует неопределенность оценок, связанная с включением или не включением в кормовые запасы ветоши, которая является кормом северного оленя [30], но ее обычно отделяют от зеленых кормов как отдельную фракцию [46]. В работе [30, с. 123] есть единственное упоминание, что ветошь может служить кормом для оленей, но нет явного указания, включалась ли ветошь в запас кормов или нет. Видимо, В.Н. Андреев не включал ветошь в зеленые корма. Мы массу ветоши регистрировали, но в составе зеленых кормов также не учитывали. По нашим данным, масса ветоши в среднем составляет около 60% запаса зеленых кормов. Если предположить, хотя это и маловероятно, что В.Н. Андреев указал запасы зеленых кормов, включив в них ветошь, получится, что оценки за 2017–2019 гг. недооценивают запас растительных кормов на массу ветоши, т.е. примерно на 30–40%, хотя это маловероятно. В любом случае неопределенность оценок, связанная с учетом или неучетом ветоши, могла повлиять на величину зеленых, но не лишайниковых кормов.

Запасы кормов, биомасса и продуктивность сообществ. Изменения величин запасов кормов могут быть интерпретированы экологически, но с важными ограничениями. Разные фракции кормов — это части биомассы растений, фитомассы и продукции сообществ, но они прямо не конвертируются в величины биомассы, фитомассы и продукции. Зеленые корма — характеристика, близкая к годовой наземной продукции растений. Чистая годовая продукция наземной части сообществ включает, кроме кормовых запасов, еще неучтенные части всех растений, расположенные близко к поверхности земли, и непоедаемые компоненты (мхи, плауны, *Veratrum lobelianum* Bernh., древесина кустарников, кустарнички *Rhododendron tomentosum* Nagaj, *Empetrum nigrum* L., *Arctous alpina* (L.) Nied., *Diapensia lapponica* L., *Andromeda polifolia* L.). Таким образом, запас зеленых кормов — это коррелятивная характеристика биомассы растений и фитомассы. В разных подразделениях растительности зеленые корма составляют, по нашим данным, 38–76%, по оценкам [47] — 18–88% наземной биомассы. Несмотря на столь существенный разброс, не будет ошибочным считать, что изменение величины запаса зеленых кормов можно интерпретировать как свидетельство такого же по направлению и близкого по масштабу изменения биомассы растений, их продукции и фитомассы сообществ. Лишайниковые корма — многолетнее образование; это характеристика общей массы, но не годовой продукции кустистых лишайников.

Возможные причины изменения кормовых запасов. Наши результаты указывают на деликенизацию как на ведущий процесс трансформации растительности южных субарктических тундр Ямала. За 85–87 лет фактически заметно только уменьшение массы лишайников и не заметно измене-

ние массы кормов, образованных сосудистыми растениями. Этот результат подтверждает ранее описанные для Ямала феномены, связанные с пастбищной трансформацией [1, 32, 36–40], но установленные на более коротких временных интервалах. Достаточное объяснение причин снижения запасов лишайников — сильное стравливание пастбищ вследствие перевыпаса оленей [9, 36, 40]. Уменьшение обилия лишайников в связи с антропогенными нарушениями, в частности в связи с перевыпасом, хорошо известно [30, 32]. Уже в 1930-х гг. поголовье оленей в районах нашего исследования считалось близким к максимумально возможному [30]. Дальнейшее возрастание численности оленей на Ямале [3, 42] могло привести к прогрессивному уменьшению доли лишайников в общем кормовом запасе.

Изменения запасов зеленых кормов в растительных сообществах тундр за 85–87 лет не обнаружены. Данные, которыми мы располагаем, не позволяют подтвердить ни их увеличение (что можно было бы ожидать, если опираться на результаты работ о ведущих климатогенных трендах), ни снижение. В других районах Ямала описано снижение запасов трав и кустарников [1, 36, 38, 40], что авторы также объясняют последствиями перевыпаса. В районах нашей работы на уровне структуры биомассы в конкретных сообществах не подтверждены феномены, описываемые как “позеление”, “олугование” или “отравливание” [2, 32, 33], если под этими феноменами подразумевать увеличение абсолютных масс фракций, образуемых сосудистыми растениями. Наши оценки позволяют говорить о “позелении” только в том смысле, что повышается доля сосудистых растений в общей сумме кормов или биомассы. Однако такие изменения обусловлены деликенизацией сообществ.

При интерпретации изложенных результатов необходимо учитывать их строгую привязанность к исследованным подразделениям растительности. Мы не анализировали соотношение площадей, занятых разными подразделениями. Между тем климатогенные изменения арктической растительности могут в первую очередь отражаться в изменении соотношения площадей, занимаемых разными формациями. Именно этот аспект — изменение соотношения площадей ландшафтов и сообществ с разным состоянием — является центральным в программных обобщениях относительно климатогенной и антропогенной динамики арктической растительности [2, 32]. Наши результаты — более частные: они характеризуют изменения структуры растительных компонентов только в пределах отдельных подразделений растительности тундр.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Сопоставление оценок кормовых запасов северного оленя, полученных на двух полигонах на Южном Ямале – в бассейнах рек Еркатаяха и Байдаратаяха – в 1930-е [30] и в 2017–2019 гг., показало, что закономерности изменчивости двух основных фракций кормовых запасов – зеленых и лишайниковых – имеют как общие для обоих полигонов моменты, так и выраженную специфику. Общее направление изменения структуры кормов за 85–87 лет – делихенизация, снижение абсолютной массы кустистых лишайников и доли лишайниковых кормов. Средний запас лишайниковых кормов с 1930-х по 2017–2019 гг. снизился в 5 раз на полигоне Еркатаяха и в 2 раза на полигоне Байдаратаяха. Масса зеленых кормов за 85–87 лет не уменьшилась, но и не увеличилась. В целом охарактеризовано изменение масс хозяйственно важных компонентов тундровой растительности на протяжении длинного – почти 90 лет – периода. По-видимому, состояние растительности на Южном Ямале сильнее определяется локальными эффектами, связанными с высокой плотностью копытных фитофагов, чем климатогенными причинами.

Работа выполнена в рамках темы государственного задания Института экологии растений и животных УрО РАН № 122021000092-9.

Авторы декларируют отсутствие конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Bogdanov V.D., Golovatin M.G. Anthrax in Yamal: an ecological view on traditional reindeer husbandry // Russ. J. Ecol. 2017. V. 48. № 2. P. 95–100. <https://doi.org/10.1134/S1067413617020059>
2. Тишков А.А., Белоновская Е.А., Вайсфельд М.А. и др. Позеленение тундры как драйвер современной динамики арктической биоты // Арктика: экология и экономика. 2018. № 2(30). С. 31–44. <https://doi.org/10.25283/2223-4594-2018-2-31-44>
3. Verma M., Schulte to Bühne H., Lopes M. et al. Can reindeer husbandry management slow down the shrubification of the Arctic? // J. Environ. Manage. 2020. V. 267. 110636. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2020.110636>
4. Myers-Smith I.H., Kerby J.T., Phoenix G.K. et al. Complexity revealed in the greening of the Arctic // Nat. Clim. Change. 2020. V. 10. № 2. P. 106–117. <https://doi.org/10.1038/s41558-019-0688-1>
5. Бобков А.А., Паниди Е.А., Целев В.Ю. Влияние климатических изменений на состояние растительного покрова полярной области России // Вестник СПбГУ. 2014. Сер. 7. Вып. 3. С. 104–115.
6. Зуев В.В., Короткова Е.М., Павлинский А.В. Климатически обусловленные изменения растительного покрова тайги и тундры Западной Сибири в 1982–2015 гг. по данным спутниковых наблюдений // Исследование Земли из космоса. 2019. № 6. С. 66–76. <https://doi.org/10.31857/S0205961421060051>
7. Walsh J.E., Overland J.E., Groisman P.Y., Rudolf B. Ongoing climate change in the Arctic // Ambio. 2011. V. 40 (Suppl 1). P. 6–16. <https://doi.org/10.1007/s13280-011-0211-z>
8. Previdi M., Smith K.L., Polvani L.M. Arctic amplification of climate change: a review of underlying mechanisms // Environ. Res. Lett. 2021. V. 16. № 9. 093003. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/ac1c29>
9. Normand S., Høye T.T., Forbes B.C. et al. Legacies of historical human activities in arctic woody plant dynamics // Annu. Rev. Environ. Res. 2017. V. 42. P. 541–567. <https://doi.org/10.1146/annurev-environ-110615-085-454>
10. Природа Ямала / Отв. ред. Добринский Л.Н. Екатеринбург: УИФ “Наука”, 1995. 435 с.
11. Chan K.-S., Mysterud A., Øritsland N.A. et al. Continuous and discrete climatic events affecting the dynamics of a high-arctic reindeer population // Oecologia. 2005. V. 145. № 4. P. 556–563. <https://doi.org/10.1007/s00442-005-0157-6>
12. Treharne R., Bjerke J.W., Tømmervik H. et al. Arctic browning: Impacts of extreme climatic events on heathland ecosystem CO₂ fluxes // Glob. Change Biol. 2019. V. 25. № 2. P. 489–503. <https://doi.org/10.1111/gcb.14500>
13. Тишков А.А. “Арктический вектор” в сохранении наземных экосистем и биоразнообразия // Арктика: экология и экономика. 2012. № 2(6). С. 28–43.
14. Callaghan T.V., Björn L.O., Chernov Y. et al. Biodiversity, distributions and adaptations of Arctic species in the context of environmental change // Ambio. 2004. V. 33. № 7. P. 404–417. <https://doi.org/10.1579/0044-7447-33.7.404>
15. Walker D.A., Epstein H.E., Jia G.J. et al. Phytomass, LAI, and NDVI in northern Alaska: Relationships to summer warmth, soil pH, plant functional types, and extrapolation to the circumpolar Arctic // J. Geophys. Res. 2003. V. 108. № D2. 8169. <https://doi.org/10.1029/2001JD000986>
16. Walker D.A., Leibman M.O., Epstein H.E. et al. Spatial and temporal patterns of greenness on the Yamal Peninsula, Russia: interactions of ecological and social factors affecting the Arctic normalized difference vegetation index // Environ. Res. Lett. 2009. V. 4. № 4. 045004. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/4/4/045004>
17. Варламова Е.В., Соловьев В.С. Исследование вариаций вегетационного индекса NDVI арктической зоны Якутии // Современные проблемы дистанционного зондирования Земли из космоса. 2010. Т. 7. № 3. С. 226–230.
18. Epstein H.E., Raynolds M.K., Walker D.A. et al. Dynamics of aboveground phytomass of the circumpolar Arctic tundra during the past three decades // Environ. Res. Lett. 2012. V. 7. № 1. 015506. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/7/1/015506>
19. Лавриненко И.А., Лавриненко О.В. Влияние климатических изменений на растительный покров островов Баренцева моря // Труды КарНЦ РАН. Экологические исследования. 2013. № 6. С. 4–16.
20. Елсаков В.В. Пространственная и межгодовая неоднородность изменений растительного покрова тундровой зоны Евразии по материалам съемки MODIS 2000–2016 гг. // Современные проблемы

- дистанционного зондирования Земли из космоса. 2017. Т. 14. № 6. С. 56–72.
<https://doi.org/10.21046/2070-7401-2017-14-6-56-72>
21. *Bhatt U.S., Walker D.A., Raynolds M.K.* et al. Changing seasonality of panarctic tundra vegetation in relationship to climatic variables // *Environ. Res. Lett.* 2017. V. 12. № 5. 055003.
<https://doi.org/10.1088/1748-9326/aa6b0b>
 22. *Елсаков В.В., Морозова Л.М.* Спутниковые технологии в исследованиях растительного покрова оленьих пастбищ п-ова Ямал // *Научный вестник ЯНАО.* 2018. № 4(101). С. 21–23.
 23. *Елсаков В.В., Щанов В.М.* Современные изменения растительного покрова пастбищ северного оленя Тиманской тундры по результатам анализа данных спутниковой съемки // *Современные проблемы дистанционного зондирования Земли из космоса.* 2019. Т. 16. № 2. С. 128–142.
<https://doi.org/10.21046/2070-7401-2019-16-2-128-142>
 24. *Дезерменджи А.Г., Высоцкая Г.С., Сомова Л.А.* и др. Многолетняя динамика NDVI-растительности различных классов тундры в зависимости от температуры и осадков // *Доклады РАН. Науки о Земле.* 2020. Т. 493. № 2. С. 103–106.
<https://doi.org/10.31857/S2686739720080046>
 25. *Им С.Т., Харук В.И., Ли В.Г.* Миграция северной границы вечнозеленых хвойных древостоев в Сибири в XXI столетии // *Современные проблемы дистанционного зондирования Земли из космоса.* 2020. Т. 17. № 1. С. 176–187.
<https://doi.org/10.21046/2070-7401-2020-17-1-176-187>
 26. *Тишков А.А., Белоновская Е.А., Кренке А.Н.* и др. Изменения биологической продуктивности наземных экосистем Российской Арктики в XXI в. // *Арктика: экология и экономика.* 2021. Т. 11. № 1. С. 30–41.
<https://doi.org/10.25283/2223-4594-2021-1-30-41>
 27. *Магомедова М.А., Морозова Л.М., Эктова С.Н.* и др. Полуостров Ямал: растительный покров. Тюмень: Сити-пресс, 2006. 360 с.
 28. *Головацкая А.Е.* Биологическая продуктивность олиготрофных и эвтрофных болот южно-таежной подзоны Западной Сибири // *Журнал Сибирского федерального ун-та. Биология.* 2009. Т. 2. № 1. С. 38–53.
 29. *Forbes B.C., Macias-Fauria M., Zetterberg P.I.* Russian Arctic warming and ‘greening’ are closely tracked by tundra shrub willows // *Glob. Change Biol.* 2010. V. 16. № 5. P. 1542–1554.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2009.02047.x>
 30. *Андреев В.Н.* Кормовая база ямальского оленеводства // *Советское оленеводство.* Л.: “Советский печатник”, 1934. Т. 1. Вып. 1. С. 99–164.
 31. *Морозова Л.М., Магомедова М.А.* Структура растительного покрова и растительные ресурсы полуострова Ямал. Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 2004. 63 с.
 32. *Белоновская Е.А., Тишков А.А., Вайсфельд М.А.* и др. Зелениение Российской Арктики и современные тренды изменения ее биоты // *Известия РАН. Сер. геогр.* 2016. № 3. С. 28–39.
<https://doi.org/10.15356/0373-2444-2016-3-28-39>
 33. *Olofsson J., Kitti H., Rautiainen P.* et al. Effects of summer grazing by reindeer on composition of vegetation, productivity and nitrogen cycling // *Ecography.* 2001. V. 24. № 1. P. 13–24.
<https://doi.org/10.1034/j.1600-0587.2001.240103.x>
 34. *Иванова К.В.* Динамика индекса NDVI для разных классов территориальных единиц растительности типичных тундр // *Современные проблемы дистанционного зондирования Земли из космоса.* 2019. Т. 16. № 5. С. 194–202.
<https://doi.org/10.21046/2070-7401-2019-16-5-194-202>
 35. *Bråthen K.A., Ravolainen V.T., Stien A.* et al. Rangifer management controls a climate-sensitive tundra state transition // *Ecol. Appl.* 2017. V. 27. № 8. P. 2416–2427.
<https://doi.org/10.1002/eap.1618>
 36. *Головатин М.Г., Морозова Л.М., Пасхальный С.П., Эктова С.Н.* Изменения растительности и животного населения в тундрах Ямала под воздействием интенсивного выпаса домашних оленей // *Вестник Саратовского гос. агр. ун-та.* 2008. № 9. С. 13–18.
 37. *Морозова Л.М., Эктова С.Н.* Растительный покров северной части Приуральяского района ЯНАО (от р. Кара до берега Байдарацкой губы) // *Научный вестник ЯНАО.* 2010. № 1(64). С. 3–25.
 38. *Богданов В.Д., Головатин М.Г., Морозова Л.М., Эктова С.Н.* Социально-экологические условия промышленного освоения полуострова Ямал // *Экономика региона.* 2012. № 3(31). С. 141–150.
 39. *Логонов В.Г., Игнатьева М.Н., Балашенко В.В.* Вред, причиненный ресурсам традиционного природопользования, и его экономическая оценка // *Экономика региона.* 2017. Т. 13. № 2. С. 396–409.
<https://doi.org/10.17059/2017-2-6>
 40. *Кряжимский Ф.В., Маклаков К.В., Морозова Л.М., Эктова С.Н.* Системный анализ биогеоценозов полуострова Ямал: имитационное моделирование воздействия крупностадного оленеводства на растительный покров // *Экология.* 2011. № 5. С. 323–333.
 41. Атлас Ямало-Ненецкого автономного округа. Омск: “Омская картографическая фабрика”, 2004. 303 с.
 42. *Веселкин Д.В., Морозова Л.М., Горбунова А.М.* Снижение значений NDVI в южных тундрах Ямала в 2001–2018 гг. коррелирует с численностью домашних северных оленей // *Современные проблемы дистанционного зондирования Земли из космоса.* 2021. Т. 18. № 2. С. 143–155.
<https://doi.org/10.21046/2070-7401-2021-18-2-143-155>
 43. *Зуев С.М.* Проблемы устойчивого развития оленеводства в Ямало-Ненецком автономном округе // *Россия в глобальном мире.* 2016. № 9(32). С. 173–187.
 44. *Деттер Г.Ф.* Экономика северного оленеводства Ямала: проблемы и возможности // *Научный вестник ЯНАО.* 2017. № 4(97). С. 4–16.
 45. *Лавренко Е.М., Корчагин А.А.* Полевая геоботаника. Л.: Изд-во АН СССР, 1959. Т. 1. 444 с.
 46. *Баскин Л.М.* Северный олень. Управление поведением и популяциями. Оленеводство. Охота. М.: Тов-во научн. изд. КМК, 2009. 284 с.
 47. *Базилевич Н.И.* Биологическая продуктивность экосистем Северной Евразии. М.: Наука, 1993. 293 с.

УДК 574.24+631.4

НАКОПЛЕНИЕ НИЗКОМОЛЕКУЛЯРНЫХ СОЕДИНЕНИЙ КАК ОТВЕТНАЯ РЕАКЦИЯ РАСТЕНИЙ НА ТЕХНОГЕННОЕ ЗАСОЛЕНИЕ

© 2023 г. О. А. Четина^а, *, О. З. Еремченко^а, И. В. Пахоруков^а

^аПермский государственный национальный исследовательский университет, Россия 614990 Пермь, ул. Букирева, 15

*e-mail: lymar11@rambler.ru

Поступила в редакцию 17.05.2022 г.

После доработки 25.10.2022 г.

Принята к публикации 05.11.2022 г.

В условиях южной тайги растительное сообщество на техногенно засоленной аллювиальной почве представлено рудеральными видами из состава местной флоры. Показано, что при прогрессирующем засолении почвы у растений проявились видоспецифичные реакции, выраженные в аккумуляции низкомолекулярных соединений: марь сизая *Chenopodium glaucum* L. накапливала пролин и глицинбетаин, лебеда раскидистая *Atriplex patula* L. – пролин, бескильница расставленная *Puccinellia distans* (Jacq.) Parl. – флавоноиды, ситник жабий *Juncus bufonius* L. – глицинбетаин. На кислой засоленной почве в листьях лебеды отмечено повышенное содержание пролина, а в бескильнице – накопление флавоноидов.

Ключевые слова: техногенное засоление, аллювиальные почвы, факультативные галофиты, солевой и кислотный стресс, пролин, флавоноиды, глицинбетаин

DOI: 10.31857/S036705972302004X, **EDN:** MXMNJI

С развитием химического производства связано образование техногенно засоленных почв, которые заселяются рудеральными видами из состава местной флоры [1, 2]. Рудеральные растения, характеризующиеся определенной солеустойчивостью, следует отнести к группе факультативных галофитов; основную стратегию выживания этой группы растений связывают с ограничением поступления засоряющих ионов через корни [3]. Известно, что ответными реакциями растительной клетки на засоление корневой среды являются ионная компартментация в вакуолях, аккумуляция осмопротекторных соединений, активизация антиоксидантной защиты [3–7]. Устойчивость растений в условиях солевого стресса связана с накоплением низкомолекулярных соединений, в том числе пролина, флавоноидов и глицинбетаина. Пролин участвует в осморегуляции, защищает структуру белков, проявляет антиоксидантную активность. Флавоноиды при окислительном стрессе, взаимодействуя с липидным бислоем клеточных мембран, замедляют процессы перекисного окисления липидов клеточных мембран. Глицинбетаин в условиях засоления играет важную роль в осморегуляции, поддерживает редокс-статус клетки, сохраняет функции макромолекул и целостность мембран [6, 8–18].

В Пермском крае на территории Верхнекамского месторождения солей в зонах складирова-

ния отходов химической промышленности образовались засоленные почвы и почвогрунты. Некоторые особенности адаптации к ним растений, связанные с солевым обменом, опубликованы нами ранее [19, 20]. Под солеотвалами и шламохранилищами формируются подземные минерализованные воды, которые разгружаются в долинах малых рек Прикамья и способствуют засолению аллювиальных почв [21, 22]. Геоботаническое обследование речных долин показало, что с развитием техногенного засоления естественная флора замещается специфическими группировками растительности с доминированием рудеральных видов и галофитов [2].

В верхних горизонтах аллювиальных техногенно засоленных почв реакция почвенной среды варьирует от сильноокислых и до щелочных значений [21]. Механизмы устойчивости растений к щелочной реакции среды, а также совместному воздействию засоления и щелочности недостаточно изучены [6, 12, 17, 23–25]. Кислотный стресс растений и участие низкомолекулярных соединений в адаптации растений к кислым почвам остаются в центре внимания ученых [24–26]. Публикаций, связанных с адаптационным значением низкомолекулярных соединений у растений, произрастающих на засоленных кислых почвах, нами не найдено.

Цель наших исследований – изучить накопление пролина, флавоноидов и глицинбетаина в листьях как проявление защитных механизмов растений при техногенном засолении, в том числе на фоне неблагоприятной реакции почвенной среды.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Территория исследований расположена в Березниковском городском округе Пермского края. Объектом исследований являлись растения на техногенно засоленной аллювиальной почве в долине р. Быгель. Малая р. Быгель относится к бассейну р. Камы в пределах южно-таежной подзоны. Засоление аллювиальной почвы связано с разгрузкой подземных минерализованных вод, сформированных под влиянием солеотвала Березниковского калийного производственного рудоуправления № 4: координаты участка исследований – 59°27.419' с.ш., 056°55.052' в.д. (в системе координат WGS-84). При помощи программы ArcMap 10.5 установили, что в долине р. Быгель площадь пятна с изреженной растительностью на техногенно засоленной аллювиальной почве составляет около 2027 м².

В пределах исследуемой части речной долины на фоне низкого проективного покрытия (менее 30–40%) встречались участки, занятые одним из трех видов однолетних растений: марью сизой *Chenopodium glaucum* L., лебедой раскидистой *Atriplex patula* L., ситником жабим *Juncus bufonius* L., а также многолетним злаком – бескильницей расставленной *Puccinellia distans* (Jacq.) Parl. Кроме этих растений, единичными экземплярами представлены вейник наземный *Calamagrostis epigejos* L., осот полевой *Sonchus arvensis* L. и мать-и-мачеха *Tussilago farfara* L.

В середине лета 2020 г. на засоленном участке долины р. Быгель проведен сбор листьев со средней части побегов мари сизой и лебеды раскидистой, а также листьев ситника жабьего и бескильницы расставленной. Для каждого вида пробы листьев собирали в пяти местах произрастания; сопряженно с растительной пробой отбирали почвенные пробы из прикорневой зоны растений. Листья растений фиксировали при температуре 105°C в течение 20 мин и досушивали при 60°C [27]. Почвенные пробы сушили в помещении до воздушно-сухого состояния.

В почвенных пробах из прикорневой зоны растений определяли актуальную кислотность (рН_{вод}) и содержание ионов: 1) Cl⁻ – в водной вытяжке (в соотношении почва : раствор 1 : 5) аргентометрическим методом по Мору; 2) подвижных ионов Na⁺ и K⁺ – извлеченных 0.2 н раствором HCl при соотношении почва : раствор 1 : 5 с последующим определением пламенно-фотометрическим методом.

Количество пролина в сухой массе листьев определяли по методу Bates et al. [28]. Флавоноиды извлекали 70%-ным раствором этанола; суммарное содержание продуктов взаимодействия с 5%-ным спиртовым раствором AlCl₃ установили методом спектрофотометрии при длине волны 425 нм. Глицинбетаин определяли спектрофотометрически (спектрофотометр “СФ-2000”, Россия) по методу Grieve and Grattan [29]. Аналитическая повторность определения – трехкратная.

Сравнение растений по содержанию органических соединений в листьях провели дисперсионным методом с применением критерия Краскела-Уоллиса; значимыми считали различия между сравниваемыми средними величинами с доверительной вероятностью 95% и выше ($P < 0.05$). В диаграммах по содержанию пролина, флавоноидов и глицинбетаина приведены средние арифметические биологических повторностей и их стандартные ошибки.

Количество пролина, флавоноидов и глицинбетаина в растительных пробах, а также данные по величине рН и содержанию ионов в сопряженно отобранных почвенных пробах были обработаны методом регрессионного анализа; адекватность полученных уравнений оценили при уровне значимости нулевой гипотезы $P < 0.05$.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Отмечена неоднородность условий обитания растений в речной долине, выраженная в разной реакции почвенной среды и варьировании содержания засоряющих ионов в почве. Места произрастания ситника характеризовались кислой реакцией почвенной среды, у лебеды – кислой и нейтральной, у бескильницы – слабокислой и щелочной, а у мари – нейтральной и щелочной (рис. 1а).

Самый высокий уровень содержания хлорид-ионов в почве обнаружен в местах произрастания ситника и лебеды (рис. 1б). Максимальное количество подвижного Na⁺ наблюдали в почве из прикорневой зоны мари и бескильницы (рис. 1в). Содержание подвижного K⁺ в почве было ниже содержания Na⁺; наибольшее его количество отмечено в почве в местах произрастания мари, лебеды и бескильницы (рис. 1г).

Содержание пролина, флавоноидов и глицинбетаина в растениях

В зависимости от содержания пролина в листьях растения расположились в следующей последовательности: лебеда = бескильница > мари > ситник (рис. 2а). В ситнике количество пролина было в 3 раза меньше, чем в лебеде и бескильнице. Относительно повышенное накопление флавоноидов характерно для листьев лебеды и мари (рис. 2б); их количество в несколько раз вы-

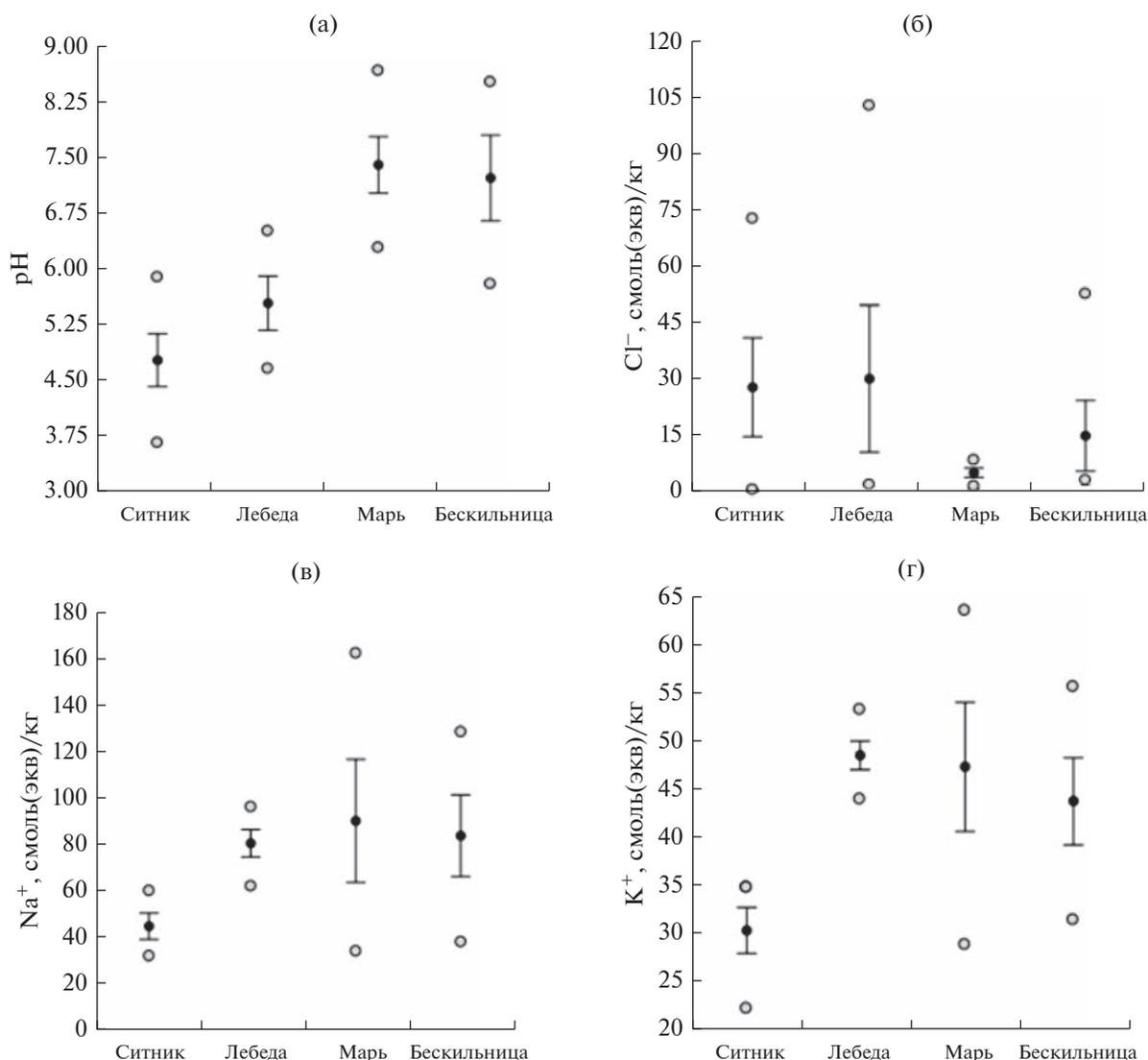


Рис. 1. Свойства почвы из прикорневой зоны растений: а – $pH_{\text{вод}}$; б – содержание ионов Cl^- , смоль(экв)/кг почвы; в – содержание подвижных ионов Na^+ , смоль(экв)/кг почвы; г – содержание подвижных ионов K^+ , смоль(экв)/кг почвы; черными точками обозначены средние со стандартными отклонениями, серыми – диапазон варьирования показателя внутри выборки.

ше, чем в листьях ситника и бескильницы. Повышенным количеством глицинбетаина в листьях отличалась лебеда, у ситника и бескильницы содержание этих соединений было меньше в несколько раз (рис. 2в).

Таким образом, для листьев лебеда и мари характерно наибольшее количество пролина, флавоноидов и глицинбетаина; бескильница отличалась средним накоплением пролина в листьях, содержание флавоноидов и глицинбетаина в ней было низким. Ситник характеризовался наименьшим количеством трех исследуемых низкомолекулярных соединений, при этом содержание флавоноидов в нем выше, чем в бескильнице.

Зависимости между накоплением пролина и почвенными показателями

Количество пролина в листьях мари прямо пропорционально связано с содержанием в почве хлоридов натрия: регрессионные зависимости адекватны полученным данным при уровне значимости $P = 0.006-0.008$, коэффициенте корреляции $r = 0.81-0.82$. При увеличении содержания Cl^- в почве от 1 до 8 смоль(экв)/кг количество пролина возрастало с 8 до 37 мг/10 г сухой массы листьев (рис. 3а). В листьях мари на почве с содержанием подвижного Na^+ менее 70 смоль(экв)/кг количество пролина составляло менее 20 мг/10 г сухой массы, но, когда засоление Na^+ достигало 145–160 смоль(экв)/кг, оно возрастало почти до

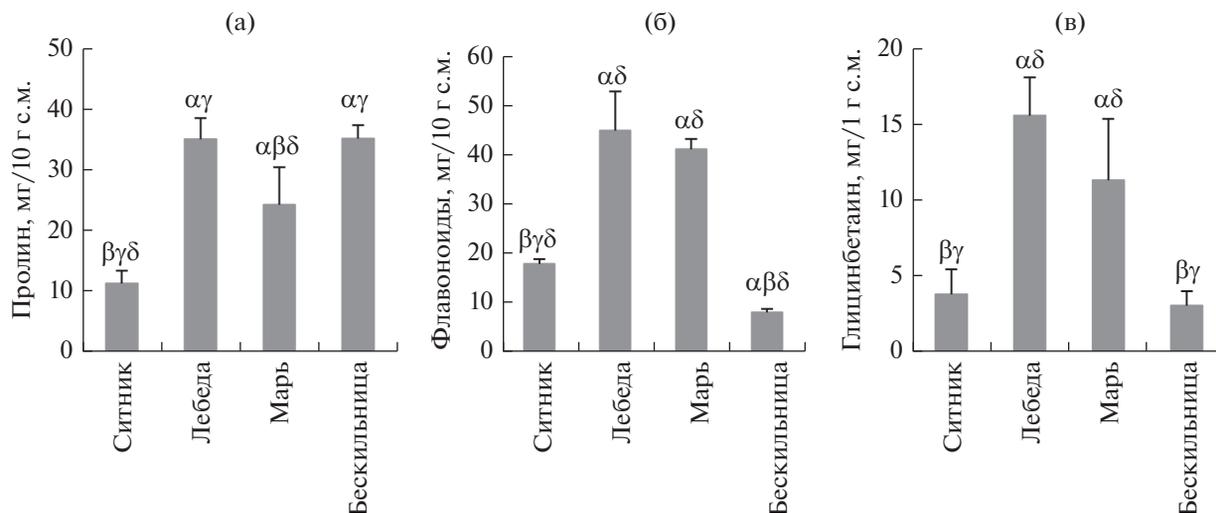


Рис. 2. Среднее содержание пролина (а), флавоноидов (б) и глицинбетаина (в) в листьях растений; буквенными индексами вверху диаграмм показаны статистически значимые различия в содержании низкомолекулярных соединений между растениями по критерию Краскела-Уоллиса: α – ситник, β – лебеда, γ – марь, δ – бескильница.

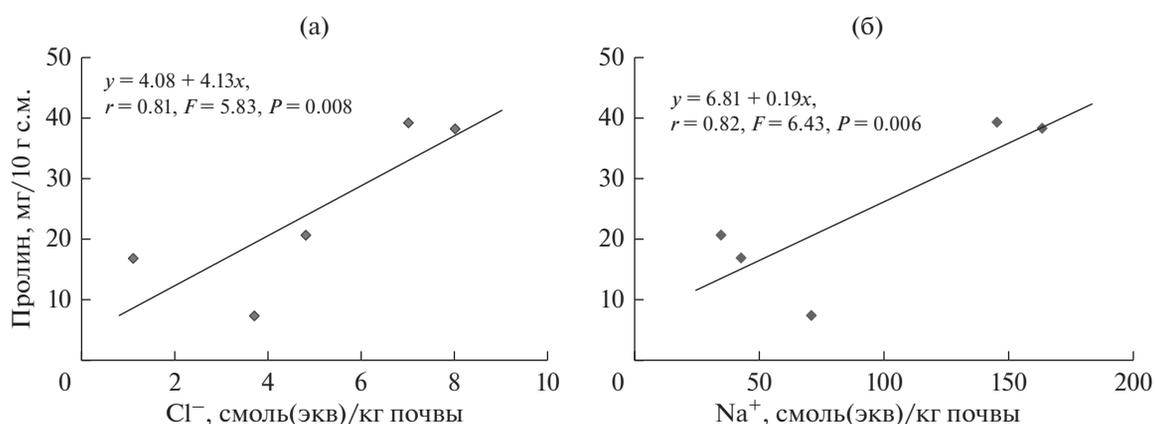


Рис. 3. Зависимость между количеством пролина в листьях мари и содержанием ионов Cl^- (а) и Na^+ (б) в почве.

40 мг/10 г сухой массы листьев (рис. 3б). Зависимости между количеством пролина в листьях мари и реакцией почвенной среды не установлено.

В листьях лебеды содержание пролина зависело от хлоридного засоления почвы: регрессионная зависимость адекватна полученным данным при $P = 0.025$, $r = 0.76$ (рис. 4а). При содержании Cl^- менее 40 смоль(экв)/кг почвы лебеда накапливала пролина менее 37 мг/10 г, но, когда засоление почвы хлорид-ионами становилось выше 40 смоль(экв)/кг, количество пролина возрастало до 42–43 мг/10 г сухой массы листьев.

Как было отмечено выше, лебеда произрастала на засоленных почвах с нейтральной и кислой реакцией среды. Установлена зависимость между содержанием пролина в листьях лебеды и реакцией почвенной среды: уравнение регрессии адекватно полученным данным при $P = 0.001$, $r = -0.96$

(рис. 4б). На засоленной почве с реакцией среды, близкой к нейтральной, в листьях лебеды содержалось минимальное количество пролина – около 27 мг/10 г сухой массы; на кислой засоленной почве растения аккумулировали пролин в количестве 37–43 мг/10 г. В целом количество пролина в листьях лебеды определялось двумя факторами почвенной среды, что подтверждено уравнением множественной регрессии, адекватным полученным данным при $P = 0.01$, $r = 0.99$: $y = 76.15 + 0.015x_1 - 7.73x_2$, где y – содержание пролина, мг/10 г сухой массы листьев, x_1 – содержание Cl^- в почве, мМ-экв/100 почвы, x_2 – рН почвы.

В листьях бескильницы и ситника не выявлено зависимости между содержанием пролина в листьях и количеством засоряющих ионов в почве; отсутствовали и значимые связи между содержа-

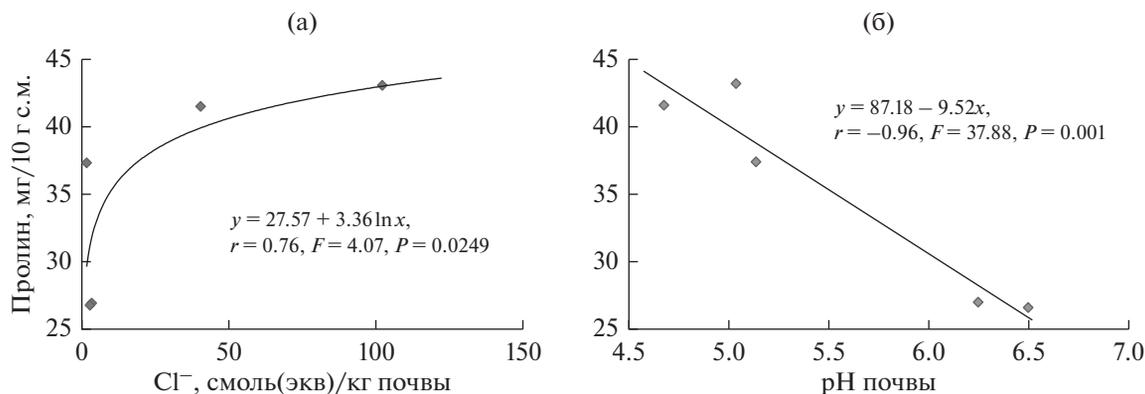


Рис. 4. Зависимость между количеством пролина в листьях лебеды и содержанием ионов Cl^- в почве (а), количеством пролина и реакцией почвенной среды (б).

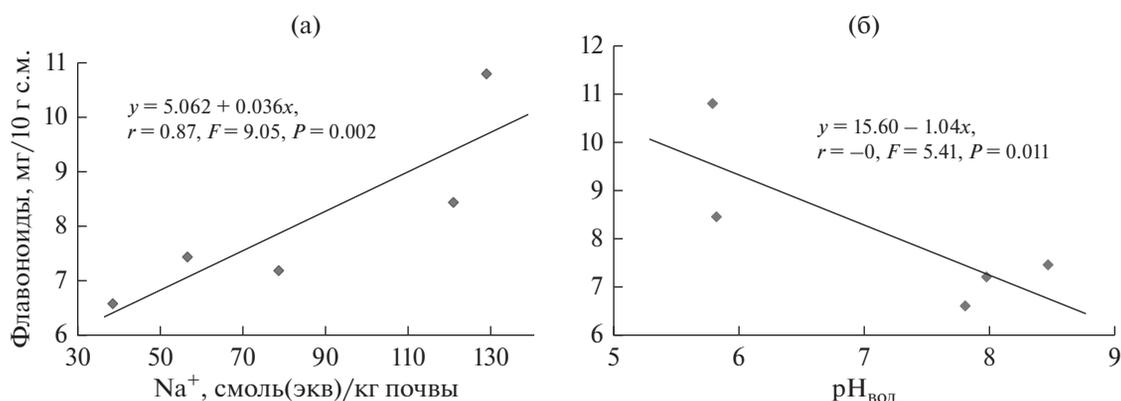


Рис. 5. Зависимость между количеством флавоноидов в листьях бескильницы и содержанием подвижного Na^+ в почве (а), между количеством флавоноидов и реакцией почвенной среды (б).

нием пролина в листьях этих растений и реакцией почвенной среды.

Зависимости между накоплением флавоноидов и почвенными показателями

У лебеды, мари и ситника не установлены связи между аккумуляцией флавоноидов в листьях и содержанием ионов Na^+ , K^+ , Cl^- в почве. Не связано накопление флавоноидов в листьях этих растений и с величиной pH почвы.

В листьях бескильницы на фоне относительно пониженного содержания флавоноидов выявлена прямая сильная связь между их количеством и содержанием подвижного Na^+ в почве: уравнение регрессии адекватно полученным данным при $P = 0.002$, $r = 0.87$ (рис. 5а). На фоне наименьшей засоленности почвы Na^+ содержание флавоноидов составляло около 6.5 мг/10 г сухой массы листьев бескильницы, а при наибольшем засолении увеличивалось почти до 11 мг/10 г. Выявлена отличительная особенность бескильницы — значи-

мая связь между содержанием флавоноидов в листьях и pH почвы: уравнение регрессии адекватно полученным данным при $P = 0.011$, $r = 0.80$ (рис. 5б). Произрастающие на слабощелочной почве растения в листьях содержали флавоноидов около 7 мг/10 г, а на кислой почве их количество увеличилось до 8.5–10.8 мг/10 г.

Зависимости между накоплением глицинбетаина и почвенными показателями

Установлена зависимость между содержанием глицинбетаина в листьях мари и количеством подвижного Na^+ в почве: уравнение регрессии адекватно полученным данным при $P = 0.015$, $r = 0.79$ (рис. 6а). На фоне содержания подвижного Na^+ менее 50 смоль(экв)/кг почвы в листьях мари глицинбетаина было менее 5 мг/10 г сухой массы; при повышенном засолении почвы Na^+ в листьях аккумулировалось до 15–22 мг/10 г глицинбетаина. Между количеством глицинбетаина в листьях мари и содержанием подвижного K^+ в почве так-

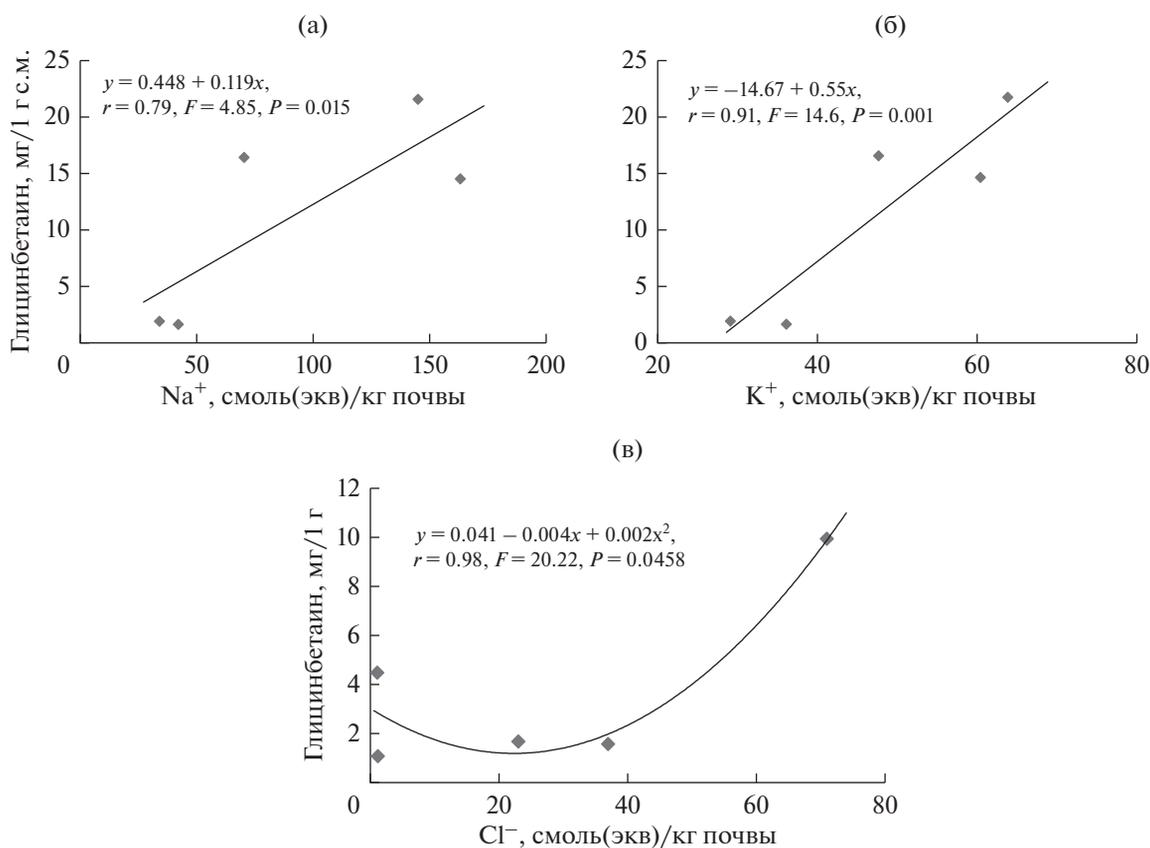


Рис. 6. Зависимость между количеством глицинбетаина в листьях мари и содержанием подвижных ионов Na^+ (а) и K^+ (б) в почве, а также между количеством глицинбетаина в листьях ситника и содержанием Cl^- в почве (в).

же отмечена прямая сильная связь: регрессионная зависимость адекватна полученным данным при $P = 0.001$, $r = 0.91$ (рис. 6б).

Для лебеды и бескильницы не установлены значимые связи между содержанием глицинбетаина в листьях и количеством засоряющих ионов в почве.

Для ситника прослежена криволинейная зависимость между содержанием глицинбетаина в листьях и количеством Cl^- в почве: уравнение регрессии адекватно полученным данным при $P = 0.046$, $r = 0.98$ (рис. 6в). На фоне засоленности хлорид-ионами менее 40 смоль(экв)/кг почвы содержание глицинбетаина было минимальным (1.1–4.5 мг/1 г), а при содержании Cl^- в количестве 71 смоль(экв)/кг аккумуляция глицинбетаина достигала 10 мг/1 г сухой массы листьев.

В листьях всех исследуемых растений не установлено значимых зависимостей между содержанием глицинбетаина в листьях и реакцией почвенной среды.

ОБСУЖДЕНИЕ

Об определенном уровне солеустойчивости исследуемых видов рудеральных растений свидетельствует их произрастание на засоленных почвах в разных регионах мира [6, 30–32]. Наши данные показали, что растения характеризуются достаточно широким лимитом толерантности к техногенному засолению. В почве из прикорневой зоны ситника максимальное содержание хлоридных солей отличалось от минимального засоления в 4.7 раза, у мари – в 8 раз, у бескильницы – в 25 раз, у лебеды – в 50 раз. Одновременно почва характеризовалась значительным содержанием ионов K^+ . В некоторых аллювиальных солончаковых почвах Прикамья содержание калия сопоставимо с уровнем натриевого засоления [21, 22].

Отмеченные в наших исследованиях нейтральная и слабощелочная реакции почвенной среды характерны для хлоридно-засоленных аллювиальных почв; в то же время среди них встречались почвы с кислыми поверхностными горизонтами [21, 22].

Таким образом, на исследуемом участке долины р. Быгель рудеральная растительность нахо-

дится под воздействием хлоридного засоления и неблагоприятной реакции почвенной среды. Установленные регрессионные зависимости позволяют рассматривать накопление пролина, флавоноидов, глицинбетаина в листьях растений как ответную реакцию на увеличение содержания засоляющих ионов в почве. Считается, что эти низкомолекулярные соединения обеспечивают устойчивость растений в условиях солевого стресса [4, 5, 16, 17, 24, 25, 33].

Накопление пролина в органах растений связано с его многофункциональным значением в растительной клетке в стрессовых условиях [5, 7, 14, 34]. Полученные нами зависимости между показателями техногенного засоления и количеством пролина в листьях лебеды и мари соответствуют научным данным по увеличению содержания пролина в листьях культурных растений в условиях солевого стресса; отмечены [10, 12, 17] осмопротекторные свойства и антиоксидантная активность пролина.

Накопление пролина в листьях лебеды, по-видимому, повышало ее устойчивость к кислой реакции почвенной среды в условиях техногенного засоления. При кислотном стрессе наблюдали аккумуляцию пролина в листьях пшеницы и ржи [25]. Имитация кислотного дождя способствовала накоплению пролина в листьях томатов [26]. Кислая реакция среды усиливает водный дефицит в растении, так как под влиянием избытка протонов клетки корня становятся непроницаемыми для воды [35]. По данным М.Н.М. Вхуан et al. [24], при кислотном стрессе накопление пролина в проростках пшеницы поддерживало водный баланс и обеспечивало защиту от окислительного повреждения; отмечали участие пролина в рН-регуляции цитоплазмы растительной клетки [36, 37]. Таким образом, накопление пролина в листьях лебеды на кислой почве может быть направлено на поддержание осмотического потенциала и кислотно-щелочного баланса в клетках, на усиление антиоксидантной активности.

Известно [13, 16, 38], что флавоноиды участвуют в защите растений от воздействия неблагоприятных факторов внешней среды: повышенной интенсивности света, низких и высоких температур, тяжелых металлов, водного дефицита и т.д. Согласно нашим исследованиям, марь и лебеда аккумулировали наибольшее количество флавоноидов, но их содержание не связано со степенью засоления почвы. З.Ф. Рахманкулова с соавт. [16] отмечают, что при изначально высоком пуле низкомолекулярных соединений может отсутствовать зависимость между их накоплением и засоленностью среды обитания.

Бескильница аккумулировала флавоноиды в листьях по мере увеличения количества подвижного Na^+ в почве, что может быть связано с их

участием в антиоксидантной защите. При солевом стрессе в митохондриях и хлоропластах растительной клетки нарушается транспорт электронов, образуется избыток активных форм кислорода и, следовательно, усиливаются процессы свободнорадикального окисления [5, 7, 14]. Флавоноиды способны к антиоксидантной активности и участвуют в стабилизации мембран при окислительном стрессе [11, 13, 15].

При усилении кислотности почвы в листьях бескильницы отмечено накопление флавоноидов, что обусловлено, по-видимому, их значением в адаптации к кислой засоленной почве. Неблагоприятная реакция среды нарушает метаболизм растительных клеток [24, 39], усиливает токсическое воздействие солей [17]. В условиях кислотного стресса наблюдали аккумуляцию флавоноидов в листьях ржи [25]. Низкие значения рН вызывали развитие окислительного стресса в пшенице [24]. Флавоноиды, взаимодействуя с липидным бислоем клеточных мембран, замедляют процессы перекисного окисления липидов [11, 13, 15].

В листьях мари и ситника количество глицинбетаина возрастало с увеличением содержания засоляющих ионов в почве, что, вероятно, связано с осморегуляцией и стабилизацией клеточных структур. Глицинбетаин защищает белки от воздействия различных денатурирующих агентов [8]. Считается [6, 9], что он вносит значительный вклад в солеустойчивость растений. Защитную роль глицинбетаина в растительной клетке исследователи связывают со стабилизацией работы фотосинтетического аппарата в неблагоприятных условиях. При солевом стрессе, благодаря взаимодействию глицинбетаина с молекулами и клеточными структурами, сохраняется активность макромолекул, поддерживается целостность мембран [18].

Согласно З.Ф. Рахманкуловой с соавт. [16], для галофитов характерны различные биохимические стратегии солеустойчивости. В наших исследованиях у растений на техногенно засоленных почвах проявилась видовая специфика в накоплении низкомолекулярных соединений. При усилении засоленности почвы отмечена аккумуляция пролина в листьях лебеды, пролина и глицинбетаина — в листьях мари, флавоноидов — в листьях бескильницы, глицинбетаина — в листьях ситника.

На основании полученных данных можно говорить о том, что при техногенном засолении у рудеральных растений стратегия выживания связана с видоспецифичными реакциями, направленными на аккумуляцию пролина, флавоноидов и глицинбетаина. В адаптации к кислой реакции засоленной почвы определенное значение у лебеды имеет пролин, а у бескильницы — флавоноиды.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Piernik A., Hulisz P., Rokicka A.* Micropattern of halophytic vegetation on technogenic soils affected by the soda industry // *Soil Science and Plant Nutrition*. 2015. V. 61. P. 98–112.
<https://doi.org/10.1080/00380768.2015.1028874>
2. *Шишконокова Е.А.* Антропогенная растительность территорий предприятий ОАО “Уралкалий” (Пермская область) // *Социально-экологические технологии*. 2017. № 3. С. 65–79.
3. *Розенцвет О.А., Нестеров В.Н., Богданова Е.С.* Структурные и физиолого-биохимические аспекты солеустойчивости галофитов // *Физиология растений*. 2017. Т. 64. № 4. С. 251–265.
4. *Веселов Д.С., Маркова И.В., Кудоярова Г.Р.* Реакция растений на засоление и формирование солеустойчивости // *Успехи современной биологии*. 2007. Т. 127. № 5. С. 482–493.
5. *Карташов А.В., Радюкина Н.Л., Иванов Ю.В.* и др. Роль систем антиоксидантной защиты при адаптации дикорастущих видов растений к солевому стрессу // *Физиология растений*. 2008. Т. 55. № 4. С. 516–522.
6. *Chen S., Xing J., Lan H.* Comparative effects of neutral salt and alkaline salt stress on seed germination, early seedling growth and physiological response of a halophyte species *Chenopodium glaucum* // *African J. of Biotechnology*. 2012. V. 11. № 40. P. 9572–9581.
<https://doi.org/10.5897/AJB12.320>
7. *Колупаев Ю.Е., Карпец Ю.В.* Активные формы кислорода, антиоксиданты и устойчивость растений к действию стрессоров. Киев: Логос, 2019. 277 с.
8. *Sakamoto A., Murata N.* The role of glycine betaine in the protection of plants from stress: clues from line content in salt stressed spinach leaves // *Plant Growth Regul.* 2003. V. 40. P. 89–95.
9. *Mansour M.M.F., Salama K.H.A., Ali F.Z.M.* et al. Cell and plant responses to NaCl in *Zea mays* L. cultivars differing in salt tolerance // *Gen. Appl. Plant Physiol.* 2005. V. 31. № 1–2. P. 29–41.
10. *Yan H., Zhao W., Sheng Y.* et al. Effects of alkali-stress on *Aneurolepidium chinense* and *Helianthus annuus* // *The J. of Applied Ecology*. 2005. V. 16 (8). P. 1497–1501.
11. *Тараховский Ю.С., Музафаров Е.Н., Ким Ю.А.* Взаимодействие флавоноидов с мембранами // *Фенольные соединения: фундаментальные и прикладные аспекты*. 2010. С. 108–116.
12. *Liu J., Guo Q., Shi D.C.* Seed germination, seedling survival, and physiological response of sunflowers under saline and alkaline conditions // *Photosynthetica*. 2010. V. 48 (2). P. 278–286.
<https://doi.org/10.1007/s11099-010-0034-3>
13. *Brunetti C., di Ferdinando M., Fini A.* et al. Flavonoids as antioxidants and developmental regulators: relative significance in plants and humans // *Int. J. Mol. Sci.* 2013. V. 14 (2). P. 3540–3555.
<https://doi.org/10.3390/ijms14023540>
14. *Carvalho K., Campos M.K., Domingues D.S.* et al. The accumulation of endogenous proline induces changes in gene expression of several antioxidant enzymes in leaves of transgenic *Swingle citrumelo* // *Molecular Biology Reports*. 2013. V. 40 (4). P. 3269–3279.
<https://doi.org/10.1007/s11033-012-2402-5>
15. *Назарова В.Д., Бакумова Е.В., Бектемисова А.У.* Антиоксидантная активность флавоноидов // *Актуальные проблемы науки и образования в области естественных и сельскохозяйственных наук: Матлы III междунаучно-практич. конф., посвященной 90-летию академика Е.А. Букетова*. Петропавловск, 2015. С. 111–114.
16. *Рахманкулова З.Ф., Шуйская Е.В., Щербаков А.В.* и др. Содержание пролина и флавоноидов в побегах галофитов, произрастающих на территории Южного Урала // *Физиология растений*. 2015. Т. 62. № 1. С. 79–88.
17. *Guo R, Yang Z., Li F., Yan C.* et al. Comparative metabolic responses and adaptive strategies of wheat (*Triticum aestivum*) to salt and alkali stress // *ВМС Plant Biol.* 2015. P. 170.
<https://doi.org/10.1186/s12870-015-0546-x>
18. *Annunziata M.G., Ciarmiello L.F., Woodrow P.* et al. Spatial and temporal profile of glycine betaine accumulation in plants under abiotic stresses // *Frontiers in Plant Science*. 2019. V. 10. P. 230.
<https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00230>
19. *Еремченко О.З., Лымарь О.А.* Почвенно-экологические условия зоны солотвалов и адаптация к ним растений // *Экология*. 2007. № 1. С. 18–23.
20. *Еремченко О.З., Четина О.А., Кусакина М.Г.* и др. Техногенные поверхностные образования зоны солотвалов и адаптация к ним растений. Пермь: Перм. гос. нац. исслед. ун-т, 2013. 148 с.
21. *Eremchenko O.Z., Pakhorukov I.V., Shestakov I.E.* Development of the solonchak process in soils of small river valleys in the taiga-forest zone in relation to the production of potassium salts // *Eurasian Soil Science*. 2020. V. 53. № 4. P. 512–522.
<https://doi.org/10.1134/S1064229320040055>
22. *Пахоруков И.В., Еремченко О.З.* Свойства вторично засоленных аллювиальных почв в таежно-лесной зоне Прикамья // *Сибирский лесной журн*. 2021. № 3. С. 76–86.
<https://doi.org/10.15372/SJFS20210307>
23. *Latef A.A.A., Tran L.S.* Impacts of priming with silicon on the growth and tolerance of maize plants to alkaline stress // *Frontiers in Plant Science*. 2016. V. 7. P. 243–256.
<https://doi.org/10.3389/fpls.2016.00243>
24. *Bhuyan M.H.M., Hasanuzzaman M., Mahmud J.A.* et al. Unraveling morphophysiological and biochemical responses of *Triticum aestivum* L. to extreme pH: Coordinated actions of antioxidant defense and glyoxalase systems // *Plants*. 2019. V. 8. № 1. P. 24.
<https://doi.org/10.3390/plants8010024>
25. *Chetina O.A., Botalova K.I., Kaigorodov R.V.* Effects of alkalinity and acidity of the root medium on defense systems in *Triticum aestivum* and *Secale cereale* // *Russ. J. of Plant Physiology*. 2020. V. 67 (2). P. 334–343.
<https://doi.org/10.1134/S1021443720010033>
26. *Tomar P.* Estimation of some biochemical parameters in *Lycopersicon lycopersicum* (L.) cv. damyanti in response to acid rain // *Voyager*. 2018. V. 9. P. 34–41.
27. *Чернавина И.А., Потанов Н.Г., Косулина Л.Г.* и др. Большой практикум по физиологии растений.

- Минеральное питание. Физиология клетки. Рост и развитие: Учеб. пособие для студентов биол. спец. вузов / Под ред. Рубина Б.А. М.: Высшая школа, 1978. 408 с.
28. Bates L., Waldren P.P., Teare J.D. Rapid determination of proline of water stress studies // *Plant Soil*. 1973. V. 39 (1). P. 205–207.
 29. Grieve C.M., Grattan S.R. Rapid assay for determination of water soluble quaternary ammonium compounds // *Plant Soil*. 1983. V. 70. P. 303–307. <https://doi.org/10.1007/BF02374789>
 30. Ungar I. Effect of salinity on seed germination, growth, and ion accumulation of *Atriplex patula* (*Chenopodiaceae*) // *American J. of Botany*. 1996. V. 83. № 5. P. 604–607.
 31. Tarasoff C.S., Mallory-Smith C.A., Ball D.A. Comparative plant responses of *Puccinellia distans* and *Puccinellia nuttalliana* to sodic versus normal soil types // *Journal of Arid Environments*. 2007. V. 70. № 3. P. 403–417. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2007.01.008>
 32. Erfanzadeh R., Hendrickx F., Maelfait J. P. et al. The effect of successional stage and salinity on the vertical distribution of seeds in salt marsh soils // *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*. 2010. V. 205. № 7. P. 442–448. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2009.12.010>
 33. Genc Y., Taylor J., Lyons G. et al. Bread wheat with high salinity and sodicity tolerance // *Frontiers in Plant Science*. 2019. V. 10. P. 1280. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.01280>
 34. Aslam R., Bostan N., Nabgha-e-Amen M. et al. A critical review on halophytes: salt tolerant plants // *J. of Medicinal Plants Research*. 2011. V. 5. P. 7108–7118. <https://doi.org/10.5897/JMPRx11.009>
 35. Захарин А.А., Паничкин Л.А. Модель протонного барьера. Полная односторонняя непроницаемость клеток корня для воды под влиянием избытка протонов в апопласте // *Вестник ТСХА*. 2005. Вып. 3. С. 69–82.
 36. Zhu J.K. Plant salt tolerance // *Trends Plant Science*. 2001. V. 6. P. 66–71. [https://doi.org/10.1016/S1360-1385\(00\)01838-0](https://doi.org/10.1016/S1360-1385(00)01838-0)
 37. Krishnan N., Dickman M.B., Becker D.F. Proline modulates the intracellular redox environment and protects mammalian cells against oxidative stress // *Free Radical Biology and Medicine*. 2008. V. 44. P. 671–681. <https://doi.org/10.1016/j.freeradbiomed.2007.10.054>
 38. Edreva A., Velikova V., Tsonev T. et al. Stress-protective role of secondary metabolites: diversity of functions and mechanisms // *General and Applied Plant Physiology*. 2008. V. 34. P. 67–78.
 39. Shavrukov Y., Hirai Y. Good and bad protons: genetic aspects of acidity stress responses in plants // *J. of Experimental Botany*. 2016. V. 67. № 1. P. 15–30. <https://doi.org/10.1093/jxb/erv437>

УДК 556.551+574.583(28):581

ХАРАКТЕРИСТИКА ВЕРТИКАЛЬНОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ХЛОРОФИЛЛА В ВОДОХРАНИЛИЩАХ СРЕДНЕЙ И НИЖНЕЙ ВОЛГИ

© 2023 г. Н. М. Минеева^а, *, А. И. Цветков^а

^аИнститут биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН,
Россия 152742 Ярославская обл., Некоузский р-он, пос. Борок

*e-mail: mineeva@ibiw.ru

Поступила в редакцию 13.04.2022 г.

После доработки 20.07.2022 г.

Принята к публикации 27.10.2022 г.

Приведены результаты исследования вертикального распределения абиотических характеристик и хлорофилла (Хл *a*) в Горьковском, Чебоксарском, Куйбышевском, Саратовском и Волгоградском водохранилищах летом 2021 г. Измерения выполнены с борта экспедиционного судна с помощью погружного многопараметрического зонда YSI EXO2. Содержание Хл *a* изменялось от 5.5–8.5 до >100 мкг/л на Средней Волге, до 22 и 47 мкг/л – на Нижней Волге и было типичным для летнего максимума фитопланктона волжских водохранилищ. При отсутствии плотностной стратификации для большинства станций выявлено равномерное распределение Хл *a* в водной толще с коэффициентами вариации не более 20%.

Ключевые слова: хлорофилл, вертикальное распределение, водохранилища Средней и Нижней Волги

DOI: 10.31857/S0367059723020099, **EDN:** MXTUIT

Водоохранилища Волги, расположенные в различных природно-климатических зонах, относятся к объектам многолетних гидроэкологических исследований [1, 2]. Водоохранилища характеризуются сложной гидродинамической структурой, которая определяется наличием разнородных водных масс [3, 4]. Их взаимодействие в сочетании с морфометрическими особенностями водоемов обуславливает пространственную неоднородность и временную изменчивость в распределении гидрофизических и гидрохимических характеристик, а также гидробионтов [5]. Сведения о пространственном распределении биоты необходимы для объективного представления о состоянии водной среды.

Фитопланктон играет важную функциональную, средообразующую и индикаторную роль в экосистеме водоема [6]. Универсальным экологофизиологическим маркером развития, состояния и продукционного потенциала фитопланктона, а также индикатором трофического статуса водоема и качества воды служит содержание основного фотосинтетического пигмента хлорофилла *a* [7, 8]. В волжских водохранилищах подробно исследовано разномасштабное горизонтальное распределение хлорофилла [6, 9]. Данные о его распределении в столбе воды в основном ограничены оценкой для трех больших слоев водной толщи [6], что оправдано трудоемкостью лабораторных

анализов. Детальные сведения о вертикальном распределении Хл *a* немногочисленны [10–12]. Восполнить этот пробел позволяет современная аппаратура, с помощью которой измерение хлорофилла проводится *in situ* [13–15 и мн. др.].

Цель настоящей работы – исследовать вертикальное распределение фитопланктона в водохранилищах Волги по результатам непрерывного измерения флуоресценции хлорофилла в водной толще.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал собран 24 августа–11 сентября 2021 г. на 57 станциях водохранилищ Средней и Нижней Волги. Содержание хлорофилла *a* (Хл *a*), а также абиотические параметры водной среды (температуру, электропроводность, растворенный кислород) измеряли с борта экспедиционного судна с помощью погружного многопараметрического зонда YSI EXO2 (YSI Inc., США), оснащенного системой флуоресцентной диагностики хлорофилла. Источниками возбуждающего света с длиной волны 470 и 590 нм служат светодиодные излучатели, выход флуоресценции регистрируется в красной области при 685 нм, расчет концентрации пигмента заложен в программное обеспечение прибора. Зондирование водной толщи осуществляли от поверхности до дна с дискретностью записи в 1 с,

Таблица 1. Морфометрические характеристики водохранилищ Средней и Нижней Волги

Водохранилище	Объем, км ³	Площадь, км ²	Длина, км	Глубина, м		K _{вод} , год ⁻¹
				средняя	макс.	
Средняя Волга (58°03′–53°31′ с.ш., 38°50′–49°25′ в.д.)						
Горьковское	8.70	1591	430	5.5	21.0	6.1
Чебоксарское	12.60	1270	341	4.7	21.0	20.9
Куйбышевское	57.30	6150	510	9.3	41.0	4.2
Нижняя Волга (53°28′–48°42′ с.ш., 49°42′–44°30′ в.д.)						
Саратовское	12.87	1831	312	7.0	31.0	19.1
Волгоградское	31.45	3117	540	10.0	41.0	8.0

Примечание. K_{вод} – коэффициент условного водообмена.

Таблица 2. Абиотические характеристики водохранилищ Средней и Нижней Волги в период исследования (средние величины со стандартной ошибкой: над чертой – в поверхностном, под чертой – в придонном слоях)

Водохранилище	Прозрачность, м	Цветность, град.	Температура, °С	Растворенный кислород, мг/л	Электропроводность, мкСим/см
Горьковское	1.2 ± 0.1	48 ± 2	<u>20.5 ± 0.2</u>	<u>8.8 ± 0.1</u>	<u>198 ± 3</u>
			20.7 ± 0.1	7.8 ± 0.2	197 ± 3
Чебоксарское	1.2 ± 0.1	36 ± 2	<u>20.5 ± 0.2</u>	<u>8.9 ± 0.2</u>	<u>376 ± 30</u>
			20.7 ± 0.1	7.4 ± 0.2	385 ± 28
Куйбышевское	1.5 ± 0.1	28 ± 1	<u>20.3 ± 0.1</u>	<u>8.2 ± 0.1</u>	<u>400 ± 22</u>
			19.0 ± 0.7	7.4 ± 0.2	385 ± 20
Саратовское	1.7 ± 0.1	30 ± 1	<u>17.9 ± 0.5</u>	<u>9.5 ± 0.2</u>	<u>347 ± 3</u>
			19.1 ± 0.2	8.6 ± 0.2	346 ± 3
Волгоградское	1.5 ± 0.1	30 ± 1	<u>18.5 ± 0.3</u>	<u>9.8 ± 0.1</u>	<u>337 ± 8</u>
			18.7 ± 0.3	9.5 ± 0.1	348 ± 8

получая большие ряды исследованных параметров. В работе использованы величины, осредненные для каждого метрового слоя воды на каждой станции. Для сравнения с данными предыдущих лет [6] рассчитывали содержание Хл *a* в трех больших слоях водной толщи: слой 1 – фотическая зона (0–2 м); слой 2 – от 2 м до средней глубины водохранилища; слой 3 – афотический между средней глубиной и дном. Расчет статистических характеристик при анализе данных выполнен с помощью стандартных компьютерных программ MS Excel 2010 и Statistica v.8.0.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Из восьми волжских водохранилищ, простирающихся от южной тайги до полупустыни, к Средней Волге относятся внутрикаскадные Горьковское, Чебоксарское и Куйбышевское, к Нижней Волге – замыкающие каскад Саратовское и Волгоградское. Все водохранилища, основные характеристики которых приведены в табл. 1, относятся к равнинным, крупным, относительно мелководным, проточным [1, 2]. Современный

трофический статус Саратовского и Волгоградского водохранилищ оценивается как мезотрофный, Куйбышевского – как умеренно эвтрофный, Горьковского и Чебоксарского – как эвтрофный [16].

Наши исследования выполнены в позднелетний период, когда начинается постепенное выхоложивание водной толщи. Температура воды в Горьковском, Чебоксарском и Куйбышевском водохранилищах была выше, чем в Саратовском и Волгоградском. В двух нижних водохранилищах увеличиваются прозрачность воды, электропроводность, содержание растворенного кислорода и снижается цветность. Очень близкие значения абиотических показателей получены в поверхностном и придонном слоях воды, что свидетельствует об отсутствии плотностной стратификации водной тощи (табл. 2).

Содержание Хл *a* представлено широким диапазоном величин, различающихся на два порядка: от минимальных 5.5–8.5 мкг/л во всех водохранилищах до максимальных >100 мкг/л на Средней Волге, 22 и 47 мкг/л – на Нижней Волге.

Таблица 3. Содержание хлорофилла (мкг/л) в слоях водной толщи водохранилищ Средней и Нижней Волги в период исследования (средние величины со стандартной ошибкой, в скобках – коэффициент вариации величин, %)

Водохранилище	Минимум–максимум	Слой 1	Слой 2	Слой 3
Горьковское	8.5–116	22.0 ± 3.3 (93)	18.4 ± 0.5 (19)	20.4 ± 1.0 (36)
Чебоксарское	8.6–113	26.9 ± 2.2 (52)	29.1 ± 2.0 (40)	25.9 ± 1.6 (51)
Куйбышевское	6.8–96.5	17.6 ± 2.5 (104)	13.6 ± 0.7 (50)	11.8 ± 0.8 (58)
Саратовское	5.5–22.0	11.3 ± 0.9 (43)	13.5 ± 0.6 (28)	13.6 ± 0.4 (29)
Волгоградское	6.1–47.1	19.3 ± 1.9 (54)	25.8 ± 1.2 (39)	25.9 ± 1.4 (44)

Примечание. Слой 1 – фотическая зона (0–2 м); слой 2 – от 2 м до средней глубины водохранилища; слой 3 – афотический между средней глубиной и дном.

Повышенные величины приурочены к верхнему двухметровому слою воды (эвфотной зоне), в котором варибельность Хл *a* выше, чем в более глубоких слоях. Максимальные коэффициенты вариации Хл *a* получены в эвфотной зоне Горьковского и Куйбышевского водохранилищ (табл. 3). Содержание Хл *a* в трех слоях водной толщи водохранилищ меняется неодинаково: в Горьковском и Куйбышевском водохранилищах оно снижается с глубиной, в Саратовском и Волгоградском увеличивается в толще воды ниже эвфотной зоны, в Чебоксарском повышается в среднем слое и снижается в нижнем. Содержание пигмента в эвфотной и афотической зонах (слои 1 и 3) достоверно различается в Куйбышевском, Саратовском и Волгоградском водохранилищах ($p < 0.05$).

Из данных вертикального зондирования следует, что варибельность распределения Хл *a* в толще воды невелика. Коэффициенты вариации Хл *a* для 80% станций не превышают 20% и в среднем составляют $6.0 \pm 1.1\%$ в Горьковском водохранилище, от 11.9 ± 2.0 до $15.2 \pm 1.4\%$ – в Чебоксарском, Куйбышевском, Саратовском и $19.8 \pm 1.5\%$ – в Волгоградском.

В верхней части Горьковского водохранилища на станциях глубины 6–7 м концентрации Хл *a* в основном составляют 15–18 мкг/л, в средней части водохранилища ниже Костромского расширения при глубинах 10–12 м увеличиваются до 20–30 мкг/л, а в самой глубокой нижней части снижаются до 15–20 мкг/л. На всех станциях сохраняется равномерное распределение Хл *a* в толще воды (см. рис. 1а). В верхней части Чебоксарского водохранилища на небольшом протяжении – от плотины до г. Н. Новгород – концентрации Хл *a* такие же, как в нижней части Горьковского, и равномерно распределены по глубине. Содержание пигмента увеличивается на порядок ниже впадения крупнейшего притока Волги – р. Оки. Высокоминерализованные окисные воды, прижатые к правому берегу, прослеживаются в водохранилище на значительном расстоянии и сохраняют высокое обилие фитопланктона [17]. В волжской водной массе концентрация Хл *a* заметно ниже (30–40 мкг/л), чем в окской, хотя и возрастает вдвое по сравнению с верхним водохранилищем.

Лишь ниже впадения р. Ветлуги с приближением к плотине концентрации Хл *a* уменьшаются до 10–20 мкг/л и не превышают 10–12 мкг/л в верхнем бьефе Чебоксарской ГЭС. В водной толще нижнего участка количество Хл *a* постепенно снижается с глубиной, и только перед плотинной он равномерно распределен в столбе воды (см. рис. 1б).

Аналогичная ситуация наблюдается в Куйбышевском водохранилище. В его верхней части отмечаются такие же величины, как на приплотинном участке Чебоксарского. Содержание Хл *a* увеличивается до 18–25 мкг/л ниже впадения р. Свияги и незначительно меняется на 100-км участке до впадения второго крупнейшего волжского притока р. Камы. Ниже Камского устья и вплоть до плотины Жигулевской ГЭС количество пигмента не превышает 7–15 мкг/л и только в устье р. Усы возрастает до 23 мкг/л (см. рис. 1в). На верхнем участке Саратовского водохранилища сохраняются невысокие концентрации Хл *a* (5–8 мкг/л), которые постепенно увеличиваются до 10–15 мкг/л в средней части, достигая 20 мкг/л перед плотинной (см. рис. 1г).

На верхнем 80-км участке Волгоградского водохранилища сохраняются величины около 20 мкг/л. Они увеличиваются до 30–40 мкг/л на большом протяжении от г. Саратова до г. Камышин и снижаются до 10–15 мкг/л на нижнем 80-км участке от п. Горный Балыклей до плотины (см. рис. 1д). В толще воды Куйбышевского и Саратовского водохранилищ Хл *a* в основном распределен равномерно. Исключение составляют две русловые станции: в районе г. Новоульяновска (Куйбышевское) на разных глубинах количество Хл *a* варьирует от 8 до 13 мкг/л и против пос. Духовницкое (Саратовское) – от 14 до 20 мкг/л. В Волгоградском водохранилище такая ситуация встречается чаще: на 8 из 12 станций количество Хл *a* по глубине меняется на 30–40%, но какой-либо направленности этих изменений не прослеживается.

Для ряда станций характерен заметный перепад концентрации Хл *a* в самом верхнем метровом слое, а также в метровом слое у дна. У поверх-

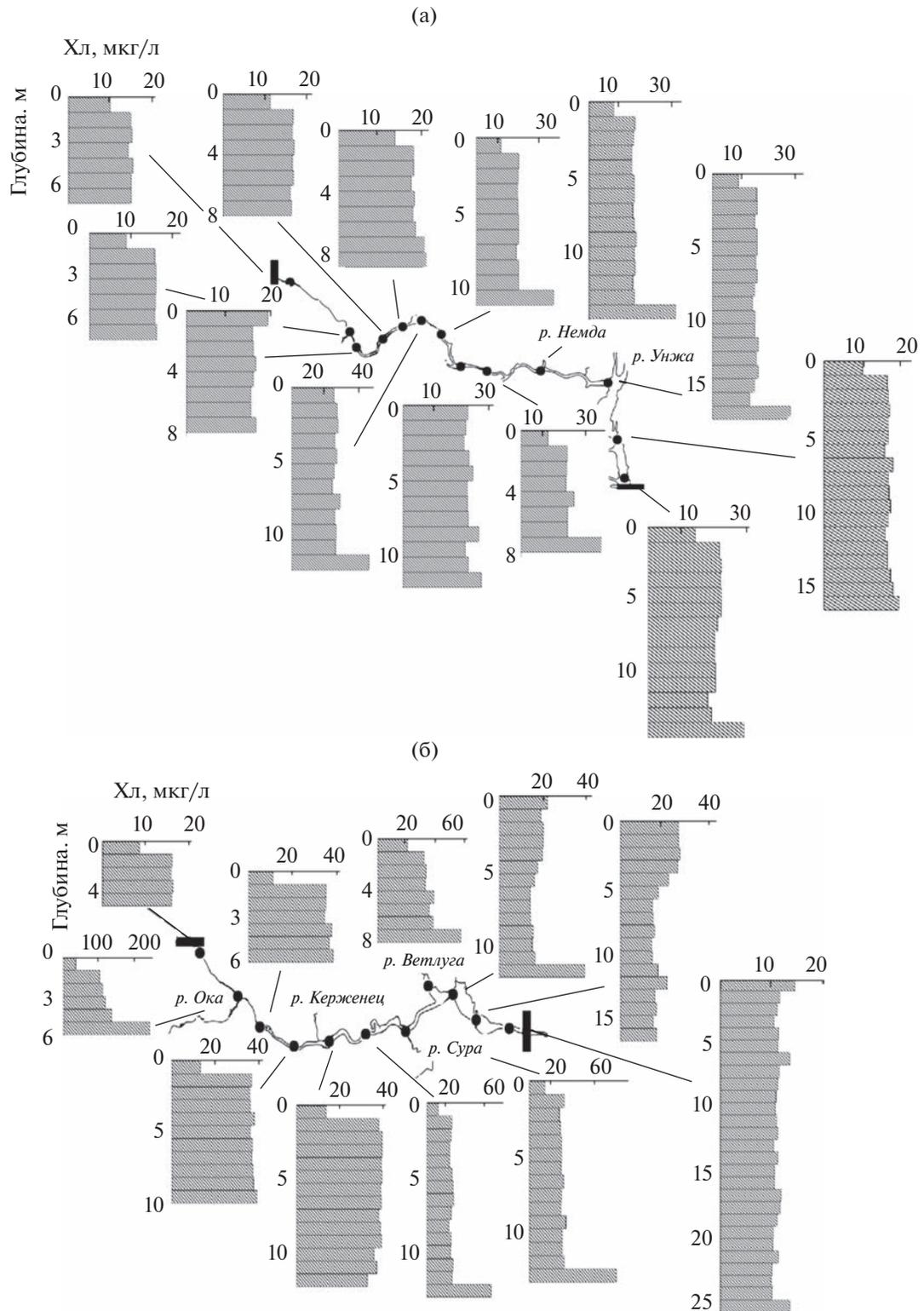


Рис. 1. Вертикальное распределение хлорофилла на станциях Горьковского (а), Чебоксарского (б), Куйбышевского (в), Саратовского (г) и Волгоградского (д) водохранилищ.

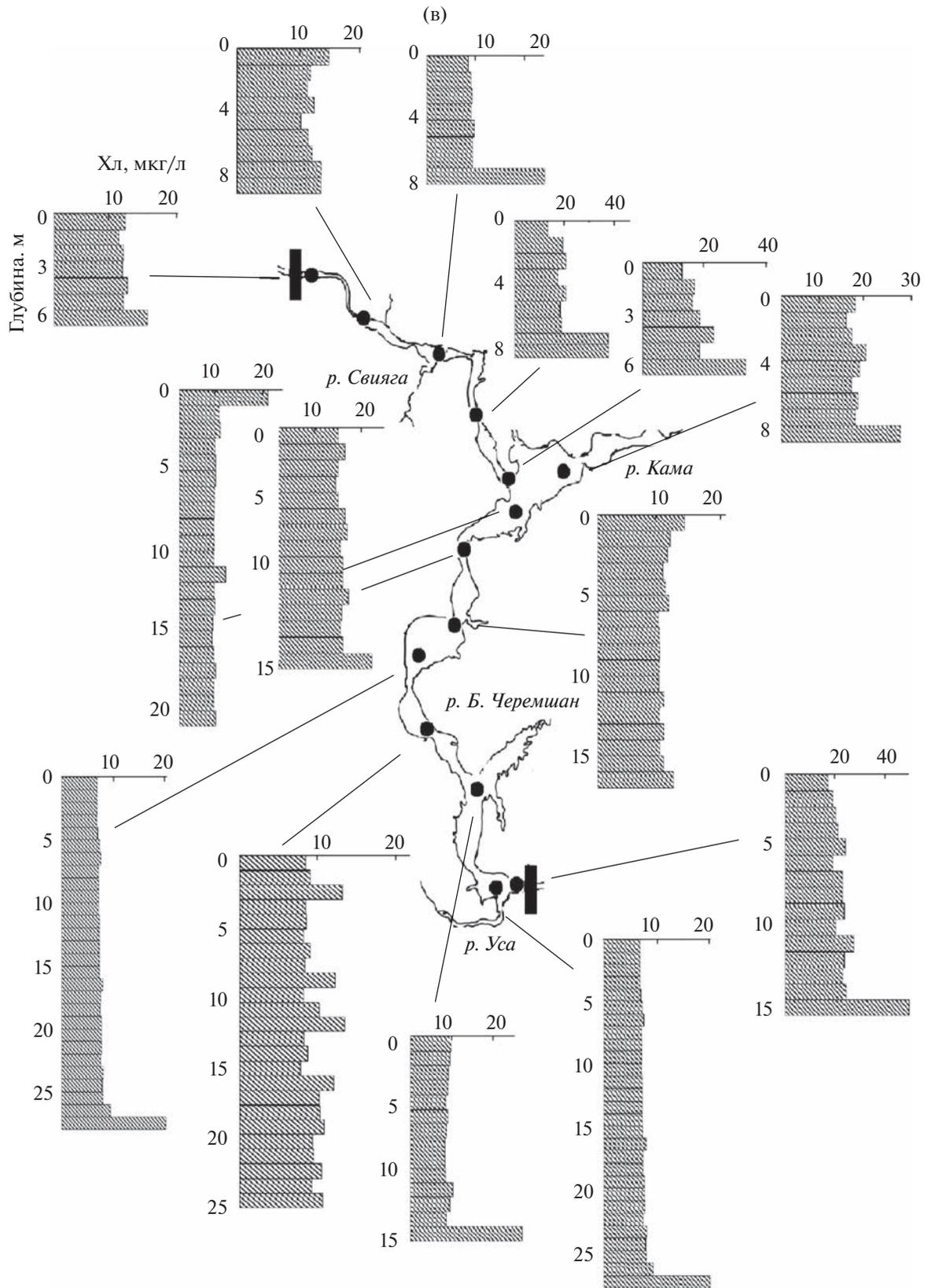


Рис. 1. Продолжение.

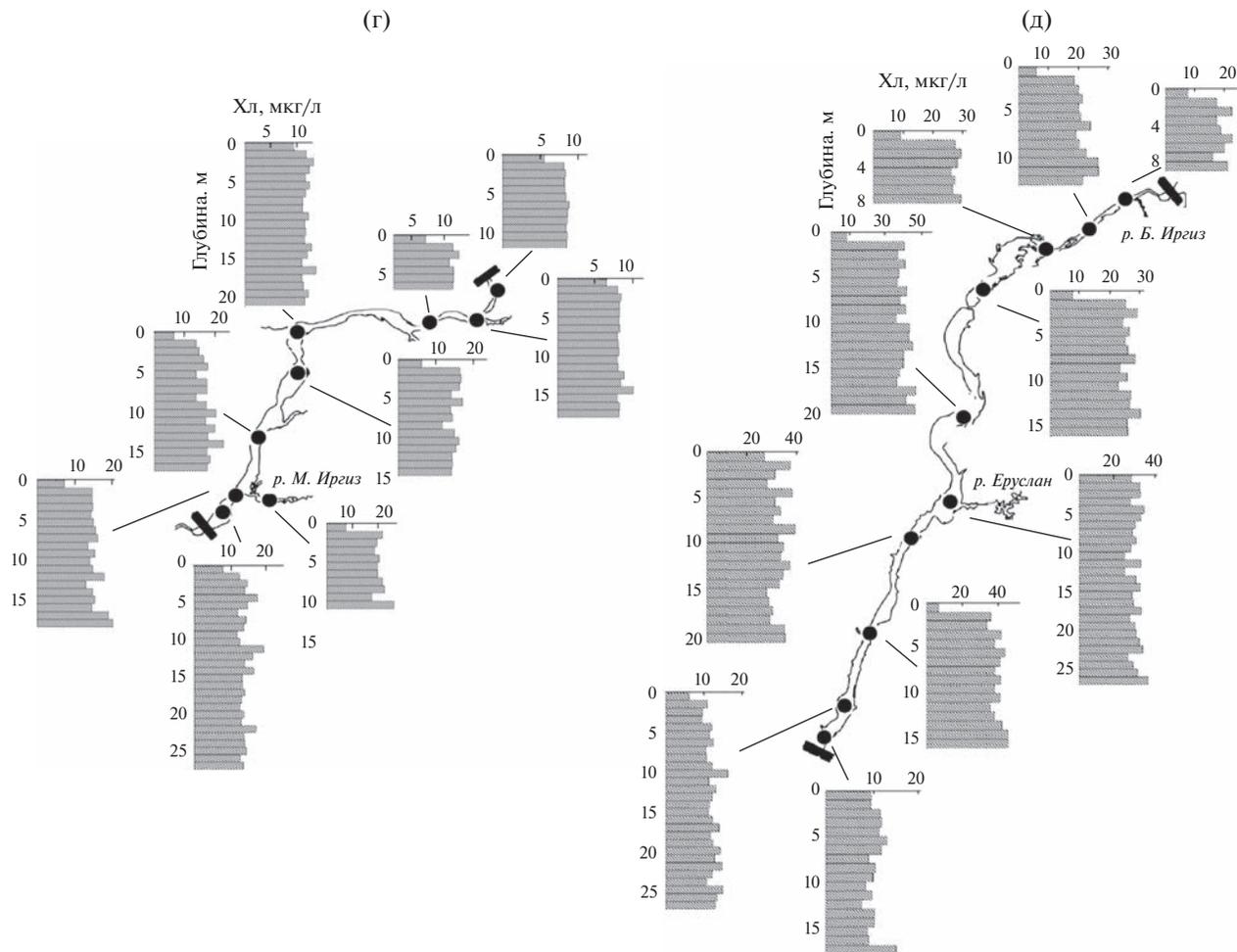


Рис. 1. Окончание.

ности отмечены наиболее низкие величины, которые увеличиваются в среднем в 1.5–2 раза на глубине 1 м, и только в Куйбышевском водохранилище эти различия не выявлены. В придонном слое Горьковского, Чебоксарского и Куйбышевского водохранилищ содержание пигмента максимально и в среднем в 1.4–1.8 раза выше, чем в метре от дна. В Саратовском и Волгоградском водохранилищах этого не наблюдается.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Фитопланктон обитает в открытой воде, для которой характерна нестабильность. Пространственная неоднородность альгоценозов играет важную роль в формировании продуктивности водных экосистем и качества водной среды. На вертикальное распределение водорослей оказывают влияние морфометрия водоема, условия перемешивания, термический и гидрооптический режимы, обеспеченность биогенным питанием, пресс зоопланктона, а также физиологические

особенности видов [14, 18–20]. Вертикальное распределение фитопланктона хорошо изучено для глубоких стратифицированных озер и морских вод, где оно связано с плотностным и температурным расслоением водной толщи [21–26].

В водохранилищах Волги при относительно небольших глубинах и повышенной гидродинамической активности плотностная и температурная стратификация наблюдается редко [2]. Подтверждением служат близкие величины абиотических показателей в поверхностном и придонном слоях воды (см. табл. 2). К особенностям волжского каскада относится и его значительная протяженность в меридиональном направлении. Зональными изменениями условий водосборного бассейна обусловлено увеличение электропроводности воды и снижение цветности в нижних водохранилищах. При этом увеличение прозрачности на Нижней Волге связано с увеличением глубины, а отмеченные в период наблюдения температурные различия — с региональными погодными условиями, из-за которых прогрев воды

в Саратовском и Волгоградском водохранилищах был ниже, чем на Средней Волге.

Содержание Хл *a* представлено широким диапазоном величин, которые типичны для летнего периода в развитии фитопланктона волжских водохранилищ [6]. Водоросли в основном равномерно распределены в водной толще, что подтверждают низкие (не более 20%) коэффициенты вариации средних концентраций Хл *a* на станциях. Наиболее вариабельно вертикальное распределение Хл *a* в замыкающем каскад Волгоградском водохранилище, которое характеризуется высокой скоростью течения и нестабильным водным режимом, меняющимся в зависимости от суммарного стока Волги [27]. Следует отметить, что распределение фитопланктона (Хл *a*) по акватории волжских водохранилищ характеризуется более высокой изменчивостью, обусловленной их морфометрическими и гидродинамическими особенностями, наличием различных водных масс, влиянием притоков [6].

Для ряда участков отмечены повышенное содержание и вариабельность Хл *a* в фотическом (0–2 м) слое, связанные с развитием синезеленых водорослей (цианопрокариот) – доминантов летнего планктона [28]. Они в массе вегетируют при достаточном прогреве воды и преобладании штормовых условий, регулируют свою плавучесть и формируют скопления в верхних слоях воды [14, 18–20]. В период исследований это в основном отмечено в Горьковском и Куйбышевском водохранилищах, для которых характерны сложная морфометрия, наличие заливов, мелководных расширений и эстуарных зон притоков. В проточных более простых по конфигурации и напоминающих реку Саратовском и Волгоградском водохранилищах, где создаются благоприятные условия для развития диатомовых водорослей, количество Хл *a* увеличивается в толще воды ниже эвфотной зоны за счет осаждения клеток и их взаимодействия с течением.

Во всех водохранилищах, а особенно часто в южных Саратовском и Волгоградском, отмечено минимальное содержание Хл *a* у поверхности и его увеличение в пределах верхнего метрового слоя. Объяснением может служить опускание водорослей с поверхности из зоны избыточной освещенности в зону с оптимальными световыми условиями, позволяющие избежать светового ингибирования фотосинтетических процессов [19]. Известно, что фитопланктон приспосабливается к меняющейся освещенности с помощью фенотипических реакций и изменений состава пигментов [29].

Еще одна особенность вертикального распределения Хл *a* – его повышенное содержание в придонной воде, чаще наблюдаемое на Средней Волге. Известно, что и жизнеспособные, и отмер-

шие клетки водорослей опускаются в глубокие слои [19], и хлорофилл может долго сохраняться в донных осадках [30]. В водохранилищах Средней Волги, где преобладают илистые отложения с повышенным содержанием Хл *a*, небольшие глубины способствуют его ресуспензии при взмучивании седиментов. Для Нижней Волги характерны песчаные отложения с более низким содержанием Хл *a*, которое не увеличивается в придонной воде из-за высокой скорости течения, препятствующей осадконакоплению [31].

Для распределения хлорофилла в основной водной толще водохранилищ Средней и Нижней Волги определенных тенденций не выявлено. В большинстве случаев распределение носит равномерный характер, и только на нижнем участке Чебоксарского водохранилища количество Хл *a* постепенно уменьшалось с глубиной. Иную картину мы наблюдали для водохранилищ Верхней Волги, где количество Хл *a* в толще воды снижалось [10]. Исходя из гидрологических особенностей водохранилищ [32, 33] следует, что снижение Хл *a* происходило плавно на неглубоких (5–7 м) верхних участках Ивановского и Угличского водохранилищ с относительно постоянными по скорости и направлению стоковыми течениями. Резкое снижение Хл *a* в толще воды наблюдалось на более глубоких (10–17 м) русловых станциях со сложной системой течений и круговоротов, взаимодействием сбросных расходов гидроузлов и стока притоков при устойчивой поперечной циркуляции вод, зависящей от направления ветра и рельефа дна. На приплотинном участке, где при изменении сбросных расходов в русловой зоне образуются волны попуска, а течения быстро возникают и прекращаются в зависимости от суточных сбросов воды, отмечено плавное снижение Хл *a* в верхних слоях воды – до 6–7 м. Изменение содержания Хл *a* по глубине в зависимости от гидрометеорологической ситуации, а также на участках с разным режимом проточности выявлено в Воткинском, Камском [11] и Павловском [12] водохранилищах.

Описанные ситуации характерны для водохранилищ Средней и Нижней Волги. В частности, для верхнего участка Саратовского водохранилища показано изменение естественного динамического режима за счет взаимодействия попусков ГЭС и вод притоков, что обуславливает краткосрочные изменения водных характеристик и их пространственную неоднородность [34]. Но, вероятно, влияние динамических процессов на распределение фитопланктона в толще воды исследованных водохранилищ нивелируется высокими скоростями течения и высокой водностью, связанной с увеличением стока Волги с севера на юг [1, 2].

Таким образом, в водохранилищах Средней и Нижней Волги на участках с разными глубинами, при повышенной гидродинамической активности, отсутствии плотностной и температурной стратификации водоросли в основном равномерно распределены в толще воды. Коэффициенты вариации средних концентраций Хл *a* на станциях не превышают 20%. Снижение содержания Хл *a* у поверхности чаще наблюдается в двух нижних водохранилищах и свидетельствует об опускании водорослей из зоны избыточной освещенности в зону с оптимальными световыми условиями. Повышенное содержание Хл *a* в придонной воде, более типичное для Средней Волги, связано с сохранением Хл *a* в донных илистых отложениях и его ресуспензией при взмучивании седиментов.

Работа выполнена в Институте биологии внутренних вод РАН в рамках государственных заданий № 121051100099-5 и 121051100104-6.

Авторы подтверждают отсутствие конфликта интересов.

Авторы подтверждают, что настоящая статья не содержит исследований с участием людей или животных в качестве объектов исследования.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Волга и ее жизнь / Ред. Буторин Н.В., Мордухай-Болтовской Ф.Д. Л.: Наука, 1978. 348 с.
2. Rivers of Europe. 2nd ed. / Eds. Tockner K., Zarfl Ch., Robinson Ch. Amsterdam: Elsevier, 2021. 942 p.
3. Буторин Н.В. Гидрологические процессы и динамика водных масс в водохранилищах волжского каскада. Л.: Наука, 1969. 319 с.
4. Литвинов А.С. Энерго- и массообмен в водохранилищах волжского каскада. Ярославль: Изд-во ЯГТУ, 2000. 83 с.
5. Экологические факторы пространственного распределения и перемещения гидробионтов / Ред. Поддубный А.Г. СПб.: Гидрометеиздат, 1993. 336 с.
6. Минеева Н.М. Растительные пигменты в воде волжских водохранилищ. М.: Наука, 2004. 156 с.
7. Винберг Г.Г. Первичная продукция водоемов. Минск: Изд-во АН БССР, 1960. 329 с.
8. Китаев С.П. Основы лимнологии для гидробиологов и ихтиологов. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2007. 395 с.
9. Структура и функционированием экосистемы Рыбинского водохранилища в начале XXI века / Ред. Лазарева В.И. М.: РАН, 2018. 456 с.
10. Минеева Н.М., Мухутдинов В.Ф. Вертикальное распределение хлорофилла в водохранилищах Верхней Волги // Биология внутренних вод. 2018. № 1. С. 19–28. [Mineeva N.M., Mukhuidinov V.F. Vertical distribution of chlorophyll in the Upper Volga reservoirs // Inland Water Biology. 2018. V. 11, № 1. P. 13–20. <https://doi.org/10.1134/S1995082918010111>]
11. Беляева П.Г. Вертикальное распределение растительных пигментов в водохранилищах Средней Камы // Современные проблемы водохранилищ и их водосборов: Труды VII Всерос. науч.-практич. конф. с междунар. участием. Пермь: Пермский гос. национальный исследовательский ун-т, 2019. С. 50–55.
12. Мухутдинов В.Ф. Вертикальное распределение хлорофилла, оценка трофического статуса и качество воды Павловского водохранилища в летнюю межень 2019 года // Современные проблемы водохранилищ и их водосборов: Труды VIII Всерос. науч.-практич. конф. с междунар. участием. Пермь: Пермский гос. национальный исследовательский ун-т, 2021. С. 519–524.
13. Gregor J., Maršálek B. Freshwater phytoplankton quantification by chlorophyll *a*: a comparative study of in vitro, in vivo and in situ methods // Water Research. 2004. V. 38. № 3. P. 517–522.
14. Moreno-Ostos E., Cruz-Pizarro L., Basanta A., George D.G. The influence of wind-induced mixing on the vertical distribution of buoyant and sinking phytoplankton species // Aquat. Ecol. 2009. V. 43. P. 271–284.
15. Rolland A., Rimet F., Jacquet S. A two-year survey of phytoplankton in the Marne Reservoir (France): A case study to validate the use of an in situ spectrofluorometer by comparison with algal taxonomy and chlorophyll *a* measurement // Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems. 2010. V. 398. № 02. P. 1–19. (Open Access: <http://www.kmae-journal.org>)
16. Минеева Н.М., Семадени И.В., Макарова О.С. Содержание хлорофилла и современное трофическое состояние водохранилищ р. Волги (2017–2018 гг.) // Биология внутренних вод. 2020. № 2. С. 205–208. [Mineeva N.M., Semadeny I.V., Makarova O.S. Chlorophyll content and the modern trophic state of the Volga river reservoirs (2017–2018) // Inland Water Biology. 2020. V. 13. № 2. P. 327–330. <https://doi.org/10.1134/S199508292002008X>]
17. Минеева Н.М., Литвинов А.С., Степанова И.Э., Кочеткова М.Ю. Содержание хлорофилла и факторы его пространственного распределения в водохранилищах Средней Волги // Биология внутренних вод. 2008. № 1. С. 68–77.
18. Moreno-Ostos E., Cruz-Pizarro L., Basanta A., George D.G. The spatial distribution of different phytoplankton functional groups in a Mediterranean reservoir // Aquat. Ecol. 2008. V. 42. P. 115–128.
19. Reynolds C.S. The ecology of phytoplankton. Cambridge: University Press, 2006. 534 p.
20. Lofton M., Leach T.H., Beisner B., Carey C. Relative importance of top-down vs. bottom-up control of lake phytoplankton vertical distributions varies among fluorescence-based spectral groups // Limnology and Oceanography. 2020. V. 65. Is. 10. P. 2485–2501. <https://doi.org/10.1002/lno.11465>
21. Scofield A., Watkins J., Osantowski E., Rudstam L. Deep chlorophyll maxima across a trophic state gradient: A case study in the Laurentian Great Lakes // Limnology and Oceanography. 2020. V. 65. Is. 10. P. 2460–2484. <https://doi.org/10.1002/lno.11464>
22. Финенко З.З., Чурилова Т.Я., Ли Р.И. Вертикальное распределение хлорофилла и флуоресценции в Черном море // Морской экологич. журн. 2005. Т. 4. № 1. С. 15–45.

23. *Кириллова Т.В.* Вертикальное распределение и межгодовая динамика пигментных характеристик фитопланктона Телецкого озера // Мир науки, культуры, образования. 2008. № 1 (8). С. 4–8.
24. *Котовицков А.В., Кириллова Т.В.* Пространственная неоднородность и динамика пигментных характеристик фитопланктона гипергалинного озера Большое Яровое // Мир науки, культуры, образования. 2011. № 6 (31). С. 422–428.
25. *Fietz S., Kobanova G., Izmet'eva L., Nicklisch A.* Regional, vertical and seasonal distribution of phytoplankton and photosynthetic pigments in Lake Baikal // J. Plankton Rerearch. 2005. V. 27. № 8. P. 793–810.
26. *Hamilton D.P., O'Brien K.R., Burford M.A. et al.* Vertical distributions of chlorophyll in deep, warm monomictic lakes // Aquatic Sciences. 2010. V. 72. P. 295–307.
27. *Паутова В.Н., Номоконова В.И.* Динамика фитопланктона Нижней Волги – от реки к каскаду водохранилищ. Тольятти: ИЭВБ РАН, 2001. 279 с.
28. *Корнева Л.Г.* Фитопланктон водохранилищ бассейна Волги. Кострома : Костромской печатный дом, 2015. 284 с.
29. *Girdner S., Mack J., Buktenica M.* Impact of nutrients on photoacclimation of phytoplankton in an oligotrophic lake measured with long-term and high-frequency data: implications for chlorophyll as an estimate of phytoplankton biomass // Hydrobiologia. 2020. V. 847. P. 1817–1830. <https://doi.org/10.1007/s10750-020-04213-1>
30. *Сигарева Л.Е.* Хлорофилл в донных отложениях волжских водоемов. М.: Тов-во научн. изд. КМК, 2012. 217 с.
31. *Сигарева Л.Е., Тимофеева Н.А.* Содержание растительных пигментов в донных отложениях водохранилищ Волги // Труды ИБВВ РАН. 2018. Вып. 81 (84). С. 105–114.
32. *Поддубный С.А., Герасимов Ю.В., Новиков Д.А.* Структура течений и распределение рыб в речных плесах верхневолжских водохранилищ // Биология внутренних вод. 2003. №. 1. С. 89–98.
33. Экологические проблемы Верхней Волги / Ред. Копылов А.И. Ярославль: ЯГТУ, 2001. 427 с.
34. *Рахуба А.В.* Суточная изменчивость качества вод водохранилища в зоне неустановившегося динамического режима // Водное хозяйство России: проблемы, технологии, управление. 2009. № 2. С. 15–25.

ОЦЕНКА ДОЛГОВРЕМЕННОЙ ДИНАМИКИ ОРНИТОФАУНЫ СЕВЕРА ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

© 2023 г. М. Г. Головатин*

Институт экологии растений и животных УрО РАН, Россия 620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202

**e-mail: golovatin@ipae.uran.ru*

Поступила в редакцию 28.10.2022 г.

После доработки 23.11.2022 г.

Принята к публикации 25.11.2022 г.

Проанализированы изменения орнитофауны трех крупных областей севера ЯНАО: Нижнее Приобье, пойма Нижней Оби и п-ов Ямал, за период более 60 лет. Анализ основан на относительных оценках численности видов по 4-балльной шкале, учитывали также случаи существенного сдвига ареалов. Показано, что орнитофауны в долговременном аспекте – высоко динамичные образования, процесс изменений носит перманентный характер. Масштаб его – около половины видового состава в течение 60 лет, а их направленность различна в разных районах и зависит от степени антропогенного преобразования территории. В районах с относительно низким антропогенным воздействием (Нижнее Приобье и пойма Оби) преобладали положительные тенденции, преимущественно выраженные в появлении новых видов. Особенно много их (более 25% современного видового состава) было в пойме Оби, что указывает на канализированность процесса проникновения новых видов на север. На п-ве Ямал, где велико антропогенное воздействие, связанное с перевыпасом домашних северных оленей, преобладают отрицательные тенденции в виде сокращения численности типичных тундровых видов.

Ключевые слова: орнитофауна, север Западной Сибири, долговременная динамика, биоразнообразие

DOI: 10.31857/S0367059723020051, **EDN:** MXNGIY

Фаунистические перестройки вследствие долговременных изменений границ ареалов и численности видов носят перманентный характер, что вполне очевидно при изучении фауны какой-либо местности в течение продолжительного времени [1, 2]. При этом чаще всего речь идет о появлении или исчезновении видов в составе фауны, т.е. о качественных ее изменениях. Количественные изменения освещаются значительно реже, хотя они не менее важны, так как ведут и к структурным перестройкам сообществ, и к изменению биоразнообразия в целом. Причина этого понятна: чтобы уловить выраженный тренд увеличения или снижения численности видов и отличить их от циклических краткосрочных колебаний, нужны более трудоемкие количественные, хотя бы приближенные оценки в течение долгого времени. Территорий, для которых имеются подобные оценки, не так много. В отношении орнитофауны Северной Евразии один из таких регионов – п-ов Ямал и низовья Оби [3, 4]. Полученные в разное время материалы для отдельных частей региона – Ямала, Нижнего Приобья и поймы Нижней Оби – были обобщены в фаунистических сводках ([5–12] и др.). Проанализированы качественные изменения орнитофауны к середине 1960-х [5], 1970-х

[6], и к началу 2000-х гг. [12–14]. Данные о Ямале вошли в недавно выполненное исследование трендов изменений численности отдельных групп птиц арктической области в целом [15]. Однако анализ перестройки орнитофауны региона с учетом долговременных количественных изменений всего видового состава отсутствует. Цель настоящей работы – сделать такой анализ. Наряду со сведениями, полученными исследователями прежних лет, анализируются собственные наблюдения за период 40 лет.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В анализ включены все гнездящиеся или регулярно пребывавшие в сезон размножения в регионе виды и некоторые подвиды птиц. В работе используется таксономическое деление в соответствии со “Списком птиц Российской Федерации” [16]. Случаи единичных залетов не рассматриваются. Скептические рассуждения о регистрации скрытных, малочисленных и мелких видов за счет увеличения интенсивности орнитологических исследований, а не действительного изменения состава фауны в отношении рассматриваемого региона не обоснованы, как и других районов, где

исследования проводятся постоянно и долгое время [1].

Весь рассматриваемый регион был разделен на три части: Нижнее Приобье — левобережье Оби до Полярного Урала и от южных границ ЯНАО до п-ова Ямал (для правобережья Оби мало сравнительных данных); пойма Оби — от границ округа до устья; полуостров Ямал — в пределах границ, выявленных методами географического районирования [17], т.е. граница с материком практически по прямой от устьевого створа р. Байдараты до сужения русла р. Оби в створе мыса Салемал. Временной период был также разделен на три отрезка: до 1980 г., 1981–2000 гг. и после 2000 г.

В работе использованы относительные оценки численности видов, что отвечает специфике и методическим особенностям фаунистического исследования [18]. При этом виды считаются равнозначными объектами, и соответственно рассматривается не стандартное относительное доминирование их между собой, а относительная численность каждого отдельного вида. Оценку численности проводили по 4-балльной шкале (единично, мало, средне, много), что позволяет нивелировать различия результатов учетов по разным методикам, разными специалистами, а также краткосрочные колебания численности, вместе с тем сохраняя представление об обилии вида.

Существует целый ряд птиц, которые в регионе всегда малочисленны. Результаты учета таких видов очень сильно зависят от случайных моментов, и соответственно может возникнуть иллюзия существенного изменения численности, что в свою очередь может внести искажения в общую оценку изменений фауны. Во избежание этого при присвоении виду того или иного балла ориентировались на численность вида не только в рассматриваемом регионе, но и в других частях видового ареала. Например, обилие хрустана *Eudromias morinellus* на Ямале можно оценить в 1 балл по сравнению с Полярным Уралом, где его плотность значительно выше (4 балла). Локальные увеличения или уменьшения плотности на полуострове по результатам учета даже в 2 раза нельзя рассматривать как существенные изменения, так как численность вида можно по-прежнему оценивать как единичное пребывание, а фиксируемые локальные изменения могут быть легко объяснены случайным обнаружением отдельных птиц.

Кроме численности, при присвоении балла учитывали существенные изменения ареала вида. Например, показатели численности беренгийской желтой трясогузки *Motacilla tschutschensis* на Ямале можно определить как средние (3 балла) по сравнению с Нижним Приобьем, где этот вид многочислен (4 балла). Однако в последние годы вид резко расширил границу ареала на север и достиг арктической тундры [19]. Соответственно

ему был присвоен 4-й балл для этого временного отрезка.

Для определения степени изменения фауны во времени, а также фаунистического сходства рассматриваемых частей региона использовали индекс общности в виде $2\sum \min(n_{ij}, n_{ik}) / (\sum n_{ij} + \sum n_{ik})$, где n_i — показатель численности i -го вида сравниваемых j -го и k -го наборов видов. Этот индекс рассматривается как наиболее естественный способ выражения общности по обилию [18].

Для определения того, насколько существенно изменилась фауна во времени, использовали критерий знаков [20]. При парном сравнении определяли количество видов, у которых произошли любые изменения численности — не важно, в большую или меньшую сторону. По числу этих отклонений оценивали степень значимости общего изменения фауны.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Балльные оценки численности видов в разных частях рассматриваемого региона и разные временные периоды приведены в табл. 1. Оценка степени сходства орнитофаун в отдельных районах региона (табл. 2) показывает, что они представляют собой хорошо отличающиеся друг от друга фаунистические комплексы. Это вполне понятно, если учесть, что территории имеют различный ландшафтный облик: Нижнее Приобье — северная тайга в сочетании с открытыми моховыми болотами, пойма Оби — соры и заливные луга в сочетании с зарослями ивняков, п-ов Ямал — тундры и болота в сочетании с кустарниками. Следовательно, вполне правомочно отслеживать происходящие изменения в этих комплексах отдельно. Соответствующие показатели сходства между их орнитофаунами в разные периоды приведены в табл. 3.

В Нижнем Приобье в 1981–2000 гг. по сравнению с предыдущими годами выраженные отрицательные тенденции затронули 10 видов, положительные — 13, что составляет суммарно около 22% видового состава. При этом исчезли 6 видов, появились 10. По критерию знаков такие изменения не являются существенными (23 при $n = 114$). В дальнейшем, после 2000 г., отрицательные тенденции проявились у 19 и положительные у 19 видов, суммарно около трети общего числа видов (35%). Исчезли 7, появились 11 видов. И эти изменения, судя по критерию знаков, можно рассматривать как незначительные (38 при $n = 119$). Однако если рассматривать весь период в целом, то изменениями оказывается затронута почти половина видов: отрицательные тенденции — у 25, включая полное исчезновение 12 видов, положительные — у 28 вместе с появлением 20 видов. Та-

Таблица 1. Оценки численности видов в разных частях региона (Нижнее Приобье, пойма Нижней Оби, п-ов Ямал) в разные временные периоды (1 – до 1980 г.; 2 – 1981–2000 гг.; 3 – после 2000 г.)

Вид	Ниж. Приобье			Пойма Ниж. Оби			Ямал		
	1	2	3	1	2	3	1	2	3
Краснозобая гагара <i>Gavia stellata</i>	1	1	1	1	1	1	4	4	4
Чернозобая гагара <i>G. arctica</i>	4	4	4	4	4	4	4	4	4
Белоклювая гагара <i>G. adamsii</i>	—	—	—	—	—	—	1	1	1
Красношейная поганка <i>Podiceps auritus</i>	1	1	—	4	4	1	1	1	—
Черная казарка <i>Branta bernicla</i>	—	—	—	—	—	—	1	1	1
Краснозобая казарка <i>B. ruficollis</i>	—	—	—	—	—	—	3	4	4
Серый гусь <i>Anser anser</i>	—	—	—	1	—	—	—	—	—
Белолобый гусь <i>A. albifrons</i>	—	—	—	—	—	—	4	4	3
Пискулька <i>A. erythropus</i>	4	2	1	—	—	—	3	2	2
Таежный гуменник <i>A. fabalis fabalis</i>	4	4	1	—	—	—	—	—	—
Тундровый гуменник <i>A. f. rossicus</i>	—	—	—	—	—	—	4	3	2
Лебедь-шипун <i>Cygnus olor</i>	—	—	—	—	—	1	—	—	—
Лебедь-кликун <i>C. cygnus</i>	2	2	2	4	4	4	1	1	1
Малый лебедь <i>C. bewickii</i>	—	—	—	—	—	—	4	2	4
Кряква <i>Anas platyrhynchos</i>	—	—	1	1	2	3	—	—	—
Чирок-свистунок <i>A. crecca</i>	4	4	4	4	4	4	3	3	3
Связь <i>A. penelope</i>	4	4	4	4	4	4	2	2	2
Шилохвость <i>A. acuta</i>	4	4	4	4	4	4	3	3	3
Чирок-трескунок <i>A. querquedula</i>	—	—	—	3	3	3	—	—	—
Широконоска <i>A. clypeata</i>	1	1	1	4	4	4	1	1	1
Красноголовый нырок <i>Aythya ferina</i>	—	—	—	1	2	2	—	—	—
Хохлатая чернеть <i>A. fuligula</i>	3	3	3	4	4	3	1	1	1
Морская чернеть <i>A. marila</i>	—	—	—	—	—	—	4	3	3
Морянка <i>Clangula hyemalis</i>	2	2	1	2	2	1	4	4	2
Гоголь <i>Vucephala clangula</i>	4	4	4	1	1	1	1	1	1
Обыкновенная гага <i>Somateria mollissima</i>	—	—	—	—	—	—	—	1	1
Гага-гребенушка <i>S. spectabilis</i>	—	—	—	—	—	—	4	4	3
Сибирская гага <i>Polysticta stelleri</i>	—	—	—	—	—	—	1	1	1
Синья <i>Melanitta nigra</i>	4	4	2	3	3	1	3	3	1
Турпан <i>M. fusca</i>	—	—	—	1	1	1	3	2	1
Луток <i>Mergus albellus</i>	4	4	4	1	1	1	1	1	1
Длинноносый крохаль <i>M. serrator</i>	4	4	4	1	1	1	1	1	1
Большой крохаль <i>M. merganser</i>	4	4	3	1	1	1	1	1	1
Скопа <i>Pandion haliaetus</i>	—	—	—	1	—	—	—	—	—
Полевой лунь <i>Circus cyaneus</i>	2	2	1	2	2	1	2	2	1
Степной лунь <i>C. macrourus</i>	—	—	1	—	—	2	—	1	2
Тетеревятник <i>Accipiter gentilis</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Перепелятник <i>A. nisus</i>	1	1	1	—	—	—	—	—	—
Мохноногий канюк <i>Buteo lagopus</i>	1	1	—	—	—	1	4	4	2
Беркут <i>Aquila chrysaetos</i>	2	1	1	—	—	—	1	1	1
Орлан-белохвост <i>Haliaeetus albicilla</i>	4	4	4	4	4	4	2	2	3
Кречет <i>Falco rusticolus</i>	—	—	—	—	—	—	2	2	4
Сапсан <i>F. peregrinus</i>	—	—	—	—	—	—	4	4	4
Чеглок <i>F. subbuteo</i>	—	1	1	—	1	1	—	—	—
Дербник <i>F. columbarius</i>	4	4	4	3	3	3	3	3	3
Обыкновенная пустельга <i>F. tinnunculus</i>	—	1	1	—	—	—	—	—	—
Белая куропатка <i>Lagopus lagopus</i>	4	4	4	2	2	2	4	4	3
Тундряная куропатка <i>L. mutus</i>	—	—	—	—	—	—	1	1	1
Тетерев <i>Lyrurus tetrix</i>	2	2	4	—	—	1	—	—	—
Глухарь <i>Tetrao urogallus</i>	4	4	4	1	1	1	1	—	—

Таблица 1. Продолжение

Вид	Ниж. Приобье			Пойма Ниж. Оби			Ямал		
	1	2	3	1	2	3	1	2	3
Рябчик <i>Tetrastes bonasia</i>	1	1	2	—	—	—	—	—	—
Серый журавль <i>Grus grus</i>	—	—	—	1	—	—	—	—	—
Погоньш <i>Porzana porzana</i>	—	—	—	3	1	1	—	—	—
Тулес <i>Pluvialis squatarola</i>	—	—	—	—	—	—	4	4	3
Бурокрылая ржанка <i>P. fulva</i>	—	—	—	—	—	—	1	1	1
Золотистая ржанка <i>P. apricaria</i>	2	2	2	—	—	—	4	4	3
Галстучник <i>Charadrius hiaticula</i>	—	—	—	—	—	—	2	3	4
Малый зук <i>Ch. dubius</i>	—	—	1	1	1	1	—	—	—
Хрустан <i>Eudromias morinellus</i>	1	—	—	—	—	—	1	1	1
Чибис <i>Vanellus vanellus</i>	—	—	—	1	2	2	—	—	—
Камнешарка <i>Arenaria interpres</i>	—	—	—	—	—	—	1	1	1
Кулик-сорока <i>Haematopus ostralegus</i>	—	—	—	4	4	4	—	—	—
Черныш <i>Tringa ochropus</i>	1	1	1	—	1	1	—	—	—
Фифи <i>T. glareola</i>	4	4	4	4	4	3	3	4	4
Большой улит <i>T. nebularia</i>	4	4	4	3	3	2	—	—	—
Щеголь <i>T. erythropus</i>	1	1	1	—	—	—	1	1	1
Перевозчик <i>Actitis hypoleucos</i>	4	4	4	—	1	1	1	1	1
Мородунка <i>Xenus cinereus</i>	3	3	3	4	4	4	2	2	3
Плосконосый плавунчик <i>Phalaropus fulicarius</i>	—	—	—	—	—	—	1	1	1
Круглоносый плавунчик <i>Ph. lobatus</i>	—	—	—	1	1	1	4	4	4
Турухтан <i>Philomachus pugnax</i>	2	2	1	3	3	2	4	4	2
Кулик-воробей <i>Calidris minuta</i>	—	—	—	—	—	—	4	4	3
Белохвостый песочник <i>C. temminckii</i>	—	—	—	—	—	1	4	4	4
Краснозобик <i>C. ferruginea</i>	—	—	—	—	—	—	1	1	1
Чернозобик <i>C. alpina</i>	—	—	—	—	—	—	4	3	2
Дутьш <i>C. melanotos</i>	—	—	—	—	—	—	1	1	1
Гаршнеп <i>Limnocyptes minimus</i>	4	4	4	3	3	2	4	4	3
Бекас <i>Gallinago gallinago</i>	3	3	3	4	4	3	3	3	2
Азиатский бекас <i>G. stenura</i>	2	2	2	1	1	1	3	3	2
Дупель <i>G. media</i>	2	1	—	1	1	—	4	1	—
Вальдшнеп <i>Scolopax rusticola</i>	—	—	2	—	—	—	—	—	—
Большой кроншнеп <i>Numenius arquata</i>	—	—	—	3	1	1	—	—	—
Средний кроншнеп <i>N. phaeopus</i>	4	4	4	—	—	—	2	3	3
Большой веретенник <i>Limosa limosa</i>	—	1	4	—	2	4	—	—	—
Малый веретенник <i>L. lapponica</i>	1	2	2	—	—	—	4	4	3
Средний поморник <i>Stercorarius pomarinus</i>	—	—	—	—	—	—	4	3	1
Короткохвостый поморник <i>S. parasiticus</i>	—	—	—	—	—	—	4	4	3
Длиннохвостый поморник <i>S. longicaudus</i>	—	—	—	—	—	—	4	3	2
Малая чайка <i>Larus minutus</i>	—	—	—	4	4	4	—	—	—
Озерная чайка <i>L. ridibundus</i>	—	—	1	4	4	4	—	—	—
Халей <i>L. heuglini</i>	—	—	—	2	2	2	4	4	4
Бургомистр <i>L. hyperboreus</i>	—	—	—	—	—	—	4	4	4
Сизая чайка <i>L. canus</i>	4	4	4	2	2	2	1	1	1
Белокрылая крачка <i>Chlidonias leucopterus</i>	—	—	—	—	—	1	—	—	—
Речная крачка <i>Sterna hirundo hirundo</i>	3	3	3	4	4	4	—	—	—
Речная крачка <i>Sterna h. minussensis</i>	—	—	1	—	—	3	—	—	—
Полярная крачка <i>S. paradisaea</i>	3	3	3	2	2	2	4	4	4
Сизый голубь <i>Columba livia</i>	—	—	3	—	—	—	—	—	—
Обыкновенная кукушка <i>Cuculus canorus</i>	4	4	4	3	2	2	1	1	1
Глухая кукушка <i>C. optatus</i>	1	1	1	1	1	1	—	—	—
Белая сова <i>Nyctea scandiaca</i>	—	—	—	—	—	—	4	2	1

Таблица 1. Продолжение

Вид	Ниж. Приобье			Пойма Ниж. Оби			Ямал		
	1	2	3	1	2	3	1	2	3
Болотная сова <i>Asio flammeus</i>	4	4	4	3	3	3	2	2	1
Мохноногий сыч <i>Aegolius funereus</i>	—	—	1	—	—	—	—	—	—
Ястребиная сова <i>Surnia ulula</i>	2	2	2	—	—	—	1	1	1
Вертишейка <i>Jynx torquilla</i>	—	—	—	—	—	1	—	—	—
Желна <i>Dryocopus martius</i>	1	1	1	—	—	—	—	—	—
Большой пестрый дятел <i>Dendrocopos major</i>	1	1	1	2	2	3	—	—	—
Малый пестрый дятел <i>D. minor</i>	1	1	—	1	1	1	—	—	—
Трехпалый дятел <i>Picoides tridactylus</i>	2	2	2	2	2	2	1	1	1
Береговушка <i>Riparia riparia</i>	1	1	1	4	4	4	3	3	3
Деревенская ласточка <i>Hirundo rustica</i>	—	—	—	—	1	—	—	—	—
Рогатый жаворонок <i>Eremophila alpestris</i>	—	—	—	—	—	—	4	3	3
Полевой жаворонок <i>Alauda arvensis</i>	1	—	—	1	—	—	1	—	—
Пятнистый конек <i>Anthus hodgsoni</i>	—	2	3	—	—	1	—	—	—
Сибирский конек <i>A. gustavi</i>	—	—	—	1	1	2	1	1	3
Луговой конек <i>A. pratensis</i>	4	4	4	—	—	—	3	3	3
Краснозобый конек <i>A. cervinus</i>	3	3	2	—	—	1	4	4	3
Желтая трясогузка <i>Motacilla flava flava (bema)</i>	—	—	—	—	—	1	—	—	—
Беренгийская ж. трясогузка <i>M. tschutschensis</i>	4	4	4	2	2	2	3	3	4
Желтоголовая трясогузка <i>M. citreola</i>	1	1	1	2	1	1	2	3	4
Горная трясогузка <i>M. cinerea</i>	1	—	—	—	—	—	—	—	—
Белая трясогузка <i>M. alba</i>	4	4	4	3	3	3	4	4	4
Серый сорокопут <i>Lanius excubitor</i>	1	1	1	—	—	1	2	1	1
Обыкновенный скворец <i>Sturnus vulgaris</i>	1	—	—	—	—	—	—	—	—
Кукша <i>Perisoreus infaustus</i>	3	3	3	—	—	—	—	—	—
Сорока <i>Pica pica</i>	1	2	2	1	1	1	—	—	—
Кедровка <i>Nucifraga caryocatactes</i>	2	2	2	1	1	1	—	—	—
Грач <i>Corvus frugilegus</i>	—	—	—	1	—	—	—	—	—
Серая ворона <i>C. cornix</i>	2	2	2	4	4	4	1	1	2
Ворон <i>C. corax</i>	1	1	1	—	1	1	1	1	2
Свиристель <i>Bombycilla garrulus</i>	4	4	4	4	4	4	1	1	1
Сибирская завирушка <i>Prunella montanella</i>	—	1	1	—	—	—	2	2	2
Черногорлая завирушка <i>P. atrogularis</i>	1	1	—	—	—	—	—	—	—
Пятнистый сверчок <i>Locustella lanceolata</i>	—	—	—	—	1	1	—	—	—
Садовая камышевка <i>Acrocephalus dumetorum</i>	—	—	—	—	—	1	—	—	—
Камышевка-барсучок <i>A. schoenobaenus</i>	2	2	2	4	4	4	3	3	3
Славка-завирушка <i>Sylvia curruca</i>	2	2	2	2	2	2	1	1	1
Пеночка-весничка <i>Phylloscopus trochilus</i>	4	4	4	4	4	4	4	4	4
Пеночка-теньковка <i>Ph. collybita</i>	3	3	3	3	3	3	3	3	3
Пеночка-таловка <i>Ph. borealis</i>	4	4	4	4	4	4	1	1	1
Зеленая пеночка <i>Ph. trochiloides</i>	—	1	1	—	—	1	—	—	—
Пеночка-зарничка <i>Ph. inornatus</i>	1	1	1	—	—	1	1	1	1
Мухоловка-пеструшка <i>Ficedula hypoleuca</i>	—	—	—	—	1	2	—	—	—
Малая мухоловка <i>F. parva</i>	—	1	1	—	—	1	—	1	—
Серая мухоловка <i>Muscicapa striata</i>	—	1	—	—	—	1	—	—	—
Черноголовый чекан <i>Saxicola torquata</i>	2	2	2	1	1	1	—	—	—
Обыкновенная каменка <i>Oenanthe oenanthe</i>	1	1	1	1	1	1	1	2	3
Обыкновенная горихвостка <i>Ph. phoenicurus</i>	1	2	2	—	2	2	1	1	1
Варакушка <i>Luscinia svecica</i>	2	2	2	3	2	2	4	4	4
Синехвостка <i>Tarsiger cyanurus</i>	4	4	4	—	—	—	—	—	—
Чернозобый дрозд <i>Turdus atrogularis</i>	2	2	2	—	—	1	—	—	—
Дрозд Науманна <i>T. naumanni</i>	1	—	—	—	—	—	—	—	—

Таблица 1. Окончание

Вид	Ниж. Приобье			Пойма Ниж. Оби			Ямал		
	1	2	3	1	2	3	1	2	3
Рябинник <i>T. pilaris</i>	4	4	4	2	3	3	1	1	2
Белобровик <i>T. iliacus</i>	4	4	4	4	4	4	4	4	4
Певчий дрозд <i>T. philomelos</i>	1	1	2	—	—	—	—	—	—
Ополовник <i>Aegithalos caudatus</i>	—	—	1	—	—	1	—	—	—
Пухляк <i>Parus montanus</i>	—	1	2	—	1	2	—	—	—
Сероголовая гаичка <i>P. cinctus</i>	3	3	3	—	1	1	1	1	1
Большая синица <i>P. major</i>	1	1	1	—	—	—	—	—	—
Обыкновенный поползень <i>Sitta europaea</i>	—	—	1	—	—	1	—	—	—
Домовый воробей <i>Passer domesticus</i>	4	4	3	3	3	3	1	1	1
Полевой воробей <i>P. montanus</i>	2	2	1	2	2	1	1	2	1
Зяблик <i>Fringilla coelebs</i>	—	1	1	—	1	1	—	—	—
Юрок <i>F. montifringilla</i>	4	4	4	4	4	4	3	3	4
Обыкновенная чечетка <i>Acanthis flammea</i>	4	4	4	2	2	2	4	4	4
Обыкновенная чечевица <i>Carpodacus erythrinus</i>	1	1	1	2	1	1	1	1	1
Щур <i>Pinicola enucleator</i>	4	4	3	—	—	—	1	1	1
Клест-еловик <i>Loxia curvirostra</i>	1	1	2	1	1	1	—	—	—
Белокрылый клест <i>L. leucoptera</i>	2	2	2	1	1	1	1	1	1
Обыкновенный снегирь <i>Pyrrhula pyrrhula</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Обыкновенная овсянка <i>Emberiza citrinella</i>	—	—	—	1	1	1	—	—	—
Камышовая овсянка <i>Schoeniclus schoeniclus</i>	2	2	2	4	4	4	2	2	2
Полярная овсянка <i>S. pallasi</i>	1	1	2	—	—	—	2	3	3
Овсянка-ремез <i>Ocyris rusticus</i>	1	1	—	—	—	—	—	—	—
Овсянка-крошка <i>O. pusillus</i>	4	4	4	3	3	3	3	3	3
Дубровник <i>O. aureolus</i>	1	—	—	3	—	—	—	—	—
Подорожник <i>Calcarius lapponicus</i>	3	2	1	—	—	—	4	4	2
Пуночка <i>Plectrophenax nivalis</i>	—	—	1	—	—	—	2	4	4
Число видов	104	108	112	87	93	111	112	113	110

Таблица 2. Величина индекса сходства орнитофаун Нижнего Приобья, поймы Нижней Оби и п-ова Ямал между собой в разные временные периоды: до 1980 г., 1981–2000 гг. и после 2000 г.

Части региона	До 1980 г.		1981–2000 гг.		После 2000 г.	
	Пойма Ниж. Оби	Ямал	Пойма Ниж. Оби	Ямал	Пойма Ниж. Оби	Ямал
Нижнее Приобье	0.63	0.55	0.65	0.55	0.66	0.53
Пойма Нижней Оби	—	0.48	—	0.49	—	0.49

Таблица 3. Величина индекса сходства орнитофаун разных частей рассматриваемого региона в разные временные периоды: до 1980 г., 1981–2000 гг. и после 2000 г.

Период	Нижнее Приобье		Пойма Нижней Оби		Ямал	
	1981–2000 гг.	после 2000 г.	1981–2000 гг.	после 2000 г.	1981–2000 гг.	после 2000 г.
До 1980 г.	0.95	0.86	0.92	0.84	0.94	0.85
1981–2000 гг.	—	0.91	—	0.90	—	0.90

кие изменения по критерию знаков являются существенными (53 при $n = 124$, $p \leq 0.01$).

В пойме Оби в период 1981–2000 гг. отрицательные тенденции отмечены у 12 видов, положительные – у 16, суммарно около трети видового состава. При этом исчезли 6, появилось 12 видов. По критерию знаков изменения несущественные (28 при $n = 99$). В последующий период (после 2000 г.) отрицательные тенденции отмечены у 13 видов, положительные – у 26, что суммарно около 40% видового состава. При этом исчезли 2 вида, появилось 20. Судя по критерию знаков, и эти изменения нельзя считать значимыми (39 при $n = 113$). В целом за весь период изменения затронули более 50% орнитофауны: отрицательные тенденции – у 24 видов, включая исчезновение 7 видов, положительные – у 37 вместе с появлением 31 вида. По критерию знаков это весьма существенно (61 при $n = 118$, $p \leq 0.01$).

На Ямале в 1981–2000 гг. отрицательные тенденции отмечены у 14 видов, положительные – у 12, суммарно около 23% видового состава. Исчезли 2 вида, появились 3. По критерию знаков изменения несущественные (26 при $n = 115$). После 2000 г. изменилось около 38% состава: отрицательные тенденции – у 29 видов (исчезло 3), положительные – у 14 (без появления новых). По критерию знаков эти изменения значимые (43 при $n = 113$, $p \leq 0.05$). За весь период отрицательные тенденции отмечены у 33 видов при исчезновении 4, положительные – у 19 видов при появлении только 2. Суммарно изменения коснулись около половины видового состава. По критерию знаков такие изменения являются значимыми (52 при $n = 114$, $p \leq 0.01$).

Рассматривая набор видов, у которых произошли изменения, можно заметить, что относительно более сходными являются районы Нижнего Приобья и поймы Нижней Оби (табл. 4). Это понятно с учетом того, что и видовой состав у них в целом более сходен (см. табл. 2). Среди этих общих видов у большинства совпадают и тенденции изменений. Однако доля таких видов среди меняющейся части орнитофауны относительно не велика: в Приобье и пойме Оби – меньше половины (около 40%), а на Ямале – около 25%, т.е. орнитофауна каждого района, несмотря на ряд общих видов, меняется своеобразно.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Полученные результаты подчеркивают тот факт, что орнитофауна достаточно обширного и в ландшафтном отношении относительно однородного района, сравнимого по размеру с рассматриваемыми (Нижнее Приобье, пойма Оби, Ямал), в долгосрочной перспективе представляет собой динамичное, постоянно меняющееся обра-

Таблица 4. Число общих видов из списка претерпевших изменения для разных частей рассматриваемого региона за весь период (слева) и число видов с совпадающими тенденциями изменений (справа)

Части региона	Пойма Нижней Оби	Ямал
Нижнее Приобье	26 / 23	18 / 14
Пойма Нижней Оби	–	19 / 13
Общие для всех	13 / 8	

зование. При этом речь идет не о краткосрочных изменениях из разряда флуктуаций численности видов, а о долговременной фаунистической перестройке, включающей в себя как изменения видового состава, так и значительные изменения численности целого ряда видов. Мы имеем дело с перманентным процессом, который становится явным по истечении продолжительного периода времени – около 60 лет: за это время выраженные изменения затронули около 50% видового состава (47–55% современного видового состава в разных районах).

Направленность процесса различалась. В тех местах, где антропогенные преобразования ландшафта не велики – Нижнее Приобье и пойма Нижней Оби, преобладали положительные тенденции, преимущественно выраженные в появлении новых видов. Особенно много их (28% современного видового состава) было в пойме Оби (для сравнения: в Нижнем Приобье – 17%, а на Ямале – 2%). Это говорит о том, что проникновение новых видов на север в определенной степени канализировано, в частности приурочено к долинам таких крупных рек, как Обь.

На п-ве Ямал преобладали отрицательные тенденции, которые выражались преимущественно в сокращении численности целого ряда таких тундровых видов, как мохноногий канюк, некоторые кулики, поморники, белая сова, подорожник и др. Это связано с сильнейшим перевыпасом домашнего северного оленя, который привел к глубокой дигрессии растительности, охватившей около 70% территории полуострова, и отразился на всех компонентах трофической цепи тундры [13, 21]. В то же время Ямал хорошо известен как район, где происходит интенсивное освоение месторождений углеводородов. В силу техногенного преобразования ландшафта (появление поселков, коммуникаций, производственных объектов) ряд южных видов, для которых на севере характерно тяготение к антропогенному ландшафту [22], значительно расширили свой ареал на полуострове и увеличили численность. В качестве примеров можно привести серую ворону, рябинника, желтую трясогузку, ворона, кречета. Вследствие увеличения площади подходящих местообитаний

за счет опустынивания ландшафта более чем в 2 раза увеличилась численность галстучника.

Обычно фаунистические преобразования объясняют либо климатическими изменениями, либо антропогенным воздействием как наиболее очевидными причинами. При этом подразумевается, что направленные изменения ареала или численности вида подготавливаются внутривидовыми процессами [2], т.е. не все виды реагируют на климатические изменения или антропогенную трансформацию ландшафта, а лишь некоторые. При этом внутривидовые тенденции проявляются часто на значительной части ареала, и причины не совсем очевидны. Так, рассуждая о судьбе дупеля, М.А. Мензбир [23] еще в конце XIX в. отметил, что в отличие от бекаса он должен постепенно исчезнуть из-за распашки лугов, осушения болот и неумеренной охоты. Возможными причинами могут быть изменения на местах зимовок или миграционных остановок, как, например, у некоторых арктических куликов, мигрирующих по Восточно-Азиатскому пролетному пути [24]. Неясными остаются и причины продвижения на запад ряда сибирских таксонов — давно начавшегося сложного процесса, из частных проявлений которого можно назвать подвид обыкновенной крачки *Sterna hirundo minussensis* [25], пятнистого и сибирского коньков (*Anthus hodgsoni* и *A. gustavi*), полярную овсянку *Emberiza pallasi*.

Продвижение на север южных видов обычно связывают с потеплением климата. Н.Н. Данилов [26], анализируя характер распространения птиц в Субарктике, пришел к выводу, что проникновение видов в высокие широты ограничивается особенностями функционирования гонад и обстановкой (экологическими условиями) на местах во время прилета и начала гнездования. Сдвиг в наступлении весны на более ранние сроки приводит к тому, что южные виды во время пролета, залетая на север, сталкиваются с подходящей для гнездования фенологической обстановкой. При этом круглосуточное освещение оказывает стимулирующее действие на созревание гонад. В итоге при наличии подходящих экологических условий птицы гнездятся и осваивают северные широты. Однако без периодической «подпитки» на начальных этапах появившееся поселение может прийти в упадок и исчезнуть, как это произошло с грачом в окрестностях г. Лабытнанги: первое гнездование в 1975 г. — 12 пар, в 1984 г. — 1 пара и затем исчезновение [22].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, орнитофауны таких крупных районов Крайнего Севера Западной Сибири, как Нижнее Приобье, пойма Нижней Оби и п-ов Ямал, в долговременном аспекте — высоко динамичные образования. Процесс, включающий

значительные сдвиги ареалов или выраженные изменения численности видов, носит перманентный характер. Масштаб процесса — изменения затрагивают около половины видового состава в течение 60 лет. Направленность процесса различна в разных районах и зависит от степени антропогенного преобразования территории. Там, где антропогенное воздействие относительно не велико (Нижнее Приобье и пойма Нижней Оби), преобладали положительные тенденции, преимущественно выраженные в появлении новых видов. Особенно много их (более четверти современного видового состава) было в пойме Оби, что указывает на канализированность процесса проникновения новых видов на север по долине Оби. На п-ове Ямал, где существует мощное антропогенное воздействие, связанное с перевыпасом домашнего северного оленя, преобладают отрицательные тенденции, преимущественно в виде сокращения численности типичных тундровых видов. В то же время техногенное преобразование территории полуострова способствовало расширению ареала и увеличению численности ряда антропопотолерантных видов.

Работа выполнена в рамках госзадания Института экологии растений и животных УрО РАН (№ 122021000096-7).

Автор декларирует отсутствие конфликта интересов и подтверждает, что при проведении исследований соблюдались принятые этические нормы и стандарты по обращению с живыми организмами.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Кумари Э.В. Динамика орнитофауны Прибалтики за последние столетия и вероятные направления ее дальнейших изменений // Вопросы экологии: Мат-лы 3-й экологич. конф. Киев, 1957. Ч. 2. С. 277–284.
2. Формозов А.Н. О движении и колебании границ распространения млекопитающих и птиц // География населения наземных животных и методы его изучения. М.: Изд-во АН СССР, 1959. С. 172–194.
3. Исаков Ю.А. Состояние изученности авифауны СССР // Птицы СССР. История изучения. Гагары, поганки, трубконосые / Отв. ред. Ильичев В.Д., Флинт В.Е. М.: Наука, 1982. С. 208–227.
4. Рябцев В.К. Авифаунистические исследования на Урале, в Приуралье и Западной Сибири за последнюю четверть века и взгляд на будущее // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. Екатеринбург: Изд-во “Екатеринбург”, 2001. С. 4–12.
5. Данилов Н.Н. Птицы Нижней Оби и изменения в их распространении за последние десятилетия // Экология позвоночных животных Крайнего Севера / Тр. Ин-та биол. УФАН СССР. Свердловск, 1965. Вып. 38. С. 103–109.

6. Кучерук В.В., Ковалевский Ю.В., Сурбанос А.Г. Изменения населения и фауны птиц Южного Ямала за последние 100 лет // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1975. Т. 80. № 1. С. 52–64.
7. Данилов Н.Н., Рыжановский В.Н., Рябицев В.К. Птицы Ямала. М.: Наука, 1984. 334 с.
8. Калякин В.Н. Птицы Южного Ямала и Полярного Зауралья // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 1998. С. 94–116.
9. Головатин М.Г. Птицы бассейна реки Войкар // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. Екатеринбург: Изд-во “Екатеринбург”, 1999. С. 75–82.
10. Головатин М.Г., Пасхальный С.П. Орнитофауна поймы Нижней Оби // Научный вестник. Вып. 4: Материалы к познанию фауны и флоры Ямало-Ненецкого автономного округа. Салехард, 2000. Ч. 1. С. 18–37.
11. Рябицев В.К., Рыжановский В.Н. Птицы полуострова Ямал и Приобской лесотундры. М.; Екатеринбург: Кабинетный ученый, 2022. Т. 1: Неворобьиные. 624 с. Т. 2: Воробьинообразные. 392 с.
12. Рыжановский В.Н., Пасхальный С.П. Динамика населения птиц Нижнего Приобья в связи с глобальным потеплением климата // Научный вестник. 2007. Вып. 6 (50). Ч. 2. С. 58–74.
13. Golovatin M.G., Morozova L.M., Ektova S.N. et al. The change of tundra biota at Yamal peninsula (the North of the Western Siberia, Russia) in connection with anthropogenic and climatic shifts // *Tundras: Vegetation, Wildlife and Climate trends*. Eds. Gutierrez B., Pena C. New York: Nova Sci. Publ., 2010. Cht. 1. P. 1–46.
14. Головатин М.Г. Современные аспекты динамики орнитофауны севера Западной Сибири // Наземные и морские экосистемы / Ред. совет: Бедрицкий А.И. и др. М.: Paulsen, 2011. С. 365–378.
15. Smith P.A., McKinnon L., Meltofte H. et al. Status and trends of tundra birds across the circumpolar Arctic // *Ambio*. 2020. V. 49. P. 732–748. <https://doi.org/10.1007/s13280-019-01308-5>
16. Коблик Е.А., Редькин Я.А., Архипов В.Ю. Список птиц Российской Федерации. М.: Тов-во научн. изд. КМК, 2006. 256 с.
17. Колбовский Е.Ю., Климанова О.А. Геоинформационное картографирование сухопутных границ полуостровов (на примере полуостровов Ямал и Гыданский) // *Геодезия и картография*. 2018. Т. 79. № 11. С. 34–46. <https://doi.org/10.22389/0016-7126-2018-941-11-34-46>
18. Песенко Ю.А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука, 1982. 287 с.
19. Golovatin M.G., Sokolov V.A. Distribution of Yellow Wagtail forms *Motacilla flava* – complex in the north of Western Siberia, Russia // *Open Ornithology J.*, 2017. V. 10. P. 1–9. <https://doi.org/10.2174/1874453201710010001>
20. Гублер Е.В., Генкин А.А. Применение критериев непараметрической статистики для оценки различий двух групп наблюдений в медико-биологических исследованиях. М.: Изд-во “Медицина”, 1969. 30 с.
21. Golovatin M.G., Morozova L.M., Ektova S.N. Effect of reindeer overgrazing on vegetation and animals of tundra ecosystems of the Yamal peninsula // *Czech Polar Report*. 2012. № 2 (2). P. 80–91. <https://doi.org/10.5817/CPR2012-2-8>
22. Пасхальный С.П. Птицы антропогенных местообитаний полуострова Ямал и прилегающих территорий. Екатеринбург: УрО РАН, 2004. 166 с.
23. Мензбир М.А. Орнитологическая география Европейской России. Ч. 1. М.: Унив. тип., 1882. 524 с.
24. Studds C.E., Kendall B.E., Murray N.J. et al. Rapid population decline in migratory shorebirds relying on Yellow Sea tidal mudflats as stopover sites // *Nature Communications*. 2017. V. 8. P. 14895. <https://doi.org/10.1038/ncomms14895>
25. Golovatin M.G., Paskhalny S.P. Where are Western Bounds of Area *S. h. minussensis*? // *Open Ornithology J.* 2013. V. 6. P. 52–54. <https://doi.org/10.2174/1874453201306010052>
26. Данилов Н.Н. Пути приспособления наземных позвоночных животных к условиям существования в Субарктике. Т. II. Птицы // *Труды Ин-та биол. УФАН СССР. Свердловск*, 1966. Вып. 56. 147 с.

РАССЕЛЕНИЕ ОБЫКНОВЕННЫХ БУРОЗУБОК *SOREX ARANEUS* L. МЕЧТА И “НЕСЧАСТНАЯ СЛУЧАЙНОСТЬ”

© 2023 г. Н. А. Щипанов*

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

**e-mail: shchipa@mail.ru*

Поступила в редакцию 26.05.2022 г.

После доработки 19.07.2022 г.

Принята к публикации 31.10.2022 г.

Понимание процессов, влияющих на дистанции расселения, важно с точки зрения популяционной экологии и генетики. Дистанции расселения могут зависеть от средовых и демографических факторов и мотивации особи. Результатом эффективного расселения является распределение родственных генотипов в пространстве. Распределение парных дистанций между родственными бурозубками (сибсами и полусибсами) характеризуется неслучайным увеличением числа родственников на дистанциях менее 200 м. Агрегации родственников образуются у части особей, расселяющихся в случайном направлении до ближайшего свободного участка (“прямой поиск”). Распределение всех дистанций между родственниками (до 1200 м) хорошо аппроксимируется моделью “прямого поиска”, не соответствует модели “спирального поиска” в чистом виде, но наибольшее совпадение получено при сочетании этих типов поиска. Последний вариант модели предполагает присутствие в популяции зверьков с разными персональными характеристиками: “поверхностных” и “тщательных” исследователей. Тактика поиска участка у тщательных исследователей соответствует “спиральному” поиску, а в модели стратегии передвижения и выбора местообитания (СПВМ) – “мечтателям”. В условиях дефицита свободных участков в благоприятной среде “мечтатели” совершают дальние перемещения и случайным образом распределяются в пространстве: обнаружено случайное рассеивание родственных генотипов на дистанциях от 200 до 1200 м. Таким образом, поиск “участка мечты” в сочетании с дефицитом свободных участков (несчастливая случайность) приводит к случайному рассеиванию родственных генотипов в радиусе не менее 1200 м. Сочетание временных агрегаций родственников и рассеивание родственных генотипов по обширной территории хорошо объясняют обнаруженное ранее сочетание избытка гомозиготных аллелей и высокое аллельное разнообразие.

Ключевые слова: коэффициент родства, парные дистанции между родственниками, модели поиска участка, стратегии передвижения и выбора местообитания

DOI: 10.31857/S0367059723020117, **EDN:** MYCQGN

Расселение является одной из важнейших и в то же время наименее изученных частей жизненного цикла животных [1–5]. Расселение может быть эффективным, т.е. сопровождаться успешным размножением, и неэффективным, т.е. не сопровождаться размножением. Оба варианта имеют важное биологическое значение, однако если неэффективное расселение более важно для понимания демографических и экосистемных процессов, то оценка результатов эффективного расселения имеет большее значение для понимания природы генетического структурирования и адаптивных возможностей популяции [4, 5]. Расселение включает в себя три стадии: эмиграцию, собственно перемещение и иммиграцию [7]. По-

нимание процесса расселения на каждой стадии предполагает анализ общих закономерностей траектории перемещения, или “экологии движения” [8], проксимальных причин расселения [9], мотивации при поиске местообитаний, объясняющей сверхдальние перемещения [10], оценки дистанций эффективного расселения и моделирование распределения расселяющихся животных [11, 12]. Существуют разные определения расселения, однако О. Ронсе [7] предлагает ограничить его рассмотрением эффективного расселения, т.е. перемещений, имеющих генетические последствия. При таком подходе можно судить о его результатах по распределению генотипов.

У мелких млекопитающих оценка дистанций расселения на основании анализа генетических маркеров – самый чувствительный вариант анализа [11]. Оценка дистанций “эффективного расселения” стала возможна благодаря появлению доступных многим исследователям гипервариантных генетических маркеров – микросателлитов, и разработке статистических методов анализа пространственной автокорреляции, т.е. проверке гипотезы о случайном распределении родственных особей [11, 13]. Показано [14–16], что коэффициент R (relatedness), основанный на попарной оценке сходства генотипов, пропорционален степени родства. При убывании среднего значения R с расстоянием между выборками, объединенными для некоторого интервала (класса) дистанций – от достоверно положительного до устойчиво отрицательного, можно определить дистанцию, на которой чувствуется генетический вклад родителей [13]. Такой анализ позволяет получить общие представления о дистанциях эффективного расселения, однако не характеризует расселение отдельных особей.

Вместе с тем для понимания эволюции расселения важно оценивать индивидуальные различия в типах поиска участка [3, 7, 17, 18]. Существуют разные модели, описывающие результат расселения [12], но для мелких млекопитающих наибольший интерес представляют два варианта моделирования, при которых распределение дистанций расселения в пространстве может существенно различаться. Модель “прямого поиска” [19] предполагает, что поиск может происходить в ходе случайных перемещений до первого доступного для жизни участка. При этом модальная дистанция всегда приходится на расстояние меньше диаметра среднего участка. Модель “спирального поиска” [20] предполагает целенаправленный поиск ближайшего пригодного для оседлой жизни участка. В модели “спирального” расселения, при вероятности остаться на материнском участке <0.5 , модальное значение приходится на дистанции, превышающие диаметр среднего участка.

Модель Н.И. Маркова и Е.Е. Иванко [10] предполагает три стратегии передвижения и выбора местообитания (СПВМ): животные могут занять ближайший доступный по качеству участок – “жадины” (smart), случайно перемещаться до первого свободного участка, без учета его качества – “рандомные” (random), или искать наилучший участок, “местообитание своей мечты” – “мечтатели” (dreamers). В последнем случае при достаточно высоком качестве среды зверьки могут переместиться на большие дистанции. В зависимости от качества среды обитания выживание особей с разными СПВМ различно, и соответственно можно ожидать различий в итоговом распределении их генотипов. Ожидая, что итоговое распределение индивидуальных дистанций рассе-

ления связано с типом поиска участка и СПВМ, можно предполагать, что распределение индивидуальных дистанций между близкими родственниками будет отражать тип и стратегию поиска.

Коэффициент родства R составляет 0.5 для родителей, родных братьев и сестер и 0.125 для полусибсов [15]. В данной статье проанализировано распределение попарных дистанций между прибылыми (сеголетками) и перезимовавшими родственными (R больше и равно 0.125) обыкновенными бурозубками. Проверяется гипотеза о случайном распределении попарных дистанций между центрами участков оседлых родственников. Проведено сравнение фактического распределения дистанций между родственниками с распределениями дистанций, получаемыми в моделях “прямого” и “спирального” поиска, и в модели с разным долевым соотношением зверьков с этими типами поиска; обсуждается необходимость и достаточность этих моделей для оценки эффективного расселения землероек и выделения зверьков с повышенной мотивацией выбора места оседания.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Биоматериалы для генетического анализа были получены в ходе индивидуального мечения зверьков в процессе продолжающегося мониторинга (мечение с повторным отловом) локальных популяций, без умерщвления зверьков. Работы проведены в Старицком районе Тверской области в окрестностях д. Баканово (56°18' с.ш., 34°54' в.д.). С 2014 г. при использовании методики индивидуального мечения проводится мониторинг мелких млекопитающих в 5 типичных местообитаниях. Территория и места учетов ранее неоднократно подробно описаны [21–23]. Отлов проводился на четырех линиях из 50 ловушек каждая и на площади мечения 0.65 га – 87 ловушек с максимальным расстоянием между крайними ловушками 1269 м. Географические координаты получены для каждой ловушки с помощью GPS Garmin Etrex. Матрица попарных дистанций между всеми ловушками независимо от того, оставались они пустыми или посещались, рассчитана как Евклидова дистанция между координатами x и y в программе GenAlex v. 6.5 [24]. Распределение попарных дистанций между ловушками показано на рис. 1.

Возраст зверьков определяли по внешнему виду. Перезимовавшие землеройки надежно отличаются от сеголеток по размеру, темной окраске, потертому волосяному покрову на хвосте и стертým вершинам зубов, хорошо выражены половые признаки [25]. Сеголетки разного возраста по внешним признакам, облику и весу не различаются [26]. Оседлыми считали зверьков, неоднократно (>3 поимок) пойманных в пределах наблюдаемого участка. Используются данные по

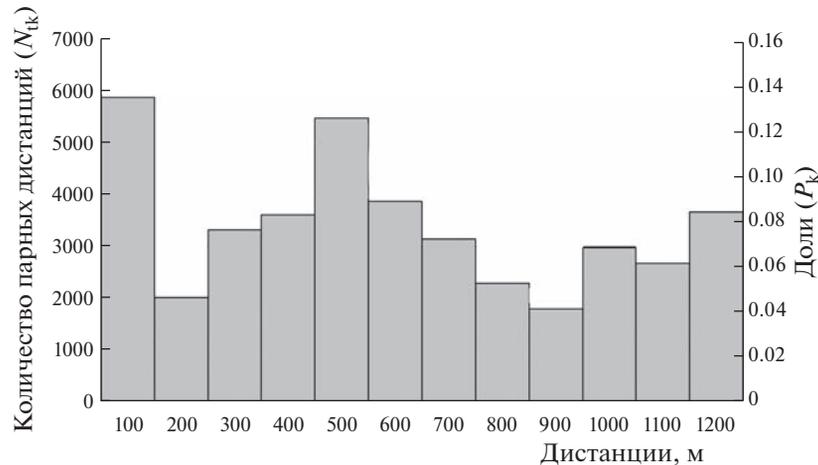


Рис. 1. Распределение попарных дистанций между всеми ловушками.

166 (914 повторных поимок) оседлым сеголеткам и 42 перезимовавшим (336 поимок) обыкновенным бурозубкам, для которых была описана изменчивость по микросателлитным маркерам и определены попарные коэффициенты родства R [22, 27], из них 114 сеголеток и 12 перезимовавших в 2017 г. и 52 сеголетки и 32 перезимовавших в 2018 г. Различия в величине выборки в эти годы не связаны с различием обилия: средняя плотность популяции обыкновенных бурозубок в 2017 г. была около 25 ос/га, а 2018 г. — 29 ос/га (неопубликованные данные).

Распределение парных дистанций рассчитано для пар сеголеток и перезимовавших с коэффициентом родства R большим и равным 0.125: в 2017 г. — 225 дистанций (100 особей) у сеголеток и 6 дистанций (10 особей) у перезимовавших, в 2018 г. — 44 дистанций (36 особей) у сеголеток и 16 дистанций (19 особей) у перезимовавших.

СТАТИСТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ

Количество попарных дистанций между родственными зверьками считали суммарно в классе линейных дистанций, объединенных по 100 м: 0–100, 100–200 и т.д. до 1100–1200 м; всего 12 классов. Анализы проведены для выборок 2018 и 2017 гг. и общей выборки за оба года отдельно для сеголеток и перезимовавших особей. При формировании общей выборки учитывали соотношение размеров годовых выборок (N_{year}). Для этого рассчитали P_s — отношение меньшей выборки 2017 г. к большей 2018 г.:

$$P_s = N_{2018}/N_{2017}. \quad (1)$$

Количество попарных дистанций между родственниками в каждом классе (k) дистанций в объединенной выборке (N_{ck}) получено как

$$N_{\text{ck}} = N_{2018k} + P_s N_{2017k}, \quad (2)$$

где N_{2018k} и N_{2017k} — число попарных дистанций между родственниками в соответствующем классе в каждой из годовых выборок.

Проверяли гипотезу, предполагающую равномерное распределение родственных генотипов на всей исследуемой территории. Математическим ожиданием для этой гипотезы (m) является количество попарных дистанций между родственниками, пропорциональное дистанциям между ловушками в анализируемом классе дистанций — k :

$$m_k = NP_k, \quad (3)$$

где N — общее число дистанций в выборке, P_k — доля попарных дистанций между всеми ловушками в соответствующем классе (см. рис. 1).

Математическое ожидание (m_k) характеризует идеальный случай распределения дистанций. Задачей являлось определить пределы, в которых m_k может колебаться за счет случайных процессов. Размах варьирования m_k был рассчитан в модели, основанной на представлении об альтернативном ($1 - 0$) результате единичного события, т.е. поимки пары зверьков. При n испытаний среднее значение успешных результатов может составить лишь $0.5n$. Поэтому для того, чтобы получить доверительный интервал для m_k , нужно провести $2m_k$ испытаний. В модели считали количество положительных результатов испытаний (x):

$$x = (Z - 0.5), \quad (4)$$

где Z — случайное число от 0 до 1, полученное с использованием встроенного генератора случайных чисел в Excel 2016. Ожидаемое число дистанций между зверьками в классе k рассчитано как сумма $x > 0$:

$$m_k = \sum x \text{ для } x > 0. \quad (5)$$

В модели было проведено 1000 итераций, каждая из которых включала $2m_k$ испытаний. В каждой итерации (i) получено значение m_{ki} (где $i=1, 2$ и т.д., до 1000). По результатам были рассчитаны среднее значение и 95%-ный доверительный интервал (CI) для m_k : $CI = 1.96SDm_{ki}$. Превышение CI для ожидаемого числа попарных дистанций в пределах данного класса рассматривали как неслучайный избыток, а количество ниже CI – как неслучайную недостачу ожидаемого числа родственников на этой дистанции. Различия (d) фактического m_f и ожидаемого m_k числа попарных дистанций между родственниками оценивали для каждого класса дистанции k отдельно:

$$d = m_f - m_k \pm CI. \quad (6)$$

Распределения частот ожидаемых парных дистанций между зверьками при “прямом” поиске получено с использованием формулы Мюррея [19]:

$$P_n = t(1-t)^n, \quad (7)$$

где P_n – вероятность найти участок на дистанции n , причем n кратно диаметру участка, а t – вероятность остаться на материнском участке.

Распределение частот ожидаемых парных дистанций между зверьками при “спиральном” поиске получено с использованием формулы Вассера [20]:

$$P_n = [1 - t(1-t)^{6n}](1-t)^{1+3n^2-3n}. \quad (8)$$

Диаметр зоны, охватывающей 99% активности обыкновенной бурозубки, находится в диапазоне 30–35 м [28, 29]. Домашние участки обыкновенных бурозубок перекрываются на периферии в среднем на 15% [30]. Таким образом, эксклюзивное пространство составляет около 75% от общего посещаемого пространства, и дистанция между центрами участков находится в интервале 22.5–26.3 м. В нашей работе это расстояние соответствует дистанции расселения (n) в рассмотренных выше моделях (формулы (7), (8)). Для упрощения расчетов диаметр участка сеголеток принят равным 25 м. В моделях расселения значения N_{ck} получали, суммируя значения P_n (формулы (7) и (8)), рассчитанные для четырех последовательных n , т.е. в классе 0 – 100 м представлена сумма дистанций для $n = 1$ (25 м), $n = 2$ (50 м), $n = 3$ (75 м) и $n = 4$ (100 м), полученных для заданной величины t (формулы (7), (8)).

В модели, рассматривающей использование частью особей “прямого”, а частью “спирального” поиска – “смешанный” поиск, брали N_{ck} (формула (2)) для соответствующего класса, получаемые в модели “прямого” (P_m) и спирального (P_w) поиска с коэффициентами, отражающими доли особей с таким типом поиска:

$$P_G = aP_m + (1-a)P_w, \quad (9)$$

где P_G – распределение частот ожидаемых парных дистанций между зверьками при смешанном поиске, а a – доля зверьков с “прямым” поиском от 0.1 до 0.9, задаваемая с шагом 0.1.

В итоге для моделей прямого спирального и смешанного поисков получены распределения частот (в диапазоне от 0 до 1) ожидаемых парных дистанций между зверьками, для наблюдаемых дистанций – число дистанций в каждом классе k (N_{ck}). Для оценки количества парных дистанций между родственниками с учетом влияния числа ловушек на вероятность поимки зверьков рассчитывали число взвешенных парных дистанций (N_{ok}). Для этого число наблюдаемых парных дистанций между родственниками в классе k (N_{ck}) относили к числу парных дистанций между ловушками (см. рис. 1) в классе (N_{tk}):

$$N_{ok} = N_{ck}/N_{tk}. \quad (10)$$

Частоту наблюдаемых парных дистанций в классе (p_k) рассчитывали как

$$p_k = N_{ok}/\sum N_{ok}, \quad (11)$$

где $\sum N_{ok}$ – сумма взвешенных наблюдаемых дистанций во всех классах.

Сравнение фактического и ожидаемого распределения парных дистанций проводили для разных t в моделях “прямого” и “спирального” поисков. Первоначально рассматривали распределения для $t = 0.5, 0.1, 0.01, 0.001, 0.0001$ и 0.00001 в моделях “прямого” и “спирального” поисков (по 6 вариантов на модель). Для каждого дистанционного класса (k) считали квадрат отличий (D_k) от фактической частоты (p_{kf}):

$$D_k = (p_k - p_{kf})^2 \quad (12)$$

и выбирали варианты с наименьшей суммой квадратов отличий ($\sum D_k$).

Далее рассматривали варианты сочетаний распределений, полученных в моделях “прямого” и “спирального” поисков, с разными t для разных заданных долей – a (формула (9)) “прямого поиска” (0.1, 0.2, 0.3, 0.4, 0.5, 0.6, 0.7, 0.8 и 0.9). Например, для “прямого” поиска с $t = 0.5$ ($p_{km}0.5; p_{kw}0.5$) проверяли варианты сочетания с вариантами “спирального” поиска: $0.9p_{km}0.5 + (1-0.9)p_{kw}0.5; 0.8p_{km}0.5 + (1-0.8)p_{kw}0.5; 0.7p_{km}0.5 + (1-0.7)p_{kw}0.5; 0.6p_{km}0.5 + (1-0.6)p_{kw}0.5; 0.5p_{km}0.5 + (1-0.5)p_{kw}0.5; 0.4p_{km}0.5 + (1-0.4)p_{kw}0.5; 0.3p_{km}0.5 + (1-0.3)p_{kw}0.5; 0.2p_{km}0.5 + (1-0.2)p_{kw}0.5; 0.1p_{km}0.5 + (1-0.1)p_{kw}0.5; то же самое для $t = 0.1, 0.01, 0.001, 0.0001$ и 0.00001 с прямым поиском. Всего 45 вариантов. Далее рассмотрены варианты сочетаний: $p_{km}0.5$ и $p_{kw}0.1, p_{km}0.5$ и $p_{kw}0.01, p_{km}0.5$ и $p_{kw}0.001, p_{km}0.5$ и $p_{kw}0.0001, p_{km}0.5$ и $p_{kw}0.00001$.$

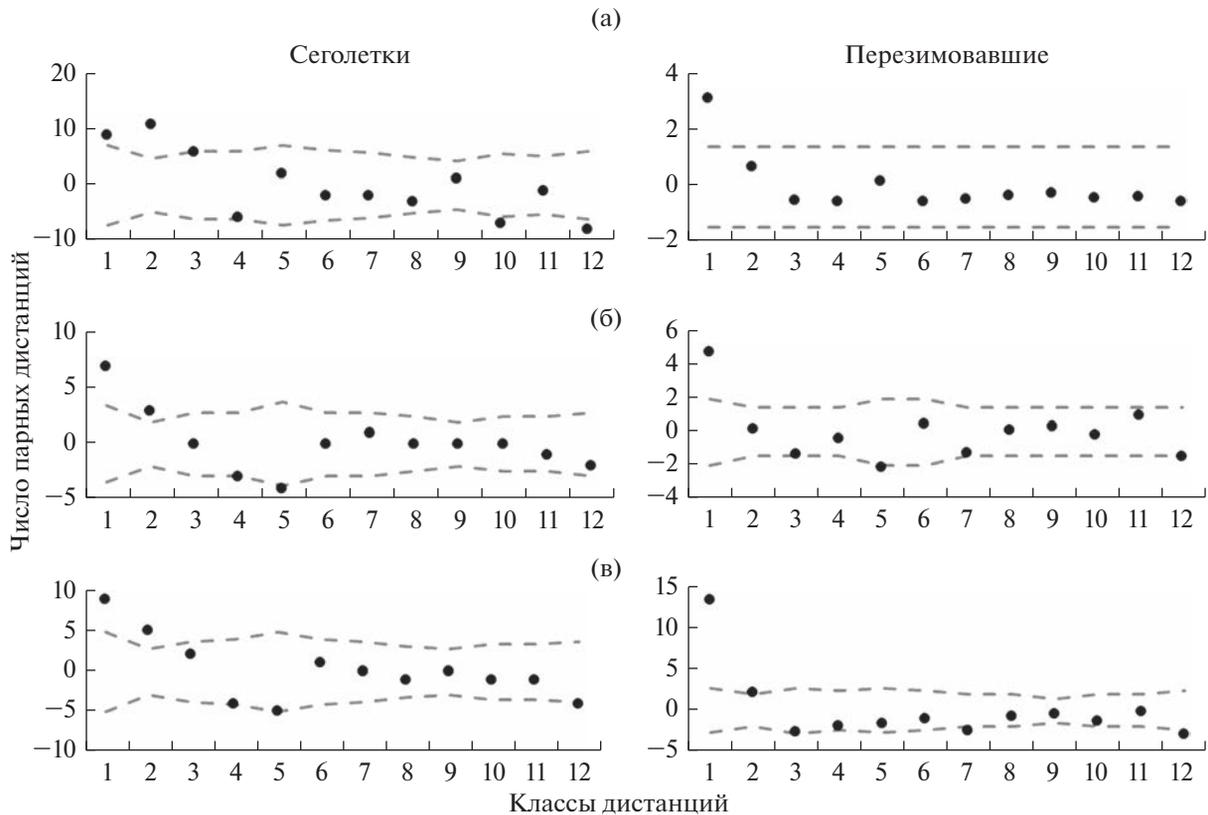


Рис. 2. Распределение отклонений числа фактически обнаруженных парных дистанций между родственными сеголетками и перезимовавшими обыкновенными бурозубками: а – 2017 г., б – 2018 г., в – объединенная выборка. По оси ординат – число отклоняющихся от ожидаемых для равномерного рассеивания дистанций: положительное значение – большее, отрицательное – меньшее число фактических дистанций, нулевое значение – отсутствие отклонений, пунктир – доверительный интервал. По оси абсцисс – классы дистанций: 1 – 0–100 м, 2 – 100–200 м, 3 – 200–300 м, 4 – 300–400 м, 5 – 400–500 м, 6 – 500–600 м, 7 – 600–700 м, 8 – 700–800 м, 9 – 800–900 м, 10 – 900–1000 м, 11 – 1000–1100 м, 12 – 1100–1200 м.

Затем для $p_{\text{км}}0.4$ и $p_{\text{кв}}0.4$ и т.д. То же повторяли для “прямого” поиска.

Вариант модели с минимальной суммой квадратов отклонений для некоторого соотношения особей с разным типом поиска дополнительно анализировали для изменяющейся величины t , используя тот же алгоритм с шагом 0.1 (или 1 для $t < 0.001$) от величины t в этом варианте.

РЕЗУЛЬТАТЫ

У сеголеток в выборке 2017 г. ($n = 225$) значимое ($p < 0.05$) превышение ожидаемого количества парных дистанций обнаружено в первых двух классах, т.е. на дистанциях до 200 м, и их недостаток на дистанциях больше 900 м; в выборке 2018 г. ($n = 44$) и объединенной выборке ($n = 88$) обнаружены только положительные отклонения на дистанциях до 200 м (рис. 2). У перезимовавших зверьков положительные отклонения отмечаются только в классе дистанций до 100 м. Ни в одной из выборок количество дистанций, ожидаемых для

случайного распределения родственных зверьков на дистанциях свыше 200 м, не превышало границы доверительного интервала.

При моделировании распределения дистанций между родственниками с использованием формулы для “прямого” поиска минимальная сумма квадратов различий, полученных в модели, и фактических долей меньше, чем в модели “спирального” поиска, как в отдельные годы, так и в среднегодовой выборке. Распределение, полученное в модели “спирального поиска” в чистом виде, всегда дает большую сумму квадратов различий (табл. 1). Тем не менее добавление части зверьков, использующих “спиральный” тип поиска, во всех случаях улучшает качество модели, т.е. может быть получена наименьшая сумма квадратов различий (рис. 3, табл. 1). Следует подчеркнуть, что наименьшая сумма квадратов различий в разные годы получена при различной доле зверьков с “прямым” типом поиска. Так, среди перезимовавших в выборке 2017 г., после низкой численности 2016 г., в наиболее совпадающем ва-

Таблица 1. Сумма квадратов различий (в 12 дистанционных классах, см. рис. 3) долей попарных дистанций между родственниками для фактического и моделированных распределений (М – “прямой”, W – “спиральный” поиск)

Выборка	Сеголетки			Перезимовавшие		
	тип поиска	<i>t</i>	кв. различий	тип поиска	<i>t</i>	кв. различий
2017 г.	М	0.022	0.00435	М	0.22	0.02296
		<i>0.023</i>	0.00434		<i>0.23</i>	0.02247
		0.024	0.00437		0.24	0.02298
	W	0.0005	0.02267	W	0.02	0.04438
		0.0006	0.02154		0.03	0.03967
		0.0007	0.02273		0.035	0.07638
	M56%, W44%	M – 0.0001; W – 0.065	0.00433	M90% W10%	M – 0.035; W – 0.22	0.02216
2018 г.	М	0.030	0.014398	М	0.012	0.07033
		<i>0.031</i>	0.014368		<i>0.013</i>	0.07025
		0.032	0.014370		0.014	0.07028
	W	0.0005	0.0490	W	0.0001	0.10561
		0.0006	0.0488		0.0002	0.10255
		0.0007	0.0508		0.0003	0.10314
	M50%, W50%	M – 0.1; W – 0.00001	0.00999	M35% W65%	M – 0.00001; W – 0.4	0.02204
Общая	М	0.025	0.006301	М	0.02	0.0729
		<i>0.026</i>	0.006300		<i>0.03</i>	0.0723
		0.027	0.006337		0.04	0.0742
	W	0.0005	0.03497	W	0.0002	0.1187
		0.0004	0.03177		0.0003	0.1171
		0.0003	0.04093		0.0004	0.1182
	M50%, W50%	M – 0.1; W – 0.00001	0.00519	M35%, W65%	M – 0.00001; W – 0.4	0.0199

Примечание. При смешанном типе поиска показаны % вклада и коэффициенты *t* для особей с “прямым” и “спиральным” типом поиска. Минимальная сумма различий долей (Кв. различий) для моделей “прямого” и “спирального” поисков выделена жирным курсивом, для всех вариантов моделей, включая “смешанный” поиск, – жирным шрифтом. Показаны значения *t* для наибольшего совпадения и соседние (± 1 шаг изменений) значения *t*.

рианте модели их вклад составляет 90%, в модели для сеголеток уже только 56%, а в модели для перезимовавших следующего 2018 г. падает до 35% (см. табл. 1).

ОБСУЖДЕНИЕ

У обыкновенных бурозубок агрегации родственников возникают временно. В результате исследования нами обнаружено неслучайное превышение ожидаемого количества родственников на дистанциях до 200 м. Возникновение агрегаций родственников зверьков, как правило, ожидается для видов с социально структурированными группировками или при наличии внешних препятствий для расселения [32, 33]. Обыкновенная бурозубка – одиночное животное, вид, не образующий структурированных социальных групп [31, 34].

На месте работ препятствий для перемещения животных не обнаружено: вероятность возврата зверьков с разных направлений в этом месте в экспериментах по хомингу не различается [35]. По-видимому, возникновение родственников агрегаций связано с особенностями расселения и выживания бурозубок.

Перезимовывание у обыкновенных бурозубок происходит вблизи их летнего участка [23]. Таким образом, значимое преобладание числа родственников сеголеток на коротких дистанциях (превышение попарных дистанций между родственниками в дистанционных классах до 200 м) после перезимовывания и разноможения создает условия для возникновения “агрегаций” родственников зверьков. При такой схеме, повторяющейся постоянно, можно было бы ожидать обеднения аллельного разнообразия и фиксацию аллелей, од-

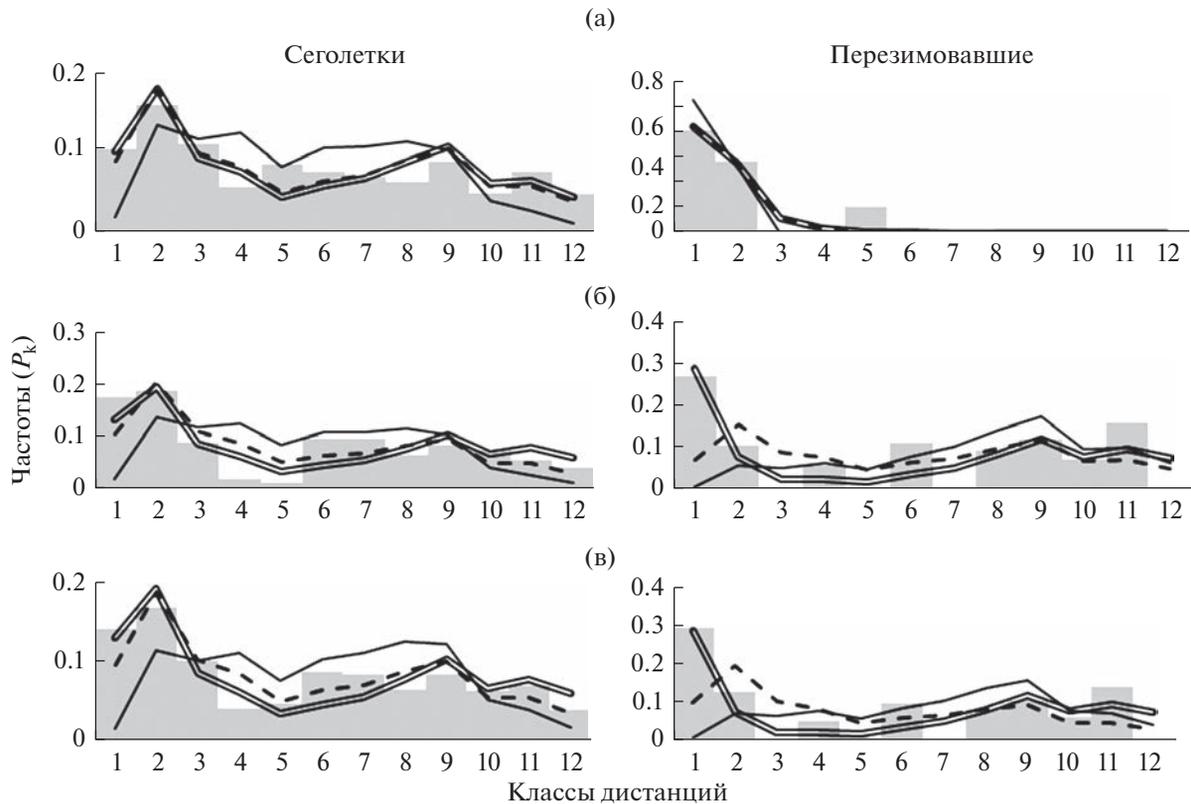


Рис. 3. Фактическое (столбики) и ожидаемое распределение парных дистанций между родственными сеголетками и перезимовавшими обыкновенными бурозубками: а – 2017 г., б – 2018 г., в – общая выборка. По оси ординат – частоты (P_k) в классах, по оси абсцисс – классы дистанций (см. рис. 2). Показаны результаты модели для наиболее совпадающих распределений (см. табл. 2): пунктирная линия – для “прямого”, сплошная – для “спирального”, двойная линия – для “смешанного” поиска.

нако практически все исследователи, напротив, подчеркивают высокое аллельное разнообразие локальных выборок обыкновенных бурозубок [36]. По-видимому, снижению аллельного разнообразия в локальных выборках препятствуют периодические депрессии численности, характерные для этого вида [21, 30, 31]. При восстановлении вымершей группировки новая композиция аллелей формируется случайно, что препятствует фиксации аллелей [27]. Поэтому следует подчеркнуть, что родственные агрегации у обыкновенных бурозубок – явление временное.

Представление о формировании временных агрегаций хорошо согласуется с результатами, полученными нами ранее при изучении генетического структурирования популяции обыкновенных бурозубок: с использованием анализа пространственной автокорреляции было показано, что достоверное повышение среднего коэффициента родственности R по сравнению с ожидаемым для случайного распространения генотипов наблюдается на дистанциях до 100–200 м [27]. Замечу, что при изучении аллельного разнообразия (по микросателлитным маркерам) обыкновенных бурозубок на месте, где проходило данное

исследование, было обнаружено достоверное различие выборок по F_{ST} , взятых на дистанциях 350–700 м. Уровень генетических различий (величина F_{ST}) не был связан с географической дистанцией между выборками [22, 27], что хорошо соответствует предположению о случайной композиции аллелей, на основе которых периодически возникает временная агрегация родственников.

Есть основание предполагать персональные различия в типе поиска. Распределение дистанций между родственниками может быть хорошо аппроксимировано моделью “прямого” поиска, но не соответствует модели “спирального” поиска. Тем не менее с использованием критерия суммы квадратов различия частот во всех рассмотренных случаях наибольшие совпадения с моделью были обнаружены при “смешанном” поиске.

Обратим внимание на то, что доля животных, расселяющихся в соответствии с моделью прямого и спирального поиска в смешанных моделях различается в разные годы. Ранее мы [21] показали, что у зверьков существуют персональные различия в исследовательской активности: более

агрессивные зверьки являются “поверхностными” исследователями. При этом показатель “тщательности” исследования (среднее время исследования нового несоциального объекта) значительно изменяется по годам [21]: в год, предшествовавший началу сбора данных (2016 г.), большинство зверьков осуществляли “поверхностное” исследование, а собственно в период работ (2017–2018 гг.) — “тщательное” исследование. В связи с этим следует отметить, что распределение дистанций для перезимовавших 2017 г. (выжившие с 2016 г.) наилучшим образом описано моделью, где доля расселяющихся зверьков с прямым поиском составляла 90%. В 2018 г., после зимы 2017 г., этот показатель уменьшился до 35% (см. табл. 1). Согласно модели “прямого” поиска, животные перемещаются в случайном направлении и оседают на первом доступном участке (являются “поверхностными” исследователями), а ведущая роль в расселении принадлежит конкуренции [19]. При “спиральном” поиске зверьки предварительно исследуют территорию (“тщательные исследователи”) и на этом основании выбирают будущий участок [20].

Соответствие модельного распределения эмпирическим данным в 2017–2018 гг. наблюдается при низких значениях коэффициента t — маленькой вероятности найти доступный участок обитания, что, вероятно, связано с высокой численностью землероек. Наблюдаемая в эти годы плотность населения (25–30 ос/га) предполагает, что среднее расстояние между центрами участков составляло 20–23 м, т.е. было меньше среднего диаметра участка. Это значит, что большинство участков перекрывались и в результате свободного пространства не оставалось. Кроме того, в 2017 и 2018 гг. мы наблюдали хорошее переживание зимы, а в этом случае зверьки уже первых выводков могут занять практически все пригодное пространство, вынуждая родившихся позже зверьков перемещаться на большие дистанции [23].

Интересно, что в моделях со смешанным типом поиска коэффициент t для одного из составляющих (прямого или спирального) типов поиска многократно выше. Это позволяет предполагать, что коэффициент связан с выживаемостью зверьков с разным типом поиска участка. В результате, с учетом полученных ранее данных по поведению, присутствие в популяции обыкновенных бурозубок особей с разными типами поиска, соотношение которых меняется по годам, представляется наиболее вероятным.

Мечта и несчастная случайность. Эффект возникновения генетической дифференциации населения важен для понимания многих биологических процессов. При отсутствии значимых внешних препятствий для перемещения зверьков возникновение “агрегаций” родственников мо-

жет быть связано с социальным ограничением вселения или со спецификой расселения [32, 33]. Обыкновенная бурозубка — низкосоциальный вид, не образующий семейных групп [34]. Это побудило нас сфокусировать внимание на возможных стратегиях поиска, определяющих дистанции и успех расселения.

Расселение обыкновенных бурозубок достаточно противоречиво. С одной стороны, ожидаемым для этих зверьков является расселение на короткие дистанции, с другой — мы имеем достаточно много примеров дальних перемещений [31]. При этом зверьки могут пересекать пространства с явно непригодными для жизни условиями. В частности, известно заселение озерных островков в Финляндии, удаленных на сотни метров от берега [37]. Землероек ловили на специальных плотиках в р. Илыч [38], причем количество плывущих зверьков было достаточно велико, так как обнаружено их регулярное присутствие в питании хариуса [39]. Распределение дистанций, полученное в настоящем исследовании, свидетельствует о случайном распространении родственников на площади радиусом по крайней мере до 1.2 км. Что заставляет землероек совершать такие далекие перемещения, являются ли они вынужденным скитанием или поиском “участка мечты”?

Пригодность участка обитания у обыкновенных бурозубок в первую очередь определяется плотностью распределения кормовых ресурсов [21, 30]. Территориальное поведение, т.е. целенаправленная охрана территории, у обыкновенных бурозубок не подтверждается [40, 41]. Перекрывание участков молодых зверьков соответствует ожиданию для случайного совмещения в пространстве при соответствующем уровне плотности, а социальные взаимодействия зверьков являются ограничивающим фактором лишь постольку, поскольку они затрудняют кормодобывание [21, 23, 30]. В результате пригодность потенциального домашнего участка оценивается зверьком по обилию кормов и плотности населения. При поверхностном исследовании, которое мы ассоциируем с “прямым” поиском, первое может быть переоценено расселяющимся животным, а второе — недооценено.

При низкой вероятности найти участок расселение на большие дистанции может стать как результатом случайных перемещений в ходе “прямого поиска”, так и итогом выбора “идеального” участка в ходе “спирального поиска”, однако шансы на выживание у зверьков с этими типами поиска различны. “Тщательное исследование” позволяет выбрать лучший по качеству участок, и выживание “тщательных исследователей” более ожидаемо. Вместе с тем такой “идеальный” участок можно и не найти. В модели СПВМ [10], по-

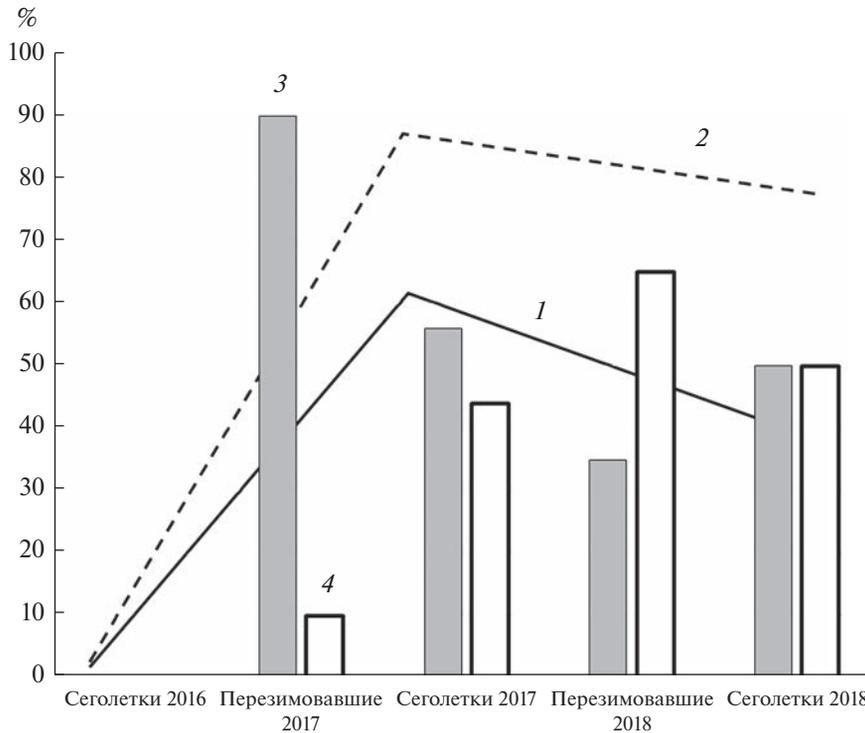


Рис. 4. Оценочное качество среды (1), “тщательность исследования” (2) и соотношение особей с разным типом поиска (3 – прямой, 4 – спиральный). Качество среды – % прироста популяционной плотности к минимальной в 2016 г. (по [23]); тщательность исследования – % прироста времени обследования нового несоциального объекта ко времени обследования в 2016 г. (по [21]).

мимо “рандомов” и “жадин”, выделены “мечтатели”. Последние характеризуются высоким качеством занятых местообитаний, средними или высокими дистанциями перемещений в средних и хороших условиях. При перемещении животные расходуют энергию, и успешное обнаружение “участка мечты” в плохих условиях менее вероятно.

Если рассматривать зверьков с “прямым поиском” как “жадин”, а со “спиральным поиском” как “мечтателей”, то у обыкновенных бурозубок ожидаемое выживание зверьков с разным типом поиска выглядит следующим образом. Если кормовые условия года невысоки и достаточные запасы корма существуют лишь на ограниченных участках (“плохая карта”, “суровая зима” в терминологии Н.И. Маркова и Е.Е. Иванко), то “мечтатели” проигрывают “жадинам”, так как последние имеют больше шансов (могут быстрее) занять ближайшие доступные участки, а территория в целом не может обеспечить далекое перемещение зверьков. В более благоприятных условиях территория доступна для дальних перемещений, но в основном заселена, что препятствует оседанию “мечтателей” рядом с местом рождения и вынуждает их далеко перемещаться. Тем не менее у мечтателей появляется шанс найти участок с наибольшими шансами для выживания. В ре-

зультате после зимовки доля мечтателей (зверьки со “спиральным” поиском) возрастает, как, например, наблюдалось в 2017 г. (см. табл. 1, перезимовавшие 2018 г.). Хорошее выживание ведет к пику численности. Известно, что при пиковой численности землеройки существенно влияют на свои кормовые ресурсы, снижая их запасы [42]. Зимой кормовые объекты зверьков не возобновляются. Таким образом, избыточная плотность приводит к деградации качества среды, “жадины” опять получают преимущество, и цикл замыкается.

Учитывая зависимость обилия обыкновенных бурозубок от обилия кормов [43] и “тщательность исследования”, оцененную в том же месте в эти же годы [21], сопоставим долю зверьков с разными типами поиска в условиях “хорошей” и “плохой” среды и соответствие их пропорции характеристике “исследования” (рис. 4).

В целом полученная иллюстрация соответствует модели Н.И. Маркова и Е.Е. Иванко [10]. Улучшение качества среды, с одной стороны, затрудняет поиск участка, так как повысилась конкуренция, но с другой — позволяет найти “участок мечты” на большом расстоянии. В итоге мы видим дальнейшее рассеивание родственных генотипов. Ранее мы предполагали [22], что генетиче-

ская целостность популяции обыкновенных бурозубок поддерживается благодаря формированию новых родственных групп (после депрессий) из общего пула, в котором аллели перемешиваются случайным образом. Выделение категории “мечтателей” хорошо объясняет природу формирование такого пула.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенный анализ ограничен двумя годами и не является достаточным для всесторонней характеристики возможных стратегий поиска подходящего участка при расселении молодых зверьков. Тем не менее на основе проанализированных данных можно сделать некоторые предварительные выводы и предложить гипотезы. Распределение родственных зверьков свидетельствует об их агрегации на дистанциях до 200 м, что существенно влияет на пространственно-генетическую структуру популяции. Анализ распределения дистанций между родственными обыкновенными бурозубками дает основание предполагать наличие в популяции особей с разными типами поиска участка. Образование родственных агрегаций, по-видимому, определяется зверьками с “прямым” типом поиска, “поверхностными исследователями”, быстро заселяющими ближайшее к месту рождения пространство.

Расселение родственников на большие дистанции можно объяснить следующим образом. Выживание более вероятно у зверьков со “спиральным” поиском — “тщательных исследователей”, выбирающих лучший участок, однако вероятность найти такой участок невысока. С точки зрения СПВМ [10], зверьков со “спиральным” типом поиска предположительно можно квалифицировать как “мечтателей”. В благоприятных условиях и при высокой численности (дефиците доступных участков) “мечтатели” вынуждены далеко перемещаться, и в итоге родственные генотипы рассеиваются по обширной территории.

Можно предполагать, что соотношение особей с разными типами поиска меняется по годам, а преимущественное выживание связано с условиями среды. С учетом характерных для обыкновенных бурозубок флуктуаций численности можно ожидать периодическое изменение аллельной композиции группировок, причем перемещение аллелей на большие расстояния происходит благодаря наличию в популяции “мечтателей”. Сочетание в популяции особей с разным типом поиска позволяет объяснять и избыток аллелей в гомозиготном состоянии, и генетическую дифференциацию популяции на коротких расстояниях (агрегации родственников), и поддержание высокого аллельного разнообразия, известные у обыкновенных бурозубок.

Работа поддержана РФФИ (проект № 19-04-00985) и программой Президиума РАН “Биоразнообразии и биологические ресурсы России”. Автор благодарен Н.И. Маркову за критические замечания и конструктивное обсуждение работы.

Все процедуры с участием животных были одобрены Биоэтическим комитетом по исследованиям на животных и людях при Институте им. Северцова РАН (разрешение № 30 от 27 февраля 2019 г.) с соблюдением всех соответствующих законов и нормативных актов.

Автор декларирует отсутствие конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Stenseth N.C., Lidicker W.Z.* The study of dispersal: a conceptual guide // *Animal Dispersal*. Dordrecht: Springer, 1992. P. 5–20.
2. *Dieckmann U., O'Hara B., Weisser W.* The evolutionary ecology of dispersal // *Trends in Ecology and Evolution*. 1999. V. 14. № 3. P. 88–90.
3. *Bowler D.E., Benton T.G.* Causes and consequences of animal dispersal strategies: relating individual behaviour to spatial dynamics // *Biological Reviews*. 2005. V. 80. № 2. P. 205–225.
4. *Clobert J., Baguette M., Benton T.G., Bullock J.M.* Dispersal ecology and evolution. Oxford: Oxford University Press, 2012. 462 p.
5. *Cayuela H., Rougemont Q., Prunier J.G.* et al. Demographic and genetic approaches to study dispersal in wild animal populations: A methodological review // *Molecular Ecology*. 2018. V. 27. № 20. P. 3976–4010.
6. *Benton T.G., Bowler D.E.* Linking dispersal to spatial dynamics // *Dispersal ecology and evolution* / Eds. Clobert J., Baguette M., Benton T.G., Bullock J.M. Oxford: Oxford University Press, 2012. P. 251–265.
7. *Ronce O.* How does it feel to be like a rolling stone? Ten questions about dispersal evolution // *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 2007. V. 38. P. 231–253.
8. *Baguette M., Stevens V.M., Clobert J.* The pros and cons of applying the movement ecology paradigm for studying animal dispersal // *Movement Ecology*. 2014. V. 2. № 1. P. 1–13.
9. *Mathysen E.* Multicausality of dispersal: a review // *Dispersal ecology and evolution*. Eds. Clobert J., Baguette M., Benton T.G., Bullock J.M. Oxford: Oxford University Press, 2012. P. 3–18.
10. *Markov N.I., Ivanko E.E.* “Perchance to dream?”: Assessing the effects of dispersal strategies on the fitness of expanding populations // *Ecological Complexity*. 2022. V. 50. P. 100987.
11. *Peakall R., Ruibal M., Lindenmayer D.B.* Spatial autocorrelation analysis offers new insights into gene flow in the Australian bush rat, *Rattus fuscipes* // *Evolution*. 2003. V. 57. № 5. P. 1182–1195.
12. *Chapman D.S., Dytham C., Oxford G.S.* Modelling population redistribution in a leaf beetle: an evaluation of alternative dispersal functions // *Journal of Animal Ecology*. 2007. V. 76. № 1. P. 36–44.

13. *Smouse P.E., Peakall R.* Spatial autocorrelation analysis of individual multiallele and multilocus genetic structure // *Heredity*. 1999. V. 82. P. 561–573.
14. *Lynch M., Ritland K.* Estimation of pairwise relatedness with molecular markers // *Genetics*. 1999. V. 152. P. 1753–1766.
15. *Wang J.* An estimator for pairwise relatedness using molecular markers // *Genetics*. 2002. V. 160. № 3. P. 1203–1215.
16. *Wang J.* Marker-based estimates of relatedness and inbreeding coefficients: an assessment of current methods // *Journal of Evolutionary Biology*. 2014. V. 27. № 3. P. 518–530.
17. *Ronce O., Clobert J.* Dispersal syndromes // *Dispersal ecology and evolution*. Eds. Clobert J., Baguette M., Benton T.G., Bullock J.M. Oxford: Oxford University Press, 2012. P. 119–138.
18. *Stevens V.M., Trochet A., Van Dyck H.* et al. How is dispersal integrated in life histories: a quantitative analysis with butterflies // *Ecol. Lett.* 2012. V. 15. P. 74–86.
19. *Murray B.G., Jr.* Dispersal in vertebrates // *Ecology*. 1967. V. 48. № 6. P. 975–978.
20. *Waser P.M.* Does competition drive dispersal? // *Ecology*. 1985. V. 66. № 4. P. 1170–1175.
21. *Shchipanov N.A., Demidova T.B.* Inter-annual fluctuations of sociability in the common shrew (*Sorex araneus* L.) as determined by a preference test: A case of balancing selection? // *Behavioural Processes*. 2022. V. 198. P. 104625.
22. *Щипанов Н.А., Артамонов А.В., Титов С.В., Павлова С.В.* Пространственно-генетическое структурирование популяции у обыкновенной бурозубки *Sorex araneus* (Lipotyphla, Mammalia): изменчивость микросателлитных маркеров // *Генетика*. 2020. Т. 56. № 8. С. 922–932.
23. *Shchipanov N.A., Demidova T.B., Artamonov A.V., Pavlova S.V.* Seasonal and interannual survivorship in the common shrew: the early bird catches the worm // *Mammalian Biology*. 2022. V. 102. № 1. P. 73–85.
24. *Smouse R.P.P., Peakall R.* GenAlEx 6.5: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research — an update // *Bioinformatics*. 2012. V. 28. № 19. P. 2537–2539.
25. *Churchfield S., Searle J.B.* Common shrew // *Mammals of the British Isles. Handbook*. 4th edn. Eds. Harris S., Yalden D.W. London: The Mammal Society, 2008. P. 257–265.
26. *Shchipanov N.A., Artamonov A.V., Demidova T.B.* Body weight as an indicator of the reproduction rate in population of the common shrew // *Mammal Research*. 2021. V. 66. № 2. P. 327–337.
27. *Shchipanov N.A., Artamonov A.V., Titov S.V., Pavlova S.V.* Fluctuating fine-scale spatial genetic structure may obscure interracial differentiation among common shrews (*Sorex araneus*, Eulipotyphla, Mammalia). *Integrative Zoology*. Sep 2. Online ahead of print. <https://doi.org/10.1111/1749-4877.12681>
28. *Калинин А.А.* Оседлая и нерезидентная составляющая численности массовых видов мелких млекопитающих по данным учета на линиях живоловок // *Зоол. журн.* 2012. Т. 91. Вып. 6. С. 759–759.
29. *Shchipanov N.A., Kalinin A.A., Demidova T.B.* et al. Population ecology of red-toothed shrews, *Sorex araneus*, *S. caecutiens*, *S. minutus*, and *S. isodon*, in Central Russia // *Advances in the biology of shrews II*. Eds. Merrit J. F., Churchfield S., Hutterer R., Sheftel B. New York: Special Publication of the International Society of Shrew Biologists, 2005. P. 201–216
30. *Щипанов Н.А.* Случайные процессы и использование территории обыкновенной бурозубкой (*Sorex araneus* L.) // *Экология*, 2021. № 2. С. 153–160.
31. *Shchipanov N.A., Zima J., Churchfield S.* Introducing the common shrew // *Shrews, chromosomes and speciation*. Eds. Searle J.B., Polly P.D., Zima J. Cambridge University Press, 2019. V. 6. P. 19–67.
32. *Beck N.R., Peakall R., Heinsohn R.* Social constraint and an absence of sex-biased dispersal drive fine-scale genetic structure in white-winged choughs // *Molecular Ecology*. 2008. V. 17. №19. P. 4346–4358.
33. *Nichols H.J., Jordan N.R., Jamie G.A.* et al. Fine-scale spatiotemporal patterns of genetic variation reflect budding dispersal coupled with strong natal philopatry in a cooperatively breeding mammal // *Molecular Ecology*. 2012. V. 21. № 21. P. 5348–5362.
34. *Rychlik L.* Evolution of social systems in shrews // *Evolution of Shrews*. Eds. Wójcik J.M., Wolsan M. Białowieża: Mammal Research Institute, 1998. P. 347–406.
35. *Купцов А.В.* Хоминг сеголеток обыкновенной (*Sorex araneus*) и средней (*Sorex caecutiens*) землероек-бурозубок (Insectivora, Soricidae) // *Зоол. журн.* 2013. Т. 92. Вып. 8. С. 941–941.
36. *Yannic G., Basset P., Horn A., Hausser J.* Gene flow between chromosomal races and species // *Shrews, chromosomes and speciation*. Eds. Searle J.B., Polly P.D., Zima J. Cambridge University Press, 2019. V. 6. P. 313–335.
37. *Hanski I., Peltonen A., Kaski L.* Natal dispersal and social dominance in the common shrew *Sorex araneus* // *Oikos*. 1991. V. 62. P. 48–58.
38. *Калинин А.А., Куприянова И.Ф.* Методика количественного учета мелких млекопитающих при миграциях через водные преграды // *Зоол. журн.* 2015. Т. 94. Вып. 3. С. 365–365.
39. *Калинин А.А., Куприянова И.Ф.* Мелкие млекопитающие в питании европейского хариуса (*Thymallus thymallus*, Thymallidae, Salmoniformes) // *Зоол. журн.* 2016. Т. 95. Вып. 6. С. 712–719.
40. *Олейниченко В.Ю.* Поведение сеголеток обыкновенной (*Sorex araneus*), средней (*Sorex caecutiens*) и малой (*Sorex minutus*) бурозубок на освоенной и чужой территориях // *Зоол. журн.* 2007. Т. 86. Вып. 10. С. 1259–1271.
41. *Олейниченко В.Ю.* Поведенческие взаимоотношения взрослых самок обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus*) с конспецификами на освоенной территории // *Известия РАН. Серия биологич.* 2012. № 4. С. 412–420.
42. *Ивантер Э.В., Макаров А.М.* Территориальная экология землероек-бурозубок (Insectivora, Sorex). Петрозаводск: ПетрГУ, 2001. 272 с.
43. *Лукьянова Л.Е., Ухова Н.Л., Ухова О.В., Городилова Ю.В.* Население обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus*, Eulipotyphla) и кормообеспеченность ее местообитаний в экологической контрастной среде // *Экология*. 2021. № 4. С. 298–311.

ОЦЕНКА ГРАНИЦ ТОЛЕРАНТНОГО ДИАПАЗОНА, ОПТИМАЛЬНОЙ, КРИТИЧЕСКИ НИЗКОЙ И ВЫСОКОЙ ЗОН СОЛЕННОСТИ ПО ПОКАЗАТЕЛЯМ ОСМОТИЧЕСКОГО И ИОННОГО ГОМЕОСТАЗА *DREISSENA POLYMORPHA*

© 2023 г. В. И. Мартемьянов*

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

*e-mail: martem@ibiw.ru

Поступила в редакцию 31.03.2022 г.

После доработки 18.11.2022 г.

Принята к публикации 21.11.2022 г.

Соленость является одним из ведущих экологических факторов, влияющих на распределение *Dreissena polymorpha* в природных условиях. Данные по толерантному диапазону солености, полученные предшественниками как в полевых условиях, так и при экспериментальных исследованиях, существенно различаются. Это затрудняет оценку возможного ареала распространения дрейссены в природных условиях и прогнозирование возможности ее интродукции в новые водоемы. Используя показатели осмотического и ионного гомеостаза как метода исследования, мы попытались оценить толерантный диапазон, оптимальную, критически низкую и критически высокую зоны солености для *D. polymorpha*. Полученные результаты могут быть использованы для прогноза ареала распределения дрейссены в природе, а также для оценки физиологического состояния моллюсков в природных и лабораторных условиях.

Ключевые слова: толерантный диапазон, оптимальная, критически низкая и критически высокая зона солености, осмотический и ионный гомеостаз

DOI: 10.31857/S0367059723020087, **EDN:** MXTCOZ

Закон толерантности Шелфорда является базовым принципом экологии, согласно которому любой экологический фактор имеет определенный предел, внутри которого может осуществляться поддержание жизнедеятельности того или иного вида организмов. Зависимость какого-либо интегрального показателя от фактора среды графически отображают в виде куполообразной кривой. Внутри толерантного диапазона выделяют оптимальную зону, по обе стороны которой находятся зоны низкой плотности и выживаемости организмов. Изображаемые кривые представляют собой модели, формально отражающие взаимосвязь между фактором и тем или иным интегральным показателем в виде обобщенных представлений [1].

Соленость является одним из наиболее важных факторов окружающей среды, влияющим на распределение и плотность [2, 3], толерантность [4, 5], рост [6], способность к оплодотворению яйцеклеток [7], осмотическую и ионную регуляцию [8–11] популяций дрейссены. *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) обнаружена в эстуарных зонах рек и побережьях Северного Каспия, Север-

ного Приазовья, Северного Причерноморья [3], Финского залива Балтийского моря [12], Северного моря [13, 14], в эстуариях рек Святого Лаврентия [15, 16] и Гудзон [17] в Северной Америке.

В лабораторных условиях показано, что минимальная соленость, необходимая для жизнедеятельности *D. polymorpha*, различается на порядок — от 0.004 г/л [11] до 0.041 [8] и 0.045 г/л [18]. В опытах по выживанию верхняя граница толерантного диапазона солености для *D. polymorpha* представляет ряд 1.755 [8], 4 [4], 6.0 [14], 8.1 [18] и 10 г/л [6]. В природных условиях максимальная соленость, где она встречалась, составляла 0.6 [13], 4.5 [12], 5 [17] и 14–15 г/л [19]. В работе [3] обобщены данные различных исследователей, которые показали, что верхний предел солености для *D. polymorpha* находится между 4–6.2 г/л.

Таким образом, результаты по нижним и верхним границам толерантного диапазона солености для *D. polymorpha* существенно различаются между собой. Причина этих различий остается неясной. Данные по оптимальной и критическим (неблагоприятным) зонам солености отсутствуют в литературе. Необходимы физиологические кри-

терии, которые позволили бы разграничить толерантный диапазон, оптимальную и критические зоны солёности. Показано [20–22], что в определенной зоне солёности показатели водно-солевого гомеостаза рыб не зависят от фактора среды, поддерживаясь в узких пределах и отражая норму реакции. В критически низкой и высокой зонах солёности показатели водно-солевого гомеостаза резко отклоняются от нормы. Это свойство показателей гомеостаза позволяет использовать их в качестве критерия для разграничения границ толерантного диапазона, оптимума (норму) и критических зон.

Цель настоящей работы – оценить границы толерантного диапазона, оптимальную (норму), критически низкую и высокую зоны солёности посредством показателей осмотического и ионного гомеостаза *Dreissena polymorpha*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Моллюсков *D. polymorpha* собрали 08.09.2014 г. в месте слияния р. Сутка с р. Волга. Данный участок находится в зоне постоянного подпора со стороны Волжского плеса Рыбинского водохранилища. Сразу после изъятия дружки дрейссены из воды у 8 особей были взяты пробы гемолимфы и помещены в пластиковые пробирки с плотно закрывающимися крышечками. Животных доставили в лабораторию и поместили в пластиковую ванну размером 2 × 2 м, наполненную прудовой водой. Моллюсков акклиматизировали к лабораторным условиям в течение 14 сут.

При проведении эксперимента использовали 12 аквариумов объемом по 12 л. После акклиматизации дрейссены к лабораторным условиям, перед началом эксперимента 23.09.2014 г., в один аквариум было налито 2 л воды и 3 л дистиллята, в остальные было добавлено по 10 л прудовой воды. Затем дружки извлекали из ванны, бритвой срезали биссус в местах прикрепления моллюсков и помещали в каждый аквариум по 8 особей близкого размера (в среднем 22.5 мм). Через неделю (30.09.2014 г.) после посадки моллюсков в емкости в первый аквариум стали приливать 4 раза в сутки по 250 мл дистиллированной воды до достижения общего объема 10 л. В результате прудовая вода была разбавлена в 5 раз. Затем моллюсков акклиматизировали к разбавленной воде в течение 3 недель. Во втором аквариуме моллюсков в течение 3 недель содержали в прудовой воде. В другие 10 аквариумов через неделю после посадки животных в емкости стали добавлять по 100 мг хлористого натрия 5 раз в сутки. При достижении заданной солёности (см. табл. 1) добавку соли прекращали. При заданных постоянных условиях моллюсков содержали не менее 3 недель. Опыты были проведены в период с 23.09.2014 г. по

26.10.2014 г. Химические показатели воды и варианты опыта приведены в табл. 1.

После акклиматизации моллюсков к постоянным условиям их поочередно извлекали из аквариумов, каждую особь вскрывали, фильтровальной бумагой удаляли воду из мантийной полости. Затем пастеровской пипеткой частично отслаивали мантию от стенки раковины, образуя полость, в которой скапливалась гемолимфа. Ее отсасывали пастеровской пипеткой и помещали в пластиковые пробирки. Для определения ионов натрия, калия, магния гемолимфу разводили бидистиллированной водой в 100 раз, а для кальция – в 200 раз.

Воду в аквариумах аэрировали за счет подачи воздуха от компрессора. Температура воды в ходе экспериментов составила 14–15°C. Длина раковин моллюсков находилась в пределах 19–27 мм (22.5 ± 0.7 мм).

Осмолярность (общая концентрация ионов) растворов определяли кондуктометрическим методом [23] при использовании платиновых электродов (две пластины по 1 см² с расстоянием между ними 1 см), соединенных с реохордным мостом Р-38, питаемым переменным током. Этот метод особенно ценен при анализе очень слабых растворов. Концентрацию натрия и калия в пробах определяли, используя пропан, на пламенном спектрофотометре Flapho-4, кальция и магния измеряли в воздушно-ацетиленовом пламени в абсорбционном режиме на атомно-абсорбционном спектрофотометре ААС-1 (фирма Carl Zeiss, Jena, Германия). Осмолярность гемолимфы выражали в мОсм/л, концентрацию ионов – в ммоль/л.

Данные обрабатывали статистически. Средние значения и их стандартные ошибки рассчитывали с помощью программы Microsoft Excel 10. Связь между солёностью среды и изучаемыми показателями гемолимфы дрейссены оценивали по величине коэффициента ранговой корреляции Спирмена (r_s), а для выборок менее 5 для определения значимости различий с вероятностью $p \leq 0.05$ применяли t-критерий Стьюдента с поправкой Бонферрони, используя программу STATISTICA 10.

РЕЗУЛЬТАТЫ

При концентрации натрия в воде 43 ммоль/л (2.5 г/л NaCl) в конце эксперимента выжили только 2 особи. В остальных вариантах опыта гибели моллюсков не наблюдалось.

Осмолярность. В диапазоне солёности 0.014–1.287 г/л осмолярность гемолимфы у *D. polymorpha* не зависела от фактора среды ($r_s = -0.143$), поддерживаясь в узкой зоне 59.1–67.1 (в среднем 62.3 ± 0.6) мОсм/л (табл. 2). Уменьшение солёности от 0.014 до предельно низкой величины 0.004 г/л сопровождалось достоверным снижением осмоляр-

Таблица 1. Соленость и содержание Na, K, Ca, Mg в экспериментальных средах

Условия	Соленость, г/л	Содержание, ммоль/л			
		Na	K	Ca	Mg
Дв*	0.004	0.071	0.0015	0.3	0.01
A1(Пв + Дв)	0.005	0.086	0.02	0.31	0.12
устье р. Сутка	0.014	0.24	0.05	1.1	0.37
устье р. Сутка**	0.016	0.28	0.05	1.24	0.37
Артв*	0.022	0.38	0.05	1.6	0.44
A2Пв	0.022	0.38	0.09	1.48	0.62
A3(Пв + NaCl)	0.058	1	0.09	1.48	0.62
A4(Пв + NaCl)	0.234	4	0.09	1.48	0.62
A5(Пв + NaCl)	0.468	8	0.09	1.48	0.62
A6(Пв + NaCl)	0.702	12	0.09	1.48	0.62
A7(Пв + NaCl)	0.936	16	0.09	1.48	0.62
Артв + Мс*	1.269	21.7	0.88	6.4	2.7
A8(Пв + NaCl)	1.287	22	0.09	1.48	0.62
A9(Пв + NaCl)	1.579	27	0.09	1.48	0.62
A10(Пв + NaCl)	1.813	31	0.09	1.48	0.62
A11(Пв + NaCl)	2.281	39	0.09	1.48	0.62
A12(Пв + NaCl)	2.515	43	0.09	1.48	0.62

Примечание. Ранее полученные данные: * [11]; ** [28]; Дв – дистиллированная вода; Пв – прудовая вода; Артв – артезианская вода; Мс – морская соль; А1 – А12 – № аквариумов.

ности гемолимфы до минимальной величины (см. табл. 2). В интервале 1.287–2.281 г/л у *D. polymorpha* наблюдалось достоверное увеличение осмолярности гемолимфы до 115.8 мОсм/л, а при солености выше 2.281 г/л она не изменялась.

Натрий. У дрейссены в зоне солености 0.014–1.287 г/л содержание натрия в гемолимфе поддерживалось в узких пределах – 18.5–26.8 ммоль/л (см. табл. 2). Снижение солености от 0.014 до предельно низкой величины 0.004 г/л сопровождалось достоверным уменьшением концентрации натрия в гемолимфе до минимальной величины. В диапазоне солености 1.287–2.281 г/л концентрация натрия в гемолимфе дрейссены достоверно повышалась ($r_s = 1$) до 46.4 ммоль/л (см. табл. 2), а при более высокой солености (2.515 г/л) не изменялась.

Градиент концентрации натрия между гемолимфой и средой. Расчеты показали, что у дрейссен, акклимированных в интервале 0.014–1.287 г/л, наблюдалось снижение градиента концентрации натрия между гемолимфой и средой от 18–22 до 4–7 ммоль/л. Этот градиент сохранялся на стабильном уровне у моллюсков, акклимированных в интервале солености 1.287–2.281 г/л. При солености среды выше 2.281 г/л градиент натрия приближался к достижению равенства между гемолимфой и средой.

Калий. Моллюски, акклимированные к солености 0.004 г/л, поддерживали наиболее низкую концентрацию калия в гемолимфе (см. табл. 2). В интервале солености 0.005–0.936 г/л концентрация калия в гемолимфе дрейссены не зависела от фактора среды и поддерживалась в пределах 0.58–0.75 ммоль/л. В зоне солености 1.287–2.281 г/л концентрация калия в гемолимфе также не зависела от фактора среды, однако поддерживалась на достоверно более низких значениях – 0.40–0.53 ммоль/л.

Кальций. Максимальная концентрация кальция в гемолимфе поддерживалась при предельно низкой солености 0.004 г/л (см. табл. 2). В природной воде соленостью 0.014–0.022 г/л *D. polymorpha* регулировала содержание кальция в гемолимфе на постоянном уровне 8.2 ± 0.32 ммоль/л. У дрейссены, акклимированной к разбавленной природной воде соленостью 0.005 г/л, концентрация кальция в гемолимфе поддерживалась на достоверно более низком уровне. В природной воде с добавками хлористого натрия в диапазоне 0.058–1.813 г/л концентрация кальция в гемолимфе дрейссены не зависела от солености воды и находилась на низком стабильном уровне 4.5 ± 0.12 ммоль/л (см. табл. 2). На верхней границе толерантного диапазона солености 2.281 г/л концентрация

Таблица 2. Осмолярность и содержание катионов в гемолимфе *Dreissena polymorpha* в зависимости от солености воды

Среда		Осмолярность, мОсм/л	Гемолимфа, ммоль/л			
Соленость, NaCl			Na	K	Ca	Mg
г/л	ммоль/л					
0.004*	0.071	47.5 ± 1 ^d	10.6 ± 0.8 ^d	0.24 ± 0.02 ^d	12.7 ± 0.5 ^d	0.07 ± 0.01 ^d
0.005	0.086	52.8 ± 2 ^d	11.8 ± 0.8 ^d	0.63 ± 0.04	5.8 ± 0.2	0.32 ± 0.02 ^d
0.014	0.24	59.7 ± 2	19.1 ± 0.7	0.89 ± 0.12	8.0 ± 0.5	1.64 ± 0.09
0.016**	0.28	59.2 ± 1	19.1 ± 0.3	0.81 ± 0.06	8.0 ± 0.3	1.57 ± 0.05
0.022*	0.38	—	18.3 ± 0.7	0.6 ± 0.07	9.7 ± 0.4	1.18 ± 0.06
0.022	0.38	65.8 ± 1	22.5 ± 0.6	0.63 ± 0.03	8.4 ± 0.7	1.53 ± 0.08
0.058	1	63.2 ± 3	19.9 ± 0.4	0.63 ± 0.04	4.6 ± 0.2	1.58 ± 0.08
0.234	4	62.3 ± 1	20.6 ± 0.6	0.70 ± 0.03	4.2 ± 0.1	1.77 ± 0.06
0.468	8	63.4 ± 2	21.6 ± 0.6	0.67 ± 0.05	4.5 ± 0.3	1.62 ± 0.05
0.702	12	63.6 ± 2	23.8 ± 0.7	0.70 ± 0.05	4.8 ± 0.2	1.81 ± 0.06
0.936	16	60.3 ± 1	25.6 ± 0.4	0.63 ± 0.05	4.7 ± 0.2	1.61 ± 0.07
1.269*	21.7	—	27.7 ± 0.8	0.97 ± 0.09	8.2 ± 0.4	2.96 ± 0.10
1.287	22	65.1 ± 1	26.3 ± 0.5	0.46 ± 0.02	3.4 ± 0.2	1.49 ± 0.08
1.579	27	75.5 ± 1 ^d	34.0 ± 0.8 ^d	0.44 ± 0.04	3.9 ± 0.2	1.45 ± 0.08
1.813	31	81.1 ± 2 ^d	35.4 ± 0.5 ^d	0.51 ± 0.02	3.9 ± 0.3	1.41 ± 0.09
2.281	39	114.0 ± 2 ^d	45.8 ± 0.6 ^d	0.49 ± 0.03	7.2 ± 0.5	1.34 ± 0.07
2.515	43	118.9 ± 5 ^d	45.6 ± 0.4 ^d	0.51	7.2 ± 0.3	1.57 ± 0.06

Примечание. Ранее полученные данные: * [11]; ** [28]; ^d – достоверные различия ($p < 0.05$) по отношению к норме (оптимуму).

кальция в гемолимфе дрейссены поддерживалась на достоверно более высоком уровне.

Магний. В интервале солености 0.014–2.281 г/л содержание магния в гемолимфе *D. polymorpha* поддерживалось в пределах 1.27–1.87 ммоль/л (см. табл. 2). Снижение солености от 0.014 г/л до предельно низкой величины 0.004 г/л сопровождалось существенным уменьшением концентрации магния в гемолимфе – до предельного значения.

ОБСУЖДЕНИЕ

Оптимальная зона солености. Основой жизнедеятельности любого организма является способность поддерживать параметры осмотического и ионного гомеостаза внутренней среды на стабильном уровне в широких диапазонах того или иного фактора среды. Это создает оптимальные условия для функционирования клеток различных тканей и органов организма независимо от внешних условий [20–22, 24, 25]. Полученные результаты (табл. 2) свидетельствуют о том, что в интервале солености 0.014–1.287 г/л показатели осмотического и ионного гомеостаза гемолимфы дрейссены не зависят от солености среды и поддерживаются в узких пределах, отражая норму ре-

акции. Следовательно, данный интервал солености является оптимальным для дрейссены.

Критически низкая зона солености. Ранее было показано [11], что после посадки *D. polymorpha* в дистиллированную воду в ходе эксперимента наблюдалось повышение концентрации ионов натрия, калия, кальция, магния в воде за счет их потери из организма. При достижении определенных значений концентрации ионов в воде (натрия – 0.07, калия – 0.0015, кальция – 0.3 и магния – 0.01 ммоль/л) потери электролитов прекращались, указывая на установление ионного баланса между организмом и средой. Эти предельно низкие концентрации ионов в среде определяют нижнюю границу толерантного диапазона солености для *D. polymorpha* в пресноводных водоемах. В лабораторных условиях выявлено, что нижняя граница солености, необходимая для жизнедеятельности *D. polymorpha*, составляет 0.041 [8] и 0.045 г/л [18]. Наши данные показывают, что минимальная соленость, необходимая для поддержания ионного баланса между организмом дрейссены и внешней средой, на порядок ниже – 0.004 г/л. Разведение прудовой воды в 5 раз приводит к снижению концентрации ионов в воде и, как следствие, солености фактически до предельных значений (см. табл. 2).

Нижняя граница оптимального интервала солености составляет 0.014 г/л (см. табл. 2). Интервал солености между нижними границами толерантного и оптимального диапазонов 0.004–0.014 г/л представляет собой критически низкую зону. По отношению к оптимальной солености в критически низкой зоне происходит снижение осмолярности, содержания натрия, калия и магния в гемолимфе дрейссены до критически низких значений на нижней границе толерантного диапазона (см. табл. 2). В природных водоемах, где соленость воды соответствует критическим значениям, следует ожидать появление неустойчивых популяций дрейссены низкой плотности. Такие популяции уязвимы к разведению воды во время сильных паводков.

Критически высокая зона солености. Верхняя граница оптимального интервала солености составляет 1.287 г/л (см. табл. 2). Интервал солености между верхними границами оптимального и толерантного диапазонов (1.287–2.281 г/л) представляет собой критически высокую зону. По отношению к оптимальной солености в критически высокой зоне происходит увеличение осмолярности и содержания натрия в гемолимфе дрейссены до критически высоких значений на верхней границе толерантного диапазона (см. табл. 2). Такая реакция дрейссены на повышение солености обусловлена особенностями водного обмена. Содержание солей, особенно натрия, хлора и кальция, в гемолимфе существенно выше, чем в пресной воде. Вследствие этого между моллюсками и наружной средой создается осмотический градиент, способствующий диффузии воды внутрь организма.

Ток воды (осмос) пропорционален градиенту осмотической концентрации (осмолярности) между внутренней и внешней средой [25]. Увеличение солености воды в оптимальном интервале 0.014–1.287 г/л сопровождается снижением градиента концентрации ионов натрия между гемолимфой дрейссены и средой до определенной минимальной величины. В соответствующей пропорции падает осмотический градиент между организмом моллюсков и средой. Такая ситуация ведет к уменьшению диффузии воды в организм.

Повышение солености в критически высокой зоне (1.287–2.281 г/л) сопровождается пропорциональным увеличением осмолярности и концентрации натрия в гемолимфе дрейссены до предельной величины (см. табл. 2). Этот процесс позволяет поддерживать между организмом и средой осмотический градиент, который способствует поступлению определенного количества воды, необходимой для формирования мочи, с которой выводятся продукты обмена. Минимальный градиент концентрации натрия между организмом и сре-

дой регулируется у дрейссены в зоне критически высокой солености в пределах 3.8–7.8 ммоль/л.

При более высокой солености (2.515 г/л) повышения осмолярности и уровня натрия в гемолимфе дрейссены не наблюдалось (см. табл. 2). Это указывает на то, что дальнейшее увеличение осмолярности и содержания натрия в гемолимфе является несовместимым с жизнедеятельностью клеток организма. Отсутствие повышения осмолярности и содержания натрия в гемолимфе приводит к осмотическому равновесию между организмом и средой. В таком состоянии приток воды в организм отсутствует, что препятствует почкам формировать мочу и выводить с ней продукты обмена.

Следовательно, верхняя граница толерантного диапазона солености 2.281 г/л (39 ммоль/л Na), с одной стороны, определяется предельными значениями осмолярности (115.8 мОсм/л) и концентрации натрия (46.4 ммоль/л) в гемолимфе дрейссены, при которых возможно функционирование клеток различных органов и тканей, с другой стороны – необходимостью наличия осмотического градиента между организмом и средой (в среднем 6 ммоль/л натрия), чтобы обеспечить приток воды в организм, необходимой для формирования мочи.

Таким образом, дрейссена не может осуществлять жизнедеятельность в условиях осмотического равновесия со средой. Поэтому моллюски могут выживать только в том диапазоне солености, в котором они способны поддерживать осмолярность и концентрацию натрия во внутренней среде выше по отношению к внешней солености. Такой тип осмотической и ионной регуляции представляет собой критерий пресноводного образа жизни и происхождения вида. Сходный тип осмотической и ионной регуляции проявляется в толерантном диапазоне солености у пресноводных рыб [21, 26].

В лабораторных условиях при проведении экспериментов с соленостью в качестве среды используют пресную воду с добавками хлористого натрия [8, 9, наше исследование] либо морской соли [10, 11]. При использовании хлористого натрия концентрация калия, кальция и магния в воде остается на стабильных уровнях. Повышение солености среды за счет добавок хлористого натрия не вызывает каких-либо изменений концентрации калия, кальция и магния в гемолимфе дрейссены (см. табл. 2). В морской соли содержатся калий, кальций и магний. Повышение солености воды за счет добавок морской соли вызывает увеличение концентрации калия, кальция, магния в среде и, как следствие, в гемолимфе [10, 11]. Например, при близкой солености (1.269 и 1.287 г/л; табл. 2) содержание натрия в гемолимфе не зависит от типа используемой соли, тогда как концентрация калия, кальция и магния выше во

внутренней среде дрейссены в воде с морской солью. Сравнение результатов показывает, что влияние хлористого натрия на организм дрейссены проявляется отдельно от других ионов.

Популяции *D. polymorpha* встречаются в эстуарных зонах рек и побережьях ряда морей [3, 12–17], где происходит смешивание пресных и солоноватых вод, образуя определенные градиенты солёности. Мы предполагаем, что при сходной солёности осмолярность и концентрация натрия в гемолимфе разных популяций дрейссены, обитающей в солоноватой воде, будет сходной с полученной в нашем исследовании (см. табл. 2), тогда как калия, кальция и магния может быть несколько выше из-за более высокого их содержания в солоноватой воде. Для выяснения этого предположения необходимо изучить осмолярность и концентрации различных ионов в гемолимфе *D. polymorpha*, обитающей в солоноватой воде эстуарных зон рек и побережьях морей.

Показатели осмотического и ионного гомеостаза *D. polymorpha* интенсивно изучались группой американских исследователей [8–10, 30, 31]. В экспериментах авторы в качестве контроля всегда использовали прудовую воду сходного ионного состава солёностью 0.04 г/л, которая по нашей классификации входит в оптимальный интервал. Осмолярность, а также концентрация натрия и магния в гемолимфе в ряде случаев поддерживалась на уровнях, характерных для критически низкой зоны солёности. Обычно аналогичные значения характерны для животных в состоянии стресса [27–29].

Толерантные диапазоны солёности, полученные разными исследователями [3, 4, 6, 8, 11–14, 17–19], существенно различаются между собой. Основа таких различий остается неясной. Обращает на себя внимание использование разных методик, приемов и показателей. При этом неотъемлемой частью в ходе проведения экспериментов являются отлов животных в природных условиях, а также различные манипуляции в лаборатории, связанные с изъятием животных из одной емкости и перемещением их в другие, отличающиеся по солёности среды. Подобные процедуры и резкие перепады используемого фактора среды вызывают стресс, который сопровождается в пределах недели и более достоверными изменениями содержания натрия, калия, кальция и магния во внутренней среде и тканях организма [27–29]. В опытах продолжительностью не более недели регистрируемые показатели определяются, как правило, на фоне стресса, когда изучаемые параметры еще не достигают стабильных значений. Такие данные существенно различаются между собой [27].

Во избежание ошибок, связанных со стрессом, необходима стандартизация методов. При исследовании

в природной среде пробы гемолимфы от дрейссены необходимо брать сразу после быстрого изъятия дразы из воды, когда изучаемые показатели не успевают существенно измениться. Данные, полученные таким способом с 20-летним интервалом, для популяции дрейссены, обитающей в устье р. Сутка, идентичны между собой (см. табл. 2, строки 3, 4). В случае невозможности взятия проб сразу после отлова животных следует транспортировать в лабораторию и акклиматизировать к постоянным условиям не менее 2–3 недель. При проведении опытов в лабораторных условиях в начальный период осуществляют добавки в экспериментальные емкости морской соли или хлористого натрия до определенных концентраций. После достижения требуемой солёности животных необходимо акклиматизировать к постоянным значениям фактора среды не менее 2–3 недель, чтобы изучаемые показатели стабилизировались на постоянных уровнях.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Установлено, что в интервале солёности 0.004–2.281 г/л показатели осмотического и ионного гомеостаза дрейссены поддерживаются в определенных пределах, совместимых с жизнедеятельностью организма, характеризуя толерантный диапазон. В интервале солёности 0.014–1.287 г/л показатели осмотического и ионного гомеостаза гемолимфы дрейссены независимы от фактора среды регулируются в узких пределах, отражая оптимальную зону. В интервале солёности 0.004–0.014 г/л происходит существенное снижение осмолярности, содержания натрия, калия и магния в гемолимфе дрейссены до предельно низких значений, представляя критически низкую зону. В интервале солёности 1.287–2.281 г/л наблюдается пропорциональное увеличение осмолярности и содержания натрия в гемолимфе дрейссены до предельно высоких значений, характеризуя критически высокую зону. Используя полученные результаты и имея данные о солёности воды в различных водоемах, можно представить возможный географический ареал изучаемого вида, а также осуществлять прогноз о дальнейшем расселении популяций. Результаты можно использовать для оценки физиологического состояния дрейссены и качества среды в природных и лабораторных условиях.

Работа выполнена в рамках государственного задания по теме № 121051100109-1.

Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

Все применимые международные, национальные и/или институциональные принципы ухода и использования животных были соблюдены.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Davis A., Clegg C.J.* Biology for the IB Diploma Study and Revision Guide. London: Hachette UK, 2017. 320 p.
2. *Некрасова М.Я.* Эколого-биологическая характеристика доминирующих видов зообентоса в Таганрогском заливе Азовского моря // Гидробиол. журн. 1971. Т. 7. № 6. С. 49–55.
3. *Karatayev A., Burlakova L., Padilla D.* Physical factors that limit the distribution and abundance of *Dreissena polymorpha* (Pall.) // J. Shellfish Res. 1998. V. 17. № 4. P. 1219–1235.
4. *Kilgour B.W., Mackie G.L., Baker M.A.* Effects of salinity on the condition and survival of zebra mussels (*Dreissena polymorpha*) // Estuaries. 1994. V. 17. № 2. P. 385–393. <https://doi.org/10.2307/1352671>
5. *McMahon R.F.* The Physiological ecology of the zebra mussel, *Dreissena polymorpha*, in North America and Europe // Amer. Zool. 1996. V. 36. P. 339–363. <https://doi.org/10.1093/icb/36.3.339>
6. *Карневич А.Ф.* Особенности размножения и роста двустворчатых моллюсков солоноватоводных морей СССР // Экология беспозвоночных южных морей СССР. М.: Наука, 1964. С. 3–60.
7. *Fong P.P., Kyojuka K., Duncan J.* et al. The effect of salinity and temperature on spawning and fertilization in the zebra mussel *Dreissena polymorpha* (Pallas) from North America // Biol. Bull. 1995. V. 189. № 3. P. 320–329. <https://doi.org/10.2307/1542149>
8. *Horohov J., Silverman H., Lynn J. W., Dietz T. H.* Ion Transport in the freshwater zebra mussel, *Dreissena polymorpha* // Biol. Bull. 1992. V. 183. № 2. P. 297–303. <https://doi.org/10.2307/1542216>
9. *Dietz T.H., Wilcox S.J., Silverman H., Byrne R.A.* Effects of hyperosmotic challenge on the freshwater bivalve *Dreissena polymorpha*: importance of K⁺ // Can. J. Zool. 1997. V. 75. № 5. P. 697–705. <https://doi.org/10.1139/z97-090>
10. *Byrne R.A., Dietz T.H.* Ionic and acid-base consequences of exposure to increased salinity in the zebra mussel, *Dreissena polymorpha* // Biol. Bull. 2006. V. 211. P. 66–75.
11. *Мартемьянов В.И.* Влияние минерального состава внешней среды на показатели водно-солевого обмена вселившейся в Рыбинское водохранилище дрейссены *Dreissena polymorpha* Pallas // Росс. журн. биол. инвазий. 2011. № 2. С. 120–134. [*Martemyanov V.I.* Influence of environmental mineral composition on the indices of water – salt metabolism in *Dreissena polymorpha* Pallas introduced in the Rybinsk reservoir // Russ. J. Biol. Invasions. 2011. V. 2. P. 213–222. <http://dx.doi.org/10.1134/S207511171103009X>]
12. *Antsulevich A.E., Valipakka P., Vaittinen J.* How are the zebra mussels doing in the Gulf of Finland? // Proc. Estonian Acad. Sci. Biol. Ecol. 2003. V. 52. № 3. P. 268–283.
13. *Wolff W.J.* The mollusca of the estuarine region of the rivers Rhine, Meuse and Scheldt in relation to the hydrography of the area. II. The Dreissenidae // Basteria. 1969. V. 33. № 5–6. P. 93–103.
14. *van der Gaag M., van der Velde G., Wijnhoven S.* et al. Salinity as a barrier for ship hull-related dispersal and invasiveness of dreissenid and mytilid bivalves // Mar. Biol. 2016. V. 163: 147. <https://doi.org/10.1007/s00227-016-2926-7>
15. *Mellina E., Rasmussen J.B.* Patterns in the distribution and abundance of zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) in rivers and lakes in relation to substrate and other physicochemical factors // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1994. V. 51. № 5. P. 1024–1036. <https://doi.org/10.1139/f94-102>
16. *Strayer D.L., Smith L.C.* Distribution of the zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) in estuaries and brackish waters // Zebra mussels: Biology, impacts, and control. Eds. Nalepa T.F. and Schloesser D.W. Lewis Publishers, CRC Press, Boca Raton, Florida, 1993. P. 715–727.
17. *Walton W.C.* Occurrence of zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) in the oligohaline Hudson River, New York // Estuaries. 1996. V. 19. № 3. P. 612–618. <https://doi.org/10.2307/1352521>
18. *Berezina N.A.* Tolerance of freshwater invertebrates to changes in water salinity // Russ. J. Ecol. 2003. V. 34. P. 261–266. <https://doi.org/10.1023/A:1024597832095>
19. *Orlova M., Khlebovich V.V., Komendantov A.Y.* Potential euryhalinity of *Dreissena polymorpha* (Pallas) and *Dreissena bugensis* (Andr.) // Russ. J. Aquat. Ecol. 1998. № 7. P. 17–28.
20. *Мартемьянов В.И.* Механизмы регуляции клеточного объема эритроцитов карпа *Cyprinus carpio* (Cyprinidae) при повышении осмотической концентрации плазмы крови у рыб в зоне критической солености // Вопр. ихтиол. 2017. Т. 57. № 2. С. 223–229. [*Martemyanov V.I.* Mechanisms of regulation of erythrocyte volume in common carp *Cyprinus carpio* (Cyprinidae) at increase in the osmotic concentration of blood plasma within the zone of critical water salinity // J. Ichthyol. 2017. V. 57. № 2. P. 306–312. <https://doi.org/10.1134/S0032945217020114>]
<https://doi.org/10.7868/S004287521702014X>
21. *Мартемьянов В.И., Борисовская Е.В.* Показатели водно-солевого обмена у вселившегося в Рыбинское водохранилище бычка-цуцика *Proterorhinus marmoratus* Pallas и аборигенного карпа *Cyprinus carpio* L. в зависимости от солености среды // Росс. журн. биол. инвазий. 2012. № 1. С. 46–57. [*Martemyanov V.I., Borisovskaya E.V.* Indices of salt and water metabolism in tubenose goby *Proterorhinus marmoratus* Pallas, introduced into Rybinsk reservoir, and in indigenous carp *Cyprinus carpio* L. depending on environmental salinity // Russ. J. Biol. Invasions. 2012. V. 3. № 2. P. 110–117. <https://doi.org/10.1134/S2075111712020075>]
<https://doi.org/10.13140/2.1.2316.5442>
22. *Martemyanov V.I., Poddubnaya N.Y.* Volume regulation of muscle cells in the carp *Cyprinus carpio* in response to hypernatremia // Bratisl. Med. J. 2019. V. 120. № 1. P. 52–57. https://doi.org/10.4149/BLL_2019_008
23. *Хлебович В.В.* Критическая соленость биологических процессов. Л.: Наука, 1974. 236 с.
24. *Somero G.N.* Protons, osmolytes, and fitness of internal milieu for protein function // Am. J. Physiol. 1986.

- V. 251. № 2. R197–R213.
<https://doi.org/10.1152/ajpregu.1986.251.2.R197>
25. *Проссер Л.* Сравнительная физиология животных. М.: Мир, 1977. Т. 1. 608 с.
26. *Мартемьянов В.И.* Оценка статуса рыб по отношению к солености среды на основе типов осмотической и ионной регуляции // Труды Зоол. ин-та РАН. Приложение № 3. 2013. С. 175–181.
27. *Мартемьянов В.И.* Стресс как источник ошибок при эколого-физиологических и биохимических исследованиях рыб // Оценка погрешностей методов гидробиологических и ихтиологических исследований. Рыбинск: ИБВВ РАН, 1982. С. 124–134.
28. *Martemyanov V.I.* The dynamics of the sodium, potassium, calcium, magnesium contents in the fresh water mollusc zebra mussel *Dreissena polymorpha* during stress // J. Evol. Biochem. Physiol. 2000. V. 36. № 1. P. 41–46.
<https://doi.org/10.1007/BF02890664>
29. *Виноградов Г.А., Мартемьянов В.И., Щеглова Н.Б.* Влияние экологических факторов на показатели водно-солевого обмена дрейссены *Dreissena polymorpha*. Эффект изменения температуры воды // Биология внутренних вод. 2004. № 1. С. 48–52.
30. *Dietz T.H., Lessard D., Silverman H., Lynn J.W.* Osmoregulation in *Dreissena polymorpha*: the importance of Na, Cl, K, and particularly Mg // Biol. Bull. 1994. V. 187. P. 76–83.
<https://doi.org/10.2307/1542167>
31. *Wilcox S., Dietz T.* Potassium transport in the freshwater bivalve *Dreissena polymorpha* // J. Exp. Biol. 1995. V. 198. P. 861–868.
<https://doi.org/10.1242/jeb.198.4.861>

УРОВНИ ИНВАЗИИ ФИЛЯРОИДОЗА В ПОПУЛЯЦИЯХ СОБОЛЯ И ЛЕСНОЙ КУНИЦЫ

© 2023 г. В. Г. Монахов*

Институт экологии растений и животных УрО РАН, Россия 620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202

*e-mail: mon@ipae.uran.ru

Поступила в редакцию 26.07.2022 г.

После доработки 18.11.2022 г.

Принята к публикации 21.11.2022 г.

Проведено сравнительное исследование показателей зараженности соболей и лесных куниц легочной нематодой *Filaroides martis* в популяциях Приуралья и Средней Сибири по выборкам объемом более 3 тыс. животных. Экстенсивность инвазии в разных популяционных группировках соболя варьировала от 2 до 57%, у лесной куницы – от 0 до 54%. Зараженность куницы в уральской зоне трансгрессии значимо выше, чем у соболя. Изученные группировки формируют три кластера. Низкие значения экстенсивности, менее 2%, отмечены в двух восточных популяциях – Верхней Оби (куница) и р. Вах (соболь), наивысшие, более 50%, – у куниц Урала и обоих видов в Уватском районе Тюменской области. Остальные группировки, где экстенсивность инвазии средняя (20–38%), сформировали третий кластер. Интенсивность инвазии изменялась от 2.5 до 3.6 цист гельминта на зараженную особь у соболя, а у куницы – от 0 до 4.6, в большинстве попарных сравнений по обоим показателям разности между выборками были статистически значимыми. Западные группировки обоих видов имели интенсивность инвазии выше, чем восточные. Экстенсивность и интенсивность инвазии соболя значимо ($r = 0.95$; $p = 0.01$) коррелируют. Обнаружен один географический тренд – увеличение экстенсивности инвазии к северу у лесной куницы. Случаи экстенсивности инвазии менее 5% объясняли отсутствием сформированного очага филяроидоза. Обнаружен двукратный рост уровня экстенсивности инвазии за 20 лет к началу 2010-х гг., адекватного объяснения чему пока не найдено.

Ключевые слова: лесная куница, соболь, нематода *Filaroides martis*, гельминтоз, зараженность

DOI: 10.31857/S0367059723020105, **EDN:** MXVBFN

Два родственных вида *Martes* населяют лесную зону Евразии: куница *Martes martes* обитает в основном в смешанных лесах Европы, а соболь *Martes zibellina* предпочитает таежные массивы Урала и Сибири. Оба вида активно используются как объекты охоты из-за ценного меха, что стало причиной подрыва их численности к началу XX в. Из этой депрессии оба вида вышли в основном с помощью охранных мер, предпринятых правительствами стран Европы и Азии [1, 2].

Основную долю рациона двух видов составляют животные корма, через которые они подвергаются заражению паразитами (биогельминтами). Одним из наиболее часто регистрируемых гельминтозных заболеваний видов рода *Martes* является инфекция нитевидной лёгочной нематодой *Filaroides martis* Werner 1782, семейства Filaroididae Schulz 1951, род *Filaroides* Beneden 1858 [3], промежуточными хозяевами – наземные (роды *Arion*, *Agriolimax*, *Anguispira*, *Eulota*, *Discus*, *Deroceras*, *Succinea*, *Zonitoides*) и пресноводные (*Phisa*, *Gyraulus*, *Mesodon*) моллюски [4, 5].

Кроме *F. martis*, по всему миру описано еще 16 видов этого рода, основными хозяевами которых являются представители отрядов Carnivora (сем. Canidae, Felidae), а также Primates (сем. Cebidae, Callitrichidae [4]). В СССР описаны [6] *F. osleri* для псовых и *F. orientalis* для мелких кунных. Имаго *F. martis* локализуется в виде клубочков (капсул) размером 3–7 мм около бронхов в легких definitivoного хозяина и являются патогенным паразитическим гельминтом, вызывающим очаговую эмфизему легких и пневмонию [5, 7–9]. Влияние филяроидоза на популяции изучаемых видов *Martes* исследовано недостаточно, поскольку это связано с получением для анализа репрезентативных промысловых выборок, проведения специальных дополнительных биотестов, и в данной работе нами не освещается. По литературным данным [5, 15], филяроидоз вызывает снижение упитанности животного, что непосредственно к его гибели не приводит, но может способствовать другим опасным заболеваниям, нарушению терморегуляции, истощению и гибели.

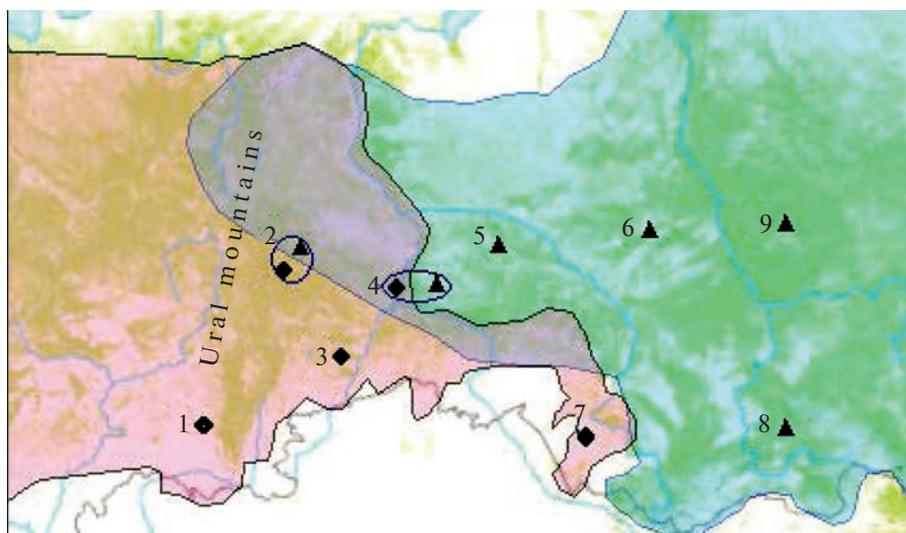


Рис. 1. Расположение мест сбора биопроб лесной куницы (ромбы) и соболя (треугольники). Номера выборок соответствуют приведенным в табл. 1. Розовый цвет – восточная часть ареала куницы, зеленый – западная часть ареала соболя (по данным сайта <https://www.iucnredlist.org>).

ли в зимнее время. По сведениям А.М. Петрова [7], гельминт вызывает гиперемию, очаговые отеки легочной ткани, пневмонию и “может быть весьма патогенным для пушных зверей сем. *Mustelidae*”.

В поддержании очагов филяроидоза участвуют также и другие постоянные хозяева паразита – куницеобразные из родов *Martes*, *Mustela*, *Neogale* (*Neovison*), *Gulo*, *Meles*, *Mephitis* [4, 7, 10]. Распространение и напряженность гельминтозных очагов считается одним из факторов регуляции численности вида-хозяина [11].

При изучении динамики численности соболя и лесной куницы на Урале и в Западной Сибири мы исследовали значительные по объему промысловые пробы и определяли зараженность зверьков легочной нематодой *F. martis*. На собранном материале провели тестирование наличия (а) межвидовых (впервые для данных видов), (б) географических и (в) темпоральных различий зараженности соболя и лесной куницы филяроидозом. В качестве рабочей гипотезы приняли существование различий в уровнях экстенсивности и интенсивности инвазии *F. martis* в изучаемых популяционных группировках.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В работе использован материал биопроб (тушек зверьков без шкурки, $n = 3043$), предоставленных нам лицензированными охотниками-промысловиками. Промысловые выборки соболя ($n = 2672$ экз.) получены в Свердловской обл. (Урал, 59–62° с.ш., 60–62° в.д., 174 экз.) в 1978–1988 гг., Тюменской обл. (Уват, 58–59° с.ш., 69–

74° в.д., 641 экз., 1986–2011 гг.), ХМАО (реки Юган, 58–62° с.ш., 73–76° в.д., 427 экз., 1978–1985 гг., и Вах, 61–63° с.ш., 81–85° в.д., 213 экз., 1979–1989 гг.), Красноярском крае (Зап. Саян, 54° с.ш., 95° в.д., 1109 экз., 1977–1982 гг.; окрестности п. Байкит (61° с.ш., 96° в.д., 108 экз., 1974–1979 гг.). Выборки куницы ($n = 371$ экз.) получены в Республике Башкортостан (Мелеуз, 53° с.ш., 56° в.д., 30 экз., 2012–2013 гг.), Пермском крае и Свердловской обл. (Урал, 58–62° с.ш., 58–66° в.д., 145 экз., 2003–2021 гг., в Талицком р-не Свердловской обл. 57–58° с.ш., 62–65° в.д., 41 экз., 2010–2013 гг.), Тюменской обл. (Уват, 59° с.ш., 68° в.д., 36 экз., 2010–2014 гг.) и Алтайском крае (Верхняя Обь, 51–53° с.ш., 81–85° в.д., 119 экз., 2021–2022 гг.). Места сбора биопроб отражены на прилагаемой карте-схеме (рис. 1). Эти выборки служили исходным материалом для выявления зараженности соболя и куницы нематодой *F. martis* в локальных популяциях. Анализ временной изменчивости проведен на примере выборок Уватского района Тюменской обл.

Заражение *F. martis* определяли при неполном анатомическом вскрытии животных путем нахождения и подсчета цист (узелков) нематод в паренхиме легких [12]. В работе в качестве индикаторов распространенности нематоды *F. martis* используются два показателя: экстенсивность инвазии (в англоязычной литературе “prevalence”), определяемой как доля (%) зараженных животных в изученной выборке, а также интенсивность инвазии, которую рассчитывали как среднее количество цист филяроидесов на одну зараженную особь в выборке. Показатели самцов и самок объединены, поскольку статистически

значимых различий между полами не выявлено [9, 14, 21] либо они мало ощутимы (по нашим данным, разница в экстенсивности инвазии у куницы 1.11%, у соболя – 3.97%, а по интенсивности у куницы 0.18 цист, у соболя – 0.12). Статистические сравнения выполнены с применением критерия Стьюдента [42], при котором число степеней свободы определяется по формуле $k = N_1 + N_2 - 2$, где N_1 и N_2 – объемы сравниваемых выборок (приведены выше по тексту). Для поиска связей и закономерностей применены кластерный и корреляционный анализы.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Средневыборочные показатели инвазии *F. martis* в нашем исследовании варьировали следующим образом (табл. 1, 2): минимальные экстенсивность и интенсивность зарегистрированы в выборке лесной куницы с Верхней Оби (0.0% и 0.0 цист соответственно). Максимальные показатели экстенсивности выявлены для соболя из Уватского района Тюменской области (57.1%, табл. 1), минимальные – для выборки Вах (1.9%). В остальных четырех локалитетах показатель в среднем составил $33.3 \pm 1.1\%$ и варьировал от 29 (Байкит, Урал) до 38.2% (Юган). Для лесной куницы самая высокая экстенсивность была в выборке Урала (53.8%).

Максимальная интенсивность для соболя и куницы (4.6 и 3.6 цист на зараженную особь соответственно) зарегистрирована для Уватского района Тюменской области, разность статистически значима ($p = 0.02$). Минимальные показатели характерны для трех восточных группировок соболя (2.5–3.10, среднее 3.1 ± 0.1), а максимальные – для трех западных (2.88–3.63, среднее 3.5 ± 0.1 ; табл. 2). Все группировки куницы, где обнаружена нематода, относятся к западным.

Относительный размах значений экстенсивности составил 29.3% для соболя и 34.7% для куницы, а интенсивности инвазии – 6.0 и 34.6% соответственно.

Для классификации всех выборок провели кластерный анализ по выявленным значениям экстенсивности и интенсивности инвазии филяридоза (рис. 2). По экстенсивности изученные выборки разделились на три кластера (рис. 2а, 1–3). Первый из них объединил восточные локалитеты с минимальными значениями экстенсивности инвазии ($n = 332$, среднее значение для кластера $1.2 \pm 0.6\%$), во второй вошли выборки с высокими уровнями зараженности (куница Урала, Уват – оба вида, $56.3 \pm 1.7\%$; $n = 822$), а третий объединил остальные группировки двух видов со средними показателями зараженности ($33.0 \pm 1.1\%$; $n = 1889$), распределенные по всей изученной территории. По уровням экстенсивности инвазии

Таблица 1. Средневыборочные значения экстенсивности инвазии ($\% \pm SE$) *F. martis* у соболя и лесной куницы

№ п/п	Локалитет	Куница	Соболь	Уровень значимости (p)
1	Мелеуз	26.7 ± 8.1	–	0.001
2	Урал	53.8 ± 4.1	29.3 ± 3.5	
3	Талица	22.0 ± 6.5	–	
4	Уват	52.8 ± 8.3	57.1 ± 2.0	0.611
5	Юган	–	38.2 ± 2.4	
6	Вах	–	1.9 ± 0.9	
7	Верх. Обь	0.0	–	
8	Зап. Саян	–	32.5 ± 1.4	
9	Байкит	–	29.6 ± 4.4	

Таблица 2. Средневыборочные значения интенсивности инвазии (шт. $\pm SE$) *F. martis* у соболя и лесной куницы

№ п/п	Локалитет	Куница	Соболь	Уровень значимости (p)
1	Мелеуз	2.4 ± 0.7	–	0.183
2	Урал	3.2 ± 0.2	2.9 ± 0.3	
3	Талица	3.1 ± 0.7	–	
4	Уват	4.6 ± 0.6	3.6 ± 0.1	0.024
5	Юган	–	3.3 ± 0.2	
6	Вах	–	2.5 ± 0.6	
7	Верх. Обь	0.0	–	
8	Зап. Саян	–	3.1 ± 0.1	
9	Байкит	–	2.8 ± 0.3	

все три кластера имели между собой высоко статистически значимые различия ($p < 0.0001$).

Интенсивность зараженности филяридозом оценивали по количеству цист в легких животных. У соболя максимально обнаружено 14 цист у самцов и 13 у самок, для куницы 9 и 13 соответственно. По интенсивности инвазии *F. martis* изученные локалитеты разделились на 4 кластера (рис. 2б). В кластер А вошла одна выборка (Верхняя Обь, 0.0; $n = 119$), во второй (Б) попала выборка куницы (Уват, 4.6; $n = 36$), в кластер В – соболи Увата и Югана и куницы Урала и Талицы (среднее 3.5 ± 0.1 цист с крайними значениями от 3.1 до 3.6; $n = 1254$). В четвертый кластер Г вошли пять выборок: куницы Мелеуза и соболи Ваха, Урала, Зап. Саяна и Байкита со среднекластерным значением интенсивности 3.0 ± 0.1 цист (от 2.4 до 3.1; $n = 1634$). По уровням интенсивности инвазии все четыре кластера имели статистически значимые различия ($p < 0.02$). Сравнения показателей интенсивности инвазии по критерию Стьюдента выявили статистически значимые различия ($p < 0.05$) между

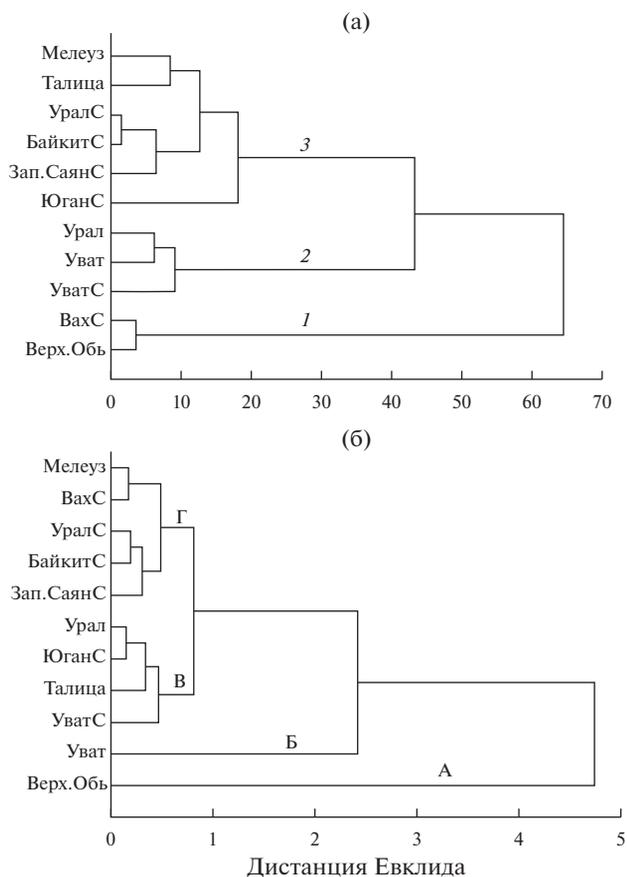


Рис. 2. Классификация выборок соболя (помечены значком С на оси Y) и лесной куницы по значениям экстенсивности (а) и интенсивности (б) инвазии *F. martis* (метод UPGMA).

такими группировками соболя, как Вах, Юган и Уват. По интенсивности инвазии у куницы обнаружены значимые различия ($p < 0.006$) между всеми группировками, за исключением парных сравнений выборки Мелеуза, Урала и Талицы ($p > 0.125$).

Корреляционный анализ показал лишь одну значимую закономерность в географическом распределении выборок по экстенсивности – положительную связь с градиентом “юг–север” у лесной куницы: $r = 0.88$, $p < 0.05$, $k = 3$. Интенсивность инвазии у куницы также проявила заметную, но незначимую статистически ($r = 0.83$, $p = 0.08$, $k = 3$) тенденцию к увеличению на север. Оба вида демонстрируют снижение обоих показателей инвазии в восточном направлении: $-0.61 < r < -0.25$ ($p > 0.05$). Связь экстенсивности и интенсивности инвазии у двух видов оценили с помощью корреляционного анализа. Для соболя коэффициент корреляции (r) имел значение 0.95 ($p = 0.01$; $F = 38.2$; $k = 4$), для куницы был ниже ($r = 0.88$), но незначим статистически ($p = 0.98$; $F = 10.0$; $k = 3$).

В бассейне р. Демьянка (Уватский р-н Тюменской обл.) проводился сбор биопроб в разные десятилетия: сначала в 1987 и 1989 гг. ($n = 347$), а затем через 21 год – в 2010 и 2011 гг. ($n = 294$). За 20 лет произошло 2-кратное увеличение экстенсивности инвазии *F. martis* – с $38.6 \pm 2.6\%$ до $78.9 \pm 2.4\%$ ($p < 0.001$).

В межвидовом аспекте экстенсивность инвазии *F. martis* у лесной куницы оказалась больше по сравнению с соболем. Вывод основан на сопоставлении данных приуральских симпатрических группировок, что методически наиболее надежно (см. табл. 1; $p = 0.003$). В другом районе совместного обитания двух видов (в окрестностях с. Уват Тюменской обл.) различия в экстенсивности не достигают статистически значимого уровня (см. табл. 1; $p = 0.61$), однако интенсивность заражения куницы здесь оказалась значимо выше (см. табл. 2; $p = 0.024$).

ОБСУЖДЕНИЕ

Исследований инвазий нематодами видов рода *Martes* немного, но в имеющихся публикациях среди наиболее изученных нематодозов как раз является филяроидоз. Ранее был изучен [4] не только, несомненно, важный фаунистический аспект распространения гельминтоза в ареалах видов, с основным вниманием на первое обнаружение гельминта, но также имеются публикации с оценкой зараженности филяроидозом разных половых и возрастных групп у двух видов [8, 14, 15, 21, 22].

В разных популяциях лесной куницы отмечали следующие средние уровни экстенсивности инвазии *F. martis*: 53.4% – в Вологодской обл. [13] ($n = 322$), 8.3–41.4% – в Республике Марий-Эл, Татарстане, Башкортостане [14] ($n = 765$), от 17.3 до 69.9% – в Архангельской обл. и Республике Коми [15] ($n = 582$), 43.5–53.1% – для северо-западных областей страны [9] ($n = 836$), 8.0–45.0% – для Поволжья и Урала [15] ($n = 770$), 42.9% – для севера Коми [5] ($n = 240$), 53.3% – для юга Тюменской обл. [16] ($n = 18$). Это средние показатели, однако в отдельные годы зараженность куниц филяроидозом достигает почти 100% [8, 10], что авторами никак не интерпретируется.

Для соболя в ряде публикаций дается характеристика зараженности *F. martis* в разных районах ареала вида (экстенсивность инвазии): 9.5% – для Бурятии [17] ($n = 116$); 69.6% – для Нижнего Приангарья [18] ($n = 112$); 7.3% – для Якутии [19] ($n = 83$) и 6.5% [20] ($n = 462$); 37.8% – для Алтая [21] ($n = 193$); 31.8% – для Сев. Зауралья ($n = 170$); 18.1% – для Хакассии ($n = 94$); 45.3% – для Зап. Саяна ($n = 609$) [22]; 25.8% – для Камчатки [23] ($n = 178$); 33.3% – для севера Коми [5] ($n = 12$); 38.2% – для бассейна р. Юган ($n = 427$); 38.6% – р. Демьянка

($n = 347$); 20.8–41.9% – Приуралье ($n = 149$) [24]; 26.5% – для юга Тюменской области [16] ($n = 169$).

Таким образом, по литературным данным для обоих видов обычными являются значения зараженности в пределах от 10 до 70% (8–68.9%, [8]). Поэтому из полученных нами данных необычными можно считать минимальные значения экстенсивности инвазии для соболя бассейна р. Вах и для лесной куницы в Алтайском крае (Верхняя Обь, см. рис. 1).

Очень низкая экстенсивность инвазии в бассейне р. Вах вызывает наибольший интерес, поскольку в 1979–1984 гг. *F. martis* здесь не отмечали ($n = 43$), а впервые зараженный соболь обнаружен в 1985 г. (1 экз. в выборке из 25 зверьков). В последующие годы гельминт отмечен у трех животных ($n = 142$). В эти же годы инвазию *F. martis* регулярно регистрировали для аборигенных соболей в соседней (но отделенной р. Обь) популяции р. Юган: экстенсивность инвазии в 1978–1980 гг. составила 34.3% ($n = 280$), а в 1981–1985 гг. – 45.6% ($n = 147$). Мы объясняем данное несоответствие тем, что популяция бассейна р. Вах образована в 1950-х гг. практически свободными [17, 19] от инвазии байкальскими интродуцентами, заселившими пустовавшие с начала XIX в. угодья. Инвазию *F. martis* в эту популяцию, вероятно, занесли мигранты-аборигены лишь в 1980-х гг., когда отмечены первые встречи зараженных соболей.

Лесные куницы в Алтайском крае не болеют филяриозом, потому что ни здесь, ни на территории юга Омской и Новосибирской областей, откуда они предположительно мигрировали, не регистрируются случаи этой инвазии среди диких и домашних хищных млекопитающих [25–29], что говорит об отсутствии очага *F. martis* в равнинной части Алтайского края [30] или нарушении в цикле развития нематоды. Не обнаружена *F. martis* также и в соседней популяции соболя Западно-го Алтая на территории Казахстана [31].

Интенсивность инвазии филяриоза по литературным данным оценивалась в разных регионах следующим образом. Максимальную индивидуальную зараженность для одной особи регистрировали у соболя до 7 цист (р. Илыч [5], Алтай [21]), до 10 (Якутия [20]), до 13 (Приобье [24]), до 16 (Бурятия [17]) и до 50 цист (Якутия [19]) при средних значениях 1.7 [21], 3.3 [24], 4.0 [19], 4.2 ([17], Томская обл. [33]). Для лесной куницы отмечали максимально до 7 цист (северо-запад России [9]), до 9 (Башкортостан), 14 (Татарстан), 20 (Марий-Эл), все – [14]), до 18 у самцов и 14 у самок в Архангельской обл. при средних значениях 2.3–5.0 [8], 2.1–5.3 – в бассейне Печоры [5], 2.7 [9]. Таким образом, в нашем исследовании получены похожие значения интенсивности инвазии. Необычным можно считать отсутствие зараженных куниц в выборке Верхней Оби.

По итогам исследований в Уватском районе Тюменской области за 20-летний период уровень экстенсивности инвазии соболя, как отмечалось выше, значимо возрос – более чем в 2 раза. Этот факт нельзя считать случайным, поскольку анализировали репрезентативные выборки. Интересно, что у соболя Томской области в середине 1980-х гг. зараженность была на уровне 27.6% [32], а в сезоне 2012/13 гг. здесь регистрировали высокую экстенсивность *F. martis* (70%, $n = 20$ [33]). Авторы объясняли это возросшей численностью хищника, но без конкретных данных о ней. В Уватском районе резких колебаний численности соболя в годы сбора материала не отмечалось.

В настоящий момент мы не имеем адекватного экологического объяснения обнаруженному феномену по причине отсутствия данных о промежуточных и резервуарных хозяевах нематоды в Уватском районе Тюменской области. Мы предполагаем, что такой значительный рост зараженности соболя филяриозом опосредованно связан с потеплением климата в районе исследований на рубеже XX и XXI вв., которое могло стимулировать рост численности наземных моллюсков, являющихся промежуточными хозяевами *F. martis*, либо, возможно, последовавшим за этим ростом зараженности нематодой мышевидных млекопитающих, резервуарных хозяев паразита и одним из основных кормовых объектов изучаемых хищников. Потепление климата подтверждается данными метеонаблюдений. Наши расчеты, проведенные по сведениям из открытых источников [43], показали, что два 5-летних периода (1985–1989 и 2009–2013 гг.) в Уватском районе различались по среднегодовой температуре на $+0.61^{\circ}\text{C}$. По данным СНИП “Строительная климатология”, с 1982 г. по 2018 г. на 4 метеостанциях (Демьянское, Кондинское, Тобольск, Угут) зафиксировано увеличение среднегодовой температуры на 0.8°C , а число дней в году с температурой ниже 0°C сократилось на 3.

Мы обнаружили в литературе сведения о положительной корреляции между численностью моллюсков лимнеид (промежуточных хозяев трематоды *Plagiorchis*) и обилием мелких грызунов (постоянных хозяев) в Северной Кулунде [34]. А.А. Троицкая [14] также установила положительную связь экстенсивности инвазии *F. martis* с участием мышевидных в питании куницы.

Основным путем проникновения нематоды в организм куниц и соболя мы считаем поедание мышевидных грызунов, резервуарных (паратенических) хозяев, у которых личинки *F. martis* локализируются в мышцах [4]. По-видимому, прямой путь заражения – через поедание непосредственно моллюсков, который А.М. Петров [7] считал основным, все же является второстепенным, поскольку моллюски в питании двух видов *Martes* не

встречаются [10, 15, 32, 35–37], на что обращала внимание А.А. Троицкая [14], либо регистрируются весьма редко как у куницы [38, 39]), так и у соболя [40, 41].

Результаты работы дополняют имеющийся в литературе пул данных об отношениях «паразит–хозяин» у имеющих практическое значение видов семейства куницеобразных.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате исследования популяций соболя и лесной куницы выявлены межвидовые, географические и темпоральные различия в экстенсивности инвазии филяроидоза. Результаты работы подтвердили исходное предположение о существовании межвидовых, географических и пространственно-временных различий в экстенсивности инвазии нематодой *F. martis*. Ряд изученных значений интенсивности инвазии оказался более выровненным, но различия между выборками в основном статистически значимы. Случаи низкой экстенсивности инвазии (менее 5%) объясняли отсутствием сформированного локального очага филяроидоза. За 20 лет, к началу 2010-х гг., обнаружен двукратный рост уровня экстенсивности инвазии соболя в Уватском районе Тюменской обл., адекватного объяснения которому пока не найдено.

Ни одно животное не было добыто специально для данного исследования.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Herrero J., Kranz A., Skumatov D. et al. *Martes martes*. The IUCN Red List of Threatened Species. 2016. <https://doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-1.RLTS.T1-2848A45199169.en>
- Monakhov V.G. *Martes zibellina*. The IUCN red list of threatened species. 2016. <https://doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-1.RLTS.T4-1652A45213477.en>
- Любашенко С.Я., Петров А.М. Болезни пушных зверей. М.: Сельхозиздат, 1962. 216 с.
- Контримавичус В.Л., Делямуре С.Л. Основы нематодологии. Филяроидиды домашних и диких животных. М.: Наука, 1979. Т. 29. 156 с.
- Юшков В.Ф. Гельминты млекопитающих. СПб.: Наука, 1995. 201 с.
- Козлов Д.П. Определитель гельминтов хищных млекопитающих СССР. М.: Наука, 1977. 274 с.
- Петров А.М. Глистные болезни пушных зверей. М.: Международная книга, 1941. 228 с.
- Граков Н.Н. Филяроидоз и скрябингилез лесной куницы и их влияние на состояние популяции этого вида // Тр. ВНИИЖП. 1962. Вып. 19. С. 298–314.
- Когтева Е.З., Морозов В.Ф. О зараженности лесной куницы (*Martes martes*) нематодами родов *Filaroides* и *Skrjabingylus* на северо-западе РСФСР // Зоол. журн. 1970. Т. 49. Вып. 1. С. 131–136.
- Туманов И.Л. Биологические особенности хищных млекопитающих России. СПб.: Наука, 2003. 448 с.
- Дэвис Д.Е., Кристиан Дж.Дж. Регуляция популяций млекопитающих // Успехи современной териологии. М.: Наука, 1977. С. 46–54.
- Ивашкин В.М., Контримавичус В.Н., Назарова Н.С. Методы сбора и изучения гельминтов наземных млекопитающих. М.: Наука, 1971. 124 с.
- Грибова З.А. О зараженности лесной куницы в Вологодской области филяроидозом и скрябингилезом // Тр. ВНИИЖП. 1959. Вып. 18. С. 46–50.
- Троицкая А.А. Опыт экологического анализа гельминтофауны лесной куницы // Труды Общ-ва естествоиспытателей при Казанском гос. ун-те. Казань, 1964. Вып. 67. С. 124–151.
- Граков Н.Н. Лесная куница. М.: Наука, 1981. 107 с.
- Жигилева О.Н., Усламина И.М. Неблагоприятная эпизоотическая обстановка по нематодозам в популяциях соболя *Martes zibellina* и лесной куницы *M. martes* Западной Сибири // Российский паразитологич. журн. 2016. Т. 37. Вып. 3. С. 325–331.
- Мачульский С.Н., Тоцев А.П. Гельминтозные заболевания соболей в Иркутской области и Бурят-Монгольской АССР // Труды ВНИО. Киров, 1953. Вып. 12. С. 32–35.
- Романов И.В. Зависимость гельминтофауны соболей Красноярского края от окружающей ее среды // Зоол. журн. 1959. Т. 38. Вып. 9. С. 1313–1321.
- Губанов Н.М. Гельминтофауна промысловых млекопитающих Якутии. М.: Наука, 1964. 164 с.
- Кокколова Л.М., Илларионов А.И. Фауна гельминтов соболя (*Martes zibellina* Linnaeus, 1758) на территории Якутии // Российский паразитологич. журн. 2017. Т. 42. Вып. 4. С. 330–333.
- Контримавичус В.Л. Гельминтофауна кунных Горного Алтая // Паразитология. 1969. Т. 3. Вып. 5. С. 406–410.
- Монахов В.Г. Заболеваемость филяроидозом соболей разного пола и возраста // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1983. Т. 88. Вып. 4. С. 67–69.
- Транбенкова Н.А., Валенцев А.С. Регулирование промыслом зараженности соболей филяроидозом // Рациональное использование ресурсов соболя. Красноярск, 1992. С. 82–86.
- Монахов В.Г. Экологическая структура популяций соболя в очаге инвазии филяроидоза // Экология. 1999. № 6. С. 455–463.
- Быкова А.М. Гельминты хищных млекопитающих (Canidae, Felidae, Mustelidae) в Омской области и их эколого-фаунистический анализ: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Тюмень, 2007. 21 с.
- Лунева Н.А. Эпизоотологическая характеристика гельминтозов домашних плотоядных животных Алтайского края // Аграрная наука в инновационном развитии АПК: Мат-лы междунар. молодежного аграрного форума. Под ред. Бабушкина В.А. Барнаул, 2018. С. 160–164.
- Некрасов В.Д., Понамарев Н.М., Охременко В.А. и др. Видовой состав гельминтов диких животных на юге Западной Сибири // Российский паразитологич. журн. 2008. № 3. С. 24–28.

28. *Пономарев Н.М., Тихая Н.В., Костюков М.А., Некрасов В.Д.* Гельминтофауна диких плотоядных животных различных природно-географических зон Алтайского края // Вестник Алтайского гос. аграрного ун-та. 2011. № 5 (79). С. 64–67.
29. *Кравченко И.А.* Гельминтофауна диких животных в Алтайском крае // Аграрная наука – сельскому хозяйству: Мат-лы III междунар. науч.-практ. конф. Барнаул: Алтайский аграрный ун-т, 2008. Т. 2. С. 312–315.
30. *Федоров К.П.* Гельминты хищных млекопитающих (Carnivora) Северной Кулунды // Фауна гельминтов и членистоногих Сибири / Труды Института биологии СО АН. Новосибирск: Наука, 1976. Вып. 18. С. 6–19.
31. *Слудский А.А., Афанасьев Ю.Г., Бекенов А.* и др. Млекопитающие Казахстана. Т. 3. Ч. 2. Хищные (куньи, кошки). Алма-Ата: Наука, 1982. 264 с.
32. *Бакеев Н.Н., Монахов Г.И., Сеницын А.А.* Соболь. Вятка: ВНИИОЗ, 2013. 336 с.
33. *Власенко П.Г., Тютеньков О.Ю., Лукьянцев В.В.* Зараженность соболей Томского Приобья гельминтозными инфекциями // Фундаментальные и прикладные исследования и образовательные традиции в зоологии. Томск: Изд. дом Томского гос. ун-та, 2013. С. 29.
34. *Федоров К.П., Карпенко С.В., Сипко Л.Л.* Зависимость зараженности грызунов трематодами рода *Plagiorchis* (Luche, 1899) от численности моллюсков в Северной Кулунде // Экология и морфология гельминтов Западной Сибири / Труды Института биологии СО АН. Новосибирск: Наука, 1979. Вып. 38. С. 139–147.
35. *Гентнер В.Г., Наумов Н.П., Юргенсон П.Б.* и др. Млекопитающие Советского Союза. Т. 2. Ч. 1. М.: Высшая школа, 1967. 1004 с.
36. *Тимофеев В.В., Надеев В.Н.* Соболь. М.: Заготиздат, 1955. 404 с.
37. *Zalewski A.* Geographical and seasonal variation in food habits and prey size of european pine martens // Martens and fishers (*Martes*) in human-altered environments: an international perspective. Eds. Harrison D.J., Fuller A.K., Proulx G. New York, USA: Springer Science+Business Media Publishers, 2004. P. 77–98.
38. *Абеленцев В.И.* Куница лісова *Martes martes* L. // Фауна України. Київ: Наукова думка, 1968. Т. 1. Вып. 3. С. 91–128.
39. *Мухеев А.В.* Сравнительная характеристика питания куниц рода *Martes* в лесных экосистемах степной зоны Украины // Вестник зоологии. 2002. Т. 36. Вып. 3. С. 45–54.
40. *Абрамов К.Г.* Соболь в охотничьем хозяйстве Дальнего Востока. М.: Наука, 1967. 116 с.
41. *Ткаченко К.Н.* Питание соболя (*Martes zibellina*, Carnivora, Mustelidae) в разные сезоны года в Большехецирском заповеднике (Хабаровский край) // Зоол. журн. 2022. Т. 101. Вып. 6. С. 709–717.
42. *Лакин Г.Ф.* Биометрия. М.: Высшая школа, 1990. 350 с.
43. <http://www.pogodaiklimat.ru/history/28172.htm>

УДК 574.3

ВЛИЯНИЕ СОКРАЩЕНИЯ СТОКА ПРЕДГОРНОЙ РЕКИ НА ВИДОВОЙ СОСТАВ И РАСПРЕДЕЛЕНИЕ РЫБ (РЕКА ИЗДРЕВАЯ, БАССЕЙН ВЕРХНЕЙ ОБИ)

© 2023 г. Е. Н. Ядренкина^а, *, Е. В. Книжник^б

^аИнститут систематики и экологии животных СО РАН, Россия 630091 Новосибирск, ул. Фрунзе, 11

^бООО “Айсберг”, Россия 630099 Новосибирск, ул. Серебренниковская, 37

*e-mail: Yadrenkina@ngs.ru

Поступила в редакцию 22.04.2022 г.

После доработки 16.11.2022 г.

Принята к публикации 21.11.2022 г.

Результаты обследования малой предгорной реки Салаирского горного кряжа (бассейн Верхней Оби) отражают сопряженность видового богатства, видового разнообразия и плотности населения рыб с гидрологическим режимом водотока на участках от истока к устью. Оценены особенности распределения рыб в русле реки при сокращении объема стока. Под влиянием изъятия воды для полива сельскохозяйственных земель на обмелевших участках низовьев реки снижаются численность и видовое богатство представителей бореального равнинного фаунистического комплекса рыб, но увеличивается доля представителей арктического комплекса.

Ключевые слова: ихтиофауна, видовое разнообразие, фаунистический комплекс, плотность рыб, Западная Сибирь

DOI: 10.31857/S0367059723020130, EDN: MZYQBF

Режимы стока рек изменяются под влиянием различных антропогенных воздействий, а климатические флуктуации создают дополнительные риски изменения биологического разнообразия гидробионтов и показателей продуктивности водных биоценозов [1]. Последствия изменений режимов стока на рыбные ресурсы могут быть негативны [2].

В России водотоки длиной менее 100 км составляют около 99% общего числа рек [3]. На Западно-Сибирской равнине общая протяженность более 2 тыс. малых рек превышает 250 тыс. км [4–6]. Из-за малой емкости водотоков сообщества гидробионтов уязвимы к антропогенным воздействиям [7]. Основная нагрузка на биотический комплекс приходится на период летней межени: на фоне сокращения объема осадков повсеместно осуществляют изъятие вод на бытовые нужды и полив сельскохозяйственных земель. Перечень сопутствующих факторов обширен: обмеление участков, пригодных для размножения рыб; изменение гидрологического, термического и гидрохимического режимов; увеличение концентрации биогенных и токсичных веществ, поступающих с площади водосбора и др. [8–11].

Изменения в режиме речного стока могут влиять на поведение немигрирующих рыб и распределение рыб в речном русле [12]. Оценки состояния населе-

ния гидробионтов от истока к устью необходимы для построения прогностических моделей реагирования биоты на меняющийся объем стока в сезонном и многолетнем аспектах [13–15].

Малые реки Западно-Сибирского региона в отношении населения рыб изучены мало. Это связано с трудностью применения стандартных методов оценки видового состава, ихтиомассы и рыбопродуктивности небольших водотоков из-за мозаичного распределения.

Цель данной работы – выявление закономерностей распределения рыб по руслу малой предгорной реки юга Западной Сибири, функционирующей в режиме сокращения общего объема стока.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Река Издревая протяженностью около 32 км относится к бассейну правобережного притока Верхней Оби – р. Иня, впадающей в р. Обь в 2965 км от устья. По критерию удаленности от устья и характеру уклона основное русло реки с питающими его водотоками условно разделили на три участка – “верхнее”, “среднее” и “нижнее” течение. Отлов рыб проведен на семи отрезках реки, в границах каждого из которых выделены и описаны биотопически разнотипные участки. Коорди-

наты мест сбора ихтиологического материала: 1 – 55°7′57.93″ с.ш./83°16′8.86″ в.д.; 2 – 55°6′24.99″ с.ш./83°16′28.53″ в.д.; 3 – 55°3′11.95″ с.ш./83°14′38.08″ в.д.; 4 – 55°2′09.10″ с.ш./83°15′17.45″ в.д.; 5 – 55°0′70.28″ с.ш./83°12′55.17″ в.д.; 6 – 54°59′58.39″ с.ш./83°12′53.34″ в.д.; 7 – 54°59′47.53″ с.ш./83°12′58.89″ в.д. В анализ включены данные маловодного 2012 г. (июль) и средневодного 2017 г. (август). Общий объем материала составили 38 проб рыб (960 экз.) и материалы фоторегистрации рыб на участках с глубинами менее 0.1 м (более 300 экз.).

Методы отлова рыб. При выборе используемых снастей учитывали гидроэкологические особенности облавливаемого участка (характер донных отложений, глубину и скорость течения):

На относительно глубоководных участках (более 0.4 м) использовали мальковый невод с размером ячеи 4 × 4 мм и длиной раскрытия крыльев 8 м. Во время протягивания снасти русло реки перекрывалось полностью. Выше по течению устанавливали ставную мелкоячеистую жаберную сеть с размером ячеи 10 × 10 мм, препятствующую “выходу” рыб из зоны облова.

Мелководные участки (глубиной 0.1–0.3 м) с относительно мягкими донными отложениями (ил, песок) облавливали мальковой волокушей, выполненной из капронового сита № 10, размер входного отверстия – 450 × 250 мм.

Каменистые участки (глубиной более 0.2 м) облавливали, перекрывая с двух сторон мелкоячеистыми жаберными сетями, между ними трижды протягивали мальковый невод.

На мелководных прибрежных участках русла с глубинами менее 0.1 м в дневные часы плотность распределения рыб оценивали с использованием фотосъемки: определяли агрегацию мальков вдоль уреза воды с последующим перерасчетом плотности их распределения на единицу площади.

На каменистых участках русла с глубиной менее 0.2 м каждый камень, внешняя поверхность которого превышала 100 см², поднимали и учитывали всех находившихся под ними рыб. Большую часть рыб при этом удалось отловить с использованием сачков.

В местах перекрытия русла упавшими в воду деревьями и кустарниками оценку плотности распределения рыб проводили, опираясь на изображения фотосъемки в пересчете на единицу площади (1 м²).

В ночные часы с целью уточнения видового состава рыб, обитающих в границах исследуемого участка реки, русло перекрывали раколовкой длиной 4 м, входные отверстия которой направлены в обоих направлениях относительно речного потока. Кроме того, на биотопически разнотипных участках устанавливали ставные мелкоя-

чейные ловушки типа “морда” с помещенной внутрь приманкой.

Оценка объема годового стока реки. Расчет объема годового стока проведен по формуле: $V = FP\alpha_{\text{ср}}$, где F – площадь водосборного бассейна; P – средняя многолетняя годовая сумма осадков; $\alpha_{\text{ср}}$ – среднее значение коэффициента годового поверхностного стока с площади водосбора [16]. В качестве среднего значения коэффициента годового поверхностного стока с площади водосбора использовано справочное значение стока с естественных ландшафтов ландшафтно-климатической зоны юга Западной Сибири – 0.49 [17]. Согласно данным ФГБУ “Западно-Сибирское УГМС”, средняя многолетняя годовая сумма осадков (P) составляет 450 мм. Площади кластеров бассейна рассчитаны с использованием программы ArcView 3.2a на основе данных карты сельскохозяйственных угодий, предоставленных администрацией Новосибирского района Новосибирской области.

Оценка распределения разнотипных биотопов в русловой части реки. В основу выделения разных типов биотопов положено сочетание показателей скорости течения и глубины реки, характера донных отложений, степени зарастания высшими водными растениями.

При помощи полученных данных по распределению биотопов в русле реки и программы Google Earth-2017 проведено линейное интегрирование (объединение) биотопически разнотипных участков, что позволило оценить их абсолютную (м) и относительную (% от длины водотока) протяженность с учетом площади покрытия ими русла.

Изучение распределения рыб. Фиксация отловленных рыб и первичная обработка проведены в соответствии со стандартными методами [18]. Таксономический статус рыб установлен по Ю.С. Решетникову [19], выделение фаунистических комплексов – по Г.В. Никольскому и Ю.С. Решетникову [20, 21]. Численность рыб рассчитывали методом площадей [22, 23].

Уровень сходства видового богатства рыб на сравниваемых участках русла оценивали с использованием кластерного анализа, в основу матрицы показателей сходства положен индекс Жаккара (I_j).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Площадь водосборного бассейна реки составляет 188 км². Поверхностный сток р. Издревой используют для орошения. Поливные земли занимают 16% общей площади водосбора (около 190 км²). Из-за водопотребления объем стока в низовьях реки в период открытой воды сокращается на 11%.

В качестве мест обитания рыб выделены 5 типов биотопов (участки I – V):

I. Участки русла глубиной более 0.4 м, с заиленным дном, частично заросшие высшей водной растительностью.

II. Проточные участки русла с заиленным дном глубиной до 0.5 м, характеризующиеся скоплением остатков древесной растительности: затонувших стволов и ветвей деревьев и др.

III. Глубоководные участки русла с омурами и заиленным дном глубиной 0.4–2.5 м.

IV. Глубоководные участки русла с каменистым дном глубиной до 2.5 м.

V. Мелководные участки русла с каменистым дном глубиной до 0.3 м.

На русловых отрезках верхнего и среднего течения преобладают участки с заиленным дном, частично заросшие высшей водной растительностью (I). Доля “закоряженных” участков (II) увеличивается в среднем и нижнем течении. Немногочисленные омуры с заиленным дном (III) распределены относительно равномерно вдоль речного русла, а с каменистым дном (IV) отмечены только на участках среднего и нижнего течения. В нижнем течении из-за ненормируемого изъятия воды основную часть речных биотопов представляют каменистые мелководные участки русла (V). Общая протяженность участков русла, характеризующихся как биотоп I, составляет около 71% от общей длины реки, II – 16%, III – 2%, IV – менее 1%, V – 10%.

В летний период при сокращении стока обнаруживаются протяженные отрезки русловой части реки, покрытые щебнем и гравием. В результате сокращения площади биотопов I, II и IV типов. В период межени под влиянием изъятия воды снижаются средние показатели глубины: на участках верхнего и среднего течения высота водного столба не превышает 0.40–0.60 м, в нижнем течении – не более 0.25 м.

Ихтиофауну р. Издревой слагают типичные обитатели предгорных рек юга Западной Сибири. Всего зарегистрировано 11 видов, относящихся к шести отрядам (Cypriniformes, Esociformes, Salmoniformes, Scorpaeniformes, Perciformes, Gadiformes) и семи семействам (Cyprinidae, Balitoridae, Balitoridae, Thymallidae, Cottidae, Percidae, Percidae). В пределах этого водотока на протяжении всего года обитают девять видов: щука *Esox lucius*, елец *Leuciscus leuciscus*, пескарь *Gobio gobio*, плотва *Rutilus rutilus*, обыкновенный голянь *Phoxinus phoxinus*, сибирский голец-усач *Barbatula toni*, хариус *Thymallus arcticus*, сибирский подкаменщик *Cottus sibiricus*, речной окунь *Perca fluviatilis*. В периоды паводка в низовья Издревой из р. Иня заходят язь *Leuciscus idus* и налим *Lota lota*.

Ихтиокомплексы разных биотопов различаются. В границах участков с заиленным дном по численности доминируют пескарь и обыкновенный голянь, на мелководьях с каменистым дном – сибирский подкаменщик и сибирский голец-усач, в омурах – сибирский хариус, на приустьевых участках встречаются плотва, елец и речной окунь (рис. 1).

Видовые составы рыб верхнего и среднего течения на уровне сходства $I_i \approx 0.2$ объединяются в один кластер, но существенно отличаются от состава рыб нижнего течения и приустьевых участков ($I_i \approx 0.4$) (рис. 2). Тем самым по составу в направлении от истока к устью население рыб можно разделить на три группы (комплекса).

Предгорным рекам свойственно постепенное снижение скорости течения от истоков к устьевой части по мере выравнивания ландшафта, а также возрастание объема стока с площади водосбора [17, 24, 25]. Поскольку в р. Издревая обитают представители трех фаунистических комплексов рыб, мы предполагали, что в верховьях реки должна быть высока доля арктобореального и бореального предгорных комплексов, а доля рыб бореального равнинного комплекса должна увеличиваться по мере снижения скорости потока в соответствии с представлениями Г.В. Никольского [20]. Однако результаты не подтвердили это предположение (табл. 1). Согласно Г.В. Никольскому и Ю.С. Решетникову [21, 26], фауну верхнего течения реки слагают виды-реофилы арктобореального и бореального предгорных комплексов, требовательные к проточности и концентрации растворенного в воде кислорода. В среднем течении, характеризующимся увеличением глубин из-за частичного перекрытия потока плотинами водозаборов и снижением скорости течения, относительно высока доля представителей бореальных комплексов (равнинного и предгорного). Однако в низовьях р. Издревая из-за сокращения стока наблюдаются обмеление, частичное обнажение каменистого речного ложа и увеличение скорости течения по сравнению с вышерасположенными участками русла. В этой зоне видов литофилов-реофилов, относящихся к арктобореальному и бореальному предгорным комплексам, вновь увеличивается.

Таким образом, в условиях интенсивного потребления воды для полива экологическая емкость реки в направлении “исток → устье” снижается. Поэтому в русловой части водотока меняются закономерности распределения рыб, характерные для предгорных рек: на участках среднего течения по численности и биомассе преобладают типичные представители равнинного комплекса (обыкновенный голянь и пескарь), а на обмелевших участках нижнего течения –

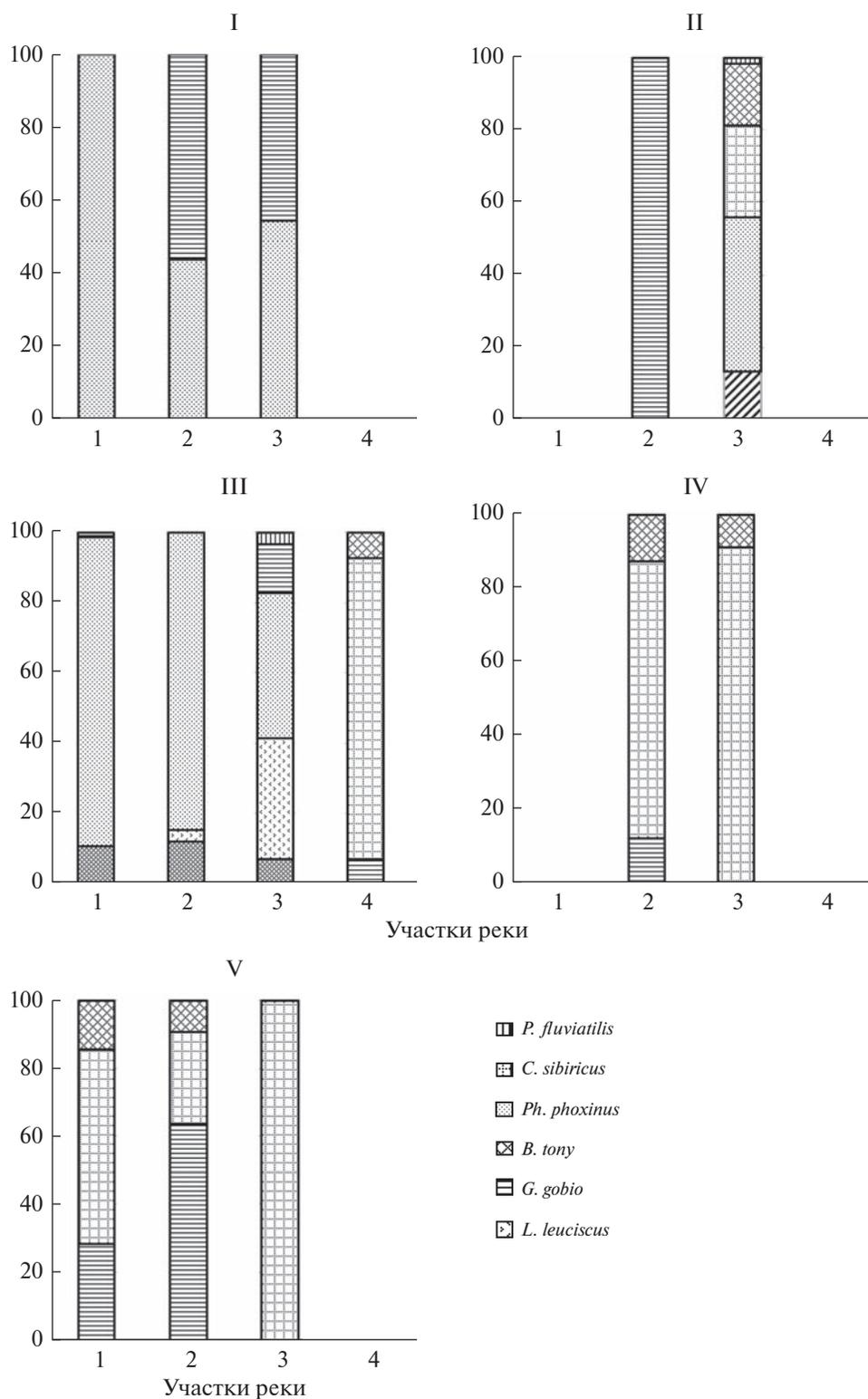


Рис. 1. Видовой состав рыб на разнотипных биотопах р. Издревая (I–V, % от общей численности) в верхнем (1), среднем (2) и нижнем (3) течении и в устье реки (4). Отсутствующий столбец гистограммы свидетельствует о том, что данный тип биотопа не характерен для соответствующего отрезка русла реки.

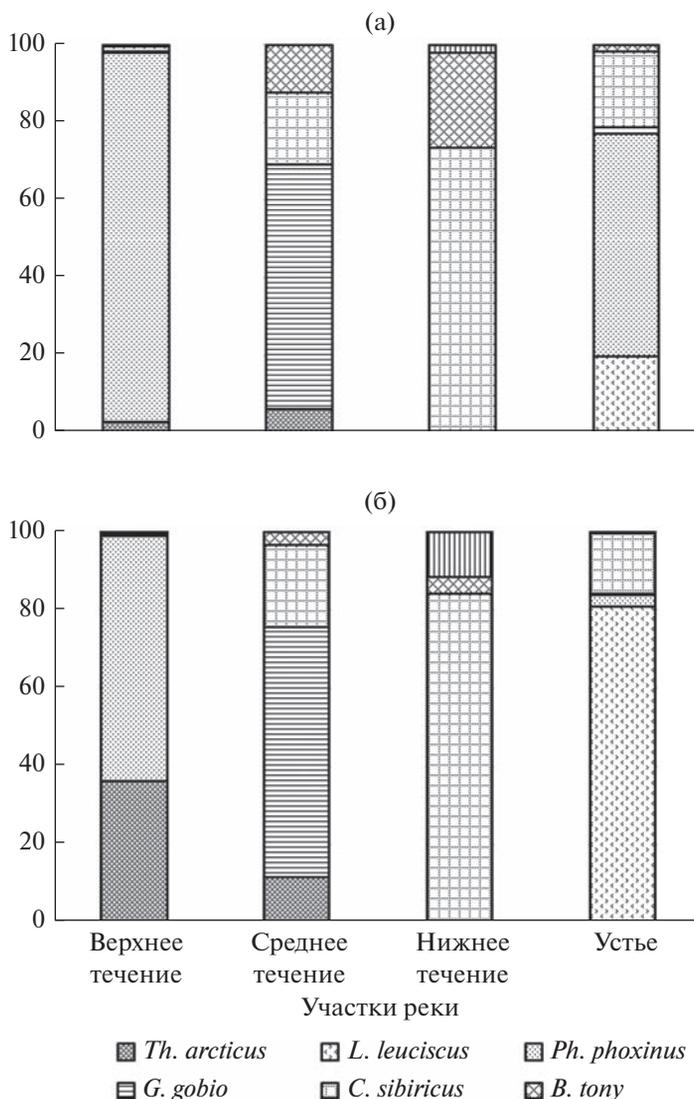


Рис. 2. Видовой состав рыб в зонах верхнего, среднего и нижнего течения реки: а – % от общей численности, б – % от общей биомассы.

обитатели горных рек (сибирский подкаменщик и сибирский голец-усач).

Аппроксимация степенной функции отражает не типичную для предгорных рек ситуацию: плотность населения рыб на участках нижнего течения в границах биотопа I в 1.7 раза ниже по срав-

нению с русловой частью среднего течения и в 2.5 раза – относительно верхнего течения. В границах биотопа III в нижнем течении плотность населения рыб в 4.7 раза меньше, чем на участках верхнего течения, и в 0.5 раза – относительно среднего течения. Эти результаты свидетельству-

Таблица 1. Соотношение представителей разных фаунистических комплексов рыб в русле р. Издревая, % от общей численности

Фаунистический комплекс	Участок русла			
	верхнее течение	среднее течение	нижнее течение	устье
Арктобореальный	1	18	72	10
Бореальный предгорный	99	17	27	79
Бореальный равнинный	0	65	1	21

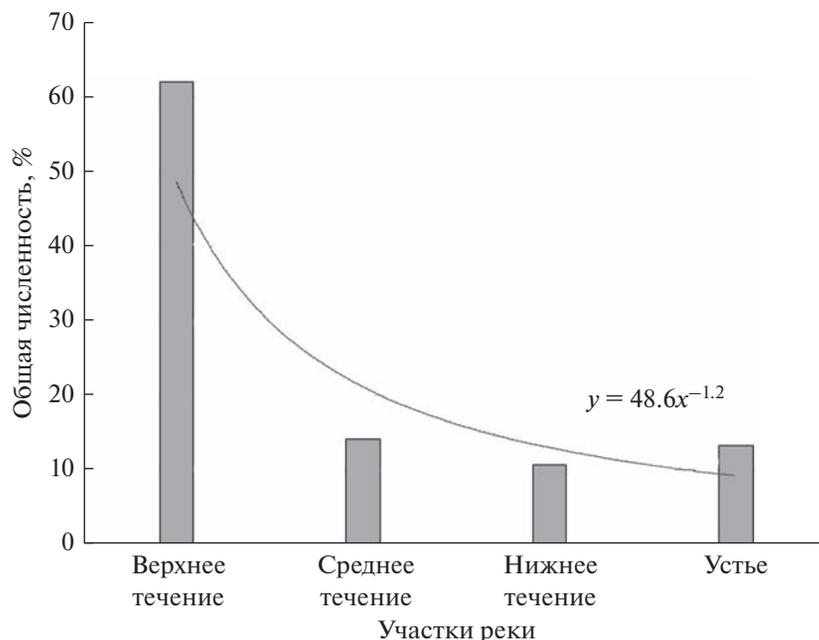


Рис. 3. Динамики численности рыб в направлении от истока к устью и графическое отображение степенной полиномиальной функции аппроксимации.

ют о том, что на обмелевшем отрезке русла низовьев реки сокращаются как видовое богатство, так и численность рыб (см. рис. 2, 3).

Основной сток горных и предгорных рек определяет уровень атмосферных осадков. Выявленные закономерности трансформации ихтиофауны при снижении экологической емкости водотока (в данном случае — по причине изъятия воды в хозяйственных целях) можно рассматривать в качестве модели реагирования биотического комплекса на возможные изменения климата (в том числе аридизацию) на юге Западной Сибири. Выявленные в р. Издревая особенности пространственного распределения рыб могут быть общими для других предгорных водотоков Салаирского горного кряжа.

Авторы выражают признательность координатору инициативной группы “Поможем реке Издревая” Ю.Ю. Колеватовой и сотруднику ООО “Сибэкоцентр” А.А. Томиленко за организацию и проведение обследования реки, сотруднику ИСиЭЖ СО РАН А.В. Мишакину — за участие в сборе материала в 2017 г., заведующему лабораторией зоомониторинга ИСиЭЖ СО РАН, д.б.н., проф. Ю.С. Равкину — за консультативную помощь при написании публикации.

Исследование поддержано Программой фундаментальных научных исследований (ФНИ) Российской академии наук на 2021–2025 гг. “Экологические основы организации, функционирования и динамики сообществ животных Северной Евразии” (проект № FWGS-2021-0002).

Авторы подтверждают отсутствие конфликта интересов авторских прав и соблюдение этических норм и стандартов при обращении с выловленными объектами исследования.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Фролова Н.Л. Гидрология рек. Антропогенные изменения речного стока. М.: Юрайт, 2019. 115 с.
2. Rytwinski T., Harper M., Taylor J.J. et al. What are the effects of flow-regime changes on fish productivity in temperate regions? A systematic map // *Environmental Evidence*. 2020. V. 9. № 7. <https://doi.org/10.1186/s13750-020-00190-z>
3. Ткачев Б.П., Булатов В.И. Малые реки: современное состояние и экологические проблемы. Новосибирск: Изд-во ГПНТБ, 2002. 114 с.
4. Кузин П.С. Классификация рек и гидрологическое районирование СССР. Л.: ГМИ, 1960. 187 с.
5. Гвоздецкий Н.А., Михайлов Н.И. Физическая география СССР. Азиатская часть. Изд. 3-е, исправленное и дополненное. М.: “Мысль”, 1978. 512 с.
6. Макунина Г.С. Западно-Сибирская равнина // Большая российская энциклопедия. 2017. Электронная версия. <https://bigenc.ru/geography/text/4138680>
7. Крылов А.В., Бобров А.А., Папченков В.Г. и др. Эко-система малой реки в изменяющихся условиях среды М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2007. 368 с.
8. Калинин В.М., Ларин С.И., Романова И.М. Малые реки в условиях антропогенного воздействия. Тюмень: Изд-во ТюмГУ, 1998. 218 с.
9. Lake P.S. Flow-generated disturbances and ecological responses: floods and draughts // *Hydroecology and ecohy-*

- drology: Past, Present and Future. Eds. Wood P.J., Hannah D.M., Sadler J.M. Wiley, Chichester, 2007. P. 75–92.
10. *Клеуш В.О., Ким Л.В.* Ущерб, наносимые рыбному хозяйству Красноярского края от работы разнотипных водозаборов тепловых электростанций // Рыбоводство и рыбное хозяйство. 2011. № 10. С. 19–25.
 11. *Thompson J., Pelc C.E., Brogan W.R., Jordan T.E.* The multiscale effects of stream restoration on water quality // *Ecological Engineering*. 2018. V. 124. P. 7–18. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng>
 12. *Taylor M.K., Cooke S.J.* Meta-analyses of the effects of river flow on fish movement and activity // *Environmental Reviews*. 2012. V. 20. № 4. P. 211–219. <https://doi.org/10.1139/a2012-009>
 13. *Bunn S.E., Arthington A.H.* Basic principles and ecological consequences of altered flow regimes for aquatic biodiversity // *Environmental Management*. 2002. V. 30. P. 492–507. <https://doi.org/10.1007/S00267-002-2737-0>
 14. *Van Vliet M.T.H., Ludwig F., Kabat P.* et al. Global river temperatures and sensitivity to atmospheric warming and changes in river flow // *Water Resources Research*. 2011. V. 47. № 2. W02544. <https://doi.org/10.1029/2010WR009198>
 15. *Walton S.E., Nunn A.D., Bolland J.D.* et al. Do fish go with the flow? the effects of periodic and episodic flow pulses on 0+ fish biomass in a constrained lowland river // *Ecohydrology*. 2017. V. 10. № 1. <https://doi.org/10.1002/eco.1777>
 16. *Сельский С.В.* (ред.) Методика расчета гидрологических характеристик техногенно-нагруженных территорий. СПб.: Изд-во ОАО “ВНИИГ им. Б.Е. Веденеева”, 2010. 113 с.
 17. *Евстигнеев В.М.* Речной сток и гидрологические расчеты. М.: Изд-во МГУ, 1990. 303 с.
 18. *Правдин И.Ф.* Руководство по изучению рыб. М.: Пищ. пром-сть, 1966. 376 с.
 19. *Решетников Ю.С.* (ред.) Рыбы в заповедниках России. Т. 1. Пресноводные рыбы. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2010. 627 с.
 20. *Никольский Г.В.* О биологической специфике фаунистических комплексов и значении ее анализа для зоогеографии // *Очерки по общим вопросам ихтиологии* / Под ред. Линдберга Г.У. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1953. С. 65–76.
 21. *Решетников Ю.С.* Идеи Г.В. Никольского о фаунистических комплексах и их современное развитие // *Современные идеи ихтиологии*. М.: Наука, 1981. С. 75–96.
 22. *Рикер У.Е.* Методы оценки и интерпретации биологических показателей популяций рыб. М.: Пищ. пром-сть, 1979. 408 с.
 23. *Максименко В.П.* Количественные методы оценки рыбных запасов. М.: ФГУП “Национальные рыбные ресурсы”, 2004. 256 с.
 24. *Воскресенский К.П.* Норма и изменчивость годового стока рек Советского Союза. Л.: Гидрометеиздат, 1961. 51 с.
 25. *Кучмент Л.С., Демидов В.Н., Мотовилов Ю.Г.* Формирование речного стока. М.: Наука, 1983. 216 с.
 26. *Никольский Г.В.* Теория динамики стада рыб как биологическая основа рациональной эксплуатации и воспроизводства рыбных ресурсов. М.: Пищ. пром-сть, 1974. 448 с.

УДК 594:543.215

ВЛИЯНИЕ КОНЦЕНТРАЦИИ КАТИОНОВ (Ca^{2+} , Mg^{2+} , Na^+ И K^+) В ВОДЕ НА УРОВЕНЬ ОКИСЛИТЕЛЬНЫХ ПРОЦЕССОВ В ТКАНЯХ ДВУСТВОРЧАТЫХ МОЛЛЮСКОВ СЕМ. DREISSENIDAE

© 2023 г. А. С. Соколова^а*, О. Л. Цельмович^а, Д. В. Микряков^а

^аИнститут биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН,
Россия 152742 Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок

*e-mail: Aleksandrasokol@rambler.ru

Поступила в редакцию 29.04.2022 г.

После доработки 14.11.2022 г.

Принята к публикации 21.11.2022 г.

Представлены результаты изучения влияния содержания катионов Ca^{2+} , Mg^{2+} , Na^+ и K^+ в воде на уровень продуктов перекисного окисления липидов и антиоксидантов в тканях двустворчатых моллюсков *Dreissena bugensis* и *D. polymorpha*. Отлов моллюсков проводили на четырех акваториях Горьковского водохранилища, отличающихся концентрациями катионов Ca^{2+} , Mg^{2+} , Na^+ и K^+ . Установлена корреляционная связь между количественными показателями катионов в воде и интенсивностью перекисных процессов, с одной стороны, и уровнем общей антиокислительной активности в тканях моллюсков, с другой. Зафиксированы статистически значимые межвидовые различия исследованных показателей у моллюсков из участков с повышенной концентрацией катионов.

Ключевые слова: Горьковское водохранилище, концентрации катионов Ca^{2+} , Mg^{2+} , Na^+ и K^+ , двустворчатые моллюски *D. bugensis* и *D. polymorpha*, перекисное окисление липидов, антиокислительная активность

DOI: 10.31857/S0367059723020129, **EDN:** MZSERK

Минеральный состав воды – важный экологический фактор, влияющий на рост, развитие и физиологические процессы в организме гидробионтов. Показатели водно-солевого обмена – надежные индикаторы физиологического состояния гидробионтов, помогают определять происхождение вида, степень его устойчивости и способность к адаптации [1–8].

Жизнедеятельность и выживание моллюсков обусловлены наличием специализированных структур и систем, осуществляющих активный транспорт катионов Ca^{2+} , Mg^{2+} , Na^+ и K^+ из внешней среды в организм. Наряду с другими неорганическими элементами они необходимы для осуществления жизнедеятельности организма, поддерживая осмотический, ионный и кислотно-щелочной баланс. Пороговые уровни катионов в воде определяют границы ареала моллюсков в природных условиях. Установлено, что расселение дрейссенид в пресные водоемы лимитируется концентрацией ионов кальция в воде менее 14 мг/дм³ [9]. Также изучены межвидовые различия *D. bugensis* и *D. polymorpha* по устойчивости к воде с низкой минерализацией. Для этих видов определены отличия минимальных концентраций различных ионов в воде, необходимые для

поддержания ионного баланса между организмом и средой [9]. Показано [10, 11], что для выживания и роста европейской популяции *D. polymorpha* необходимы концентрации Ca^{2+} выше 15 мг/дм³.

При совместном поселении двух видов дрейссенид, как правило, *D. bugensis* доминирует над *D. polymorpha*. Это связано с толерантностью первого вида к заиленному дну, устойчивостью к недостатку кислорода, высокими темпами роста и скорости фильтрации, более эффективной способностью захвата пищи из воды в условиях ее пониженной концентрации и др. [9, 12–14].

Однако в доступной литературе не обнаружены данные по воздействию изменения концентраций катионов Ca^{2+} , Mg^{2+} , Na^+ и K^+ в воде на интенсивность различных метаболических процессов в организме моллюсков. Особенно важно исследовать прооксидант-антиоксидантную систему, которая поддерживает динамическое равновесие окислительно-восстановительного баланса и регулирует метаболические процессы в организме. При воздействии стресс-факторов происходит активация окислительных процессов, которая связана с избыточным накоплением активных форм кислорода (АФК). Избыток АФК (супероксидный и гидроксильный радикалы,

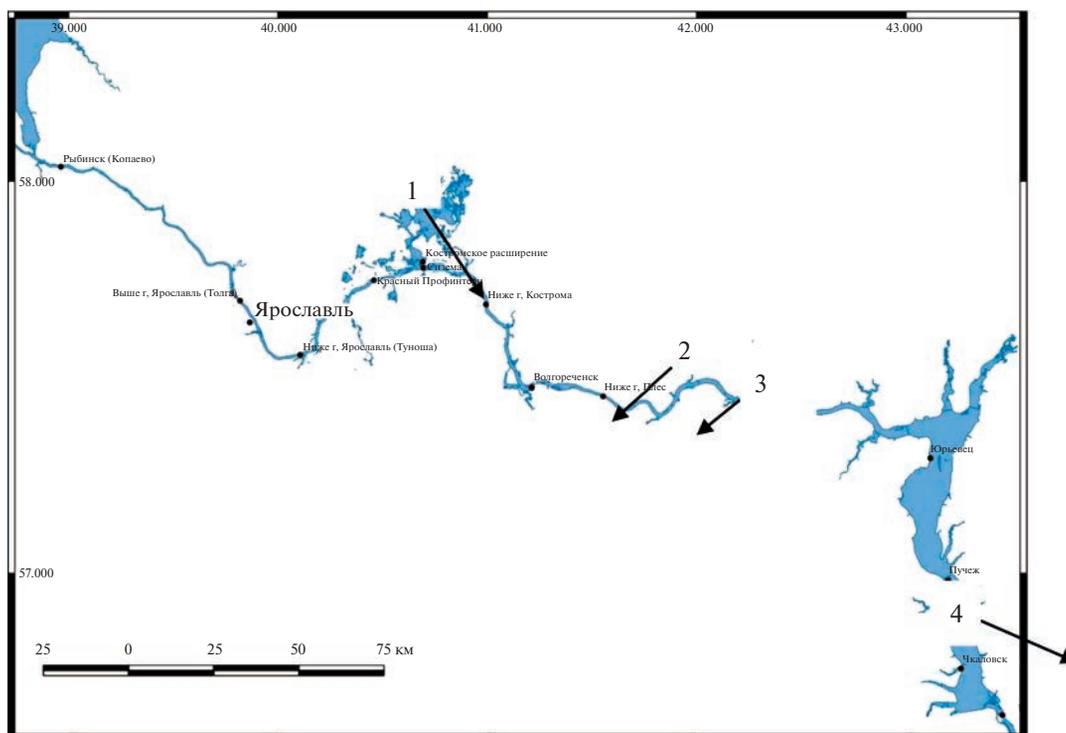


Рис. 1. Карта Горьковского водохранилища. Здесь и на рис. 2 и 3 станции: 1 – Костромское расширение, 2 – г. Волгореченск, 3 – ниже г. Плес, 4 – г. Пучеж.

синглетный кислород, пероксиды и многие другие соединения) становится причиной активации перекисного окисления липидов, инактивации структур антиокислительной защиты и нарушения динамического равновесия в системе прооксидант–антиоксидант в сторону образования оксидантов. Согласно существующим представлениям [15–20], антиокислительная защита осуществляется антиоксидантной системой клеток и тканей (антиоксидантными ферментами: супероксиддисмутазой, каталазой, глутатионпероксидазой, глутатион S-трансферазой) и низкомолекулярными антиоксидантными соединениями (α -токоферолом, восстановленным глутатионом, фенольной формой коэнзима Q_{10} , β -каротином, аскорбиновой кислотой и др.). Поэтому такие исследования позволят получить новую информацию о биохимических механизмах устойчивости моллюсков к изменению среды обитания.

Цель работы – изучить влияние концентрации ионов Ca^{2+} , Mg^{2+} , Na^+ и K^+ в воде на уровень окислительных процессов в тканях двустворчатых моллюсков сем. *Dreissenidae*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследование проводили в ходе комплексной гидробиологической экспедиции (август 2018 г.) на научно-исследовательском судне “Академик

Топчиев” ИБВВ РАН. В качестве полигона использовали акваторию Горьковского водохранилища. Разные участки данного водоема отличаются неоднородностью химического состава, обусловленной наличием различных водных масс [21]. Отбор воды и отлов моллюсков проводили на четырех станциях: 1 – Костромское расширение, 2 – г. Волгореченск, 3 – ниже г. Плес, 4 – г. Пучеж (рис. 1), которые различались по гидрофизическим характеристикам (табл. 1). Первые три станции относятся к озерно-речной части водохранилища, а четвертая – к озерной. Пробы воды отбирали батометром из поверхностного (0.5 м) горизонта.

Сравнение концентраций главных ионов в воде из придонного и поверхностного слоев показало, что различия между ними не превышают погрешность метода измерений [22]. В результате было принято решение ограничиться отбором проб воды только из поверхностного горизонта. Пробы воды отбирали в полипропиленовые флаконы емкостью 20 мл с плотной крышкой и хранили при комнатной температуре. Дальнейшие исследования проводили в лабораторных условиях. Перед анализом в соответствии с методикой выполнения измерений воду фильтровали через мембранный фильтр с диаметром пор 0.2 мкм. Определение катионов выполнено методом капиллярного электрофореза на приборе “Капель 103 P”. За результат

Таблица 1. Характеристика места отбора проб

Станция	Глубина, м	T , °C	O_2 , мг/л	Прозрачность, см	Цветность, град
1. Костромское расширение	3.5	20.0	4.83	20	45
2. Город Волгореченск	17.00	21.2	7.28	100	60
3. Ниже города Плес	17.00	21.3	7.53	130	55
4. Город Пучеж	14.00	20.0	6.72	130	55

принимали среднее арифметическое двух параллельных измерений. Точность измерений оценивали по стандартным образцам, приготовленным из растворов ГСО (Государственные стандартные образцы) с аттестованными значениями определяемых катионов.

Половозрелых моллюсков отлавливали при помощи модифицированного дночерпателя Экмана-Берджа (ДАК-250) с площадью захвата $1/40 \text{ м}^2$, по 1–5 подъемов на каждой станции. После вылова мягкие ткани отделяли от раковины и сразу замораживали в морозильной камере при температуре $-18...-22^\circ\text{C}$. В лабораторных условиях непосредственно перед анализом пробы размораживали при комнатной температуре. Для дальнейшего исследования отбирали ткани моллюсков размером 15–20 мм. С каждой станции готовили по 10 суммарных гомогенатов от 5–15 моллюсков одного вида и размера без учета пола на 0.6%-ном физрастворе в соотношении 1 : 6 (масса к объему).

Об интенсивности перекисного окисления липидов (ПОЛ) судили по накоплению малонового диальдегида (МДА). Концентрацию МДА определяли в гомогенатах тканей на основе учета количества продуктов ПОЛ, реагирующих с тиобарбитуровой кислотой и дающих с ней окрашенный комплекс. Интенсивность окрашивания оценивали спектрофотометрически по изменению максимума поглощения при длине волны 535 нм. Содержание МДА вычисляли с учетом коэффициента молярной экстинкции ($1.56 \times 10^5 \text{ М}^{-1} \text{ см}^{-1}$) и выражали в наномолях на 1 г ткани [23].

Общую антиокислительную активность (ОАА) оценивали по кинетике окисления субстрата восстановленной формы 2,6-дихлорфенолиндофенола кислородом воздуха по общепринятой методике. Сущность метода заключается в том, что чем выше скорость окисления субстрата в присутствии биологического материала, тем ниже содержание антиоксидантов в тканях. Константу ингибирования окисления субстрата (КОС), являющуюся показателем ОАА ткани, определяли относительно контроля по формуле: $K_i = K_{\text{кон}} - K_{\text{оп}}/C$, где $K_{\text{кон}}$ и $K_{\text{оп}}$ – константы скорости окисления субстрата соответственно в контроле и опыте; C – концентрация гомогената в кювете [24].

Статистическая и графическая обработка данных проведена с помощью прикладных программ Microsoft Office Excel 2010, Statistica 6.0. Для выявления видовых различий применяли непараметрический критерий U Манна-Уитни. Статистическую значимость различий оценивали при $p < 0.05$. Связь между показателями моллюсков и уровнем Ca^{2+} , Mg^{2+} , Na^+ и K^+ определяли методом ранговой корреляции Спирмена.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Содержание ионов в воде. Проведенный анализ воды из исследуемых акваторий показал наиболее высокое содержание катионов Ca^{2+} (от 24.44 до 36.48 мг/дм³). Далее в порядке убывания следуют Mg^{2+} (от 7.94 до 12.08 мг/дм³) и Na^+ (от 3.85 до 6.8 мг/дм³). Для данного водоема содержание катионов K^+ мало вариабельно – его значение не превышает 2 мг/дм³. При этом стоит отметить различия концентрации ионов в воде на разных станциях. Разброс содержания катионов зависел от количественных показателей: наибольший – Ca^{2+} , а наименьший – K^+ . На станции 4 зафиксировано самое высокое содержание ионов Ca^{2+} (36.48), Mg^{2+} (12.08) и K^+ (1.75), а на станции 1 – Na^+ (6.8). Самое низкое содержание ионов Ca^{2+} (24.44), Mg^{2+} (7.94), Na^+ (3.86) было отмечено на станции 2, а K^+ (1.54) – на станции 3 (табл. 2).

Уровень содержания МДА. Обнаружены отличия уровня МДА в тканях моллюсков на разных станциях (рис. 2): наиболее высокие показатели у обоих видов отмечены на станциях 1 и 4, а низкие – на двух других станциях. Исследование межвидовых различий показало достоверно высокий уровень МДА в тканях *D. bugensis* со всех станций, кроме 2, по сравнению *D. polymorpha*.

Уровень ОАА. Моллюски из разных станций отличались не только интенсивностью ПОЛ, но и уровнем КОС (рис. 3). Наиболее высокие показатели КОС зафиксированы на станциях 1 и 2. Статистически значимые межвидовые отличия данного показателя зафиксированы на станциях 1 и 4. Более высокий уровень КОС, как и содержание МДА, отмечен у особей *D. bugensis*.

Корреляционный анализ. У обоих видов установлена прямая корреляционная связь между со-

Таблица 2. Концентрации катионов в воде, мг/дм³

Станция	Ca^{2+}	Mg^{2+}	Na^+	K^+
1. Костромское расширение	30.49	10.81	6.8	1.66
2. Город Волгореченск	24.44	7.94	3.85	1.54
3. Ниже города Плес	28.16	8.76	3.9	1.43
4. Город Пучеж	36.48	12.08	5.6	1.75

Таблица 3. Коэффициенты корреляции между уровнем МДА, КОС и концентрацией ионов Ca^{2+} , Mg^{2+} , Na^+ и K^+

Показатели	Концентрации							
	Ca^{2+}		Mg^{2+}		Na^+		K^+	
	<i>D. pol.</i>	<i>D. bug.</i>	<i>D. pol.</i>	<i>D. bug.</i>	<i>D. pol.</i>	<i>D. bug.</i>	<i>D. pol.</i>	<i>D. bug.</i>
МДА	0.64	0.83	0.90	0.95	0.96	0.94	0.90	0.86
КОС	-0.94	0.05	-0.83	0.30	-0.32	0.69	-0.64	0.61

держанием МДА и концентрацией катионов Ca^{2+} , Mg^{2+} , Na^+ и K^+ , а также у *D. bugensis* между уровнем КОС и концентрацией катионов Na^+ и K^+ (табл. 3). Обратная корреляционная связь выявлена в тканях моллюсков *D. polymorpha* между уровнем КОС и концентрацией катионов Ca^{2+} , Mg^{2+} и K^+ .

ОБСУЖДЕНИЕ

Вода Горьковского водохранилища относится к гидрокарбонатному классу, кальциево-магниевой группе, II типу (по классификации О.А. Алекина) [25]. Содержание кислорода в местах отбора проб было выше критических значений, уста-

новленных для обеспечения жизнедеятельности дрейссенид [26]. Зафиксированные нами концентрации ионов Ca, Mg, Na и K были выше нижних пороговых значений, установленных ранее В.И. Мартемьяновым для дрейссенид пресноводных водоемов [4, 9]. Различия концентрации ионов на станциях Горьковского водохранилища, как было указано выше, связаны с гидрологическим режимом данного водоема [21], в частности с проточностью и влиянием боковых притоков. В озерной части водохранилища по сравнению с озерно-речной течением воды практически отсутствует (0.04 м/с) [27].

Полученные показатели концентрации катионов существенно выше ранее описанных мини-

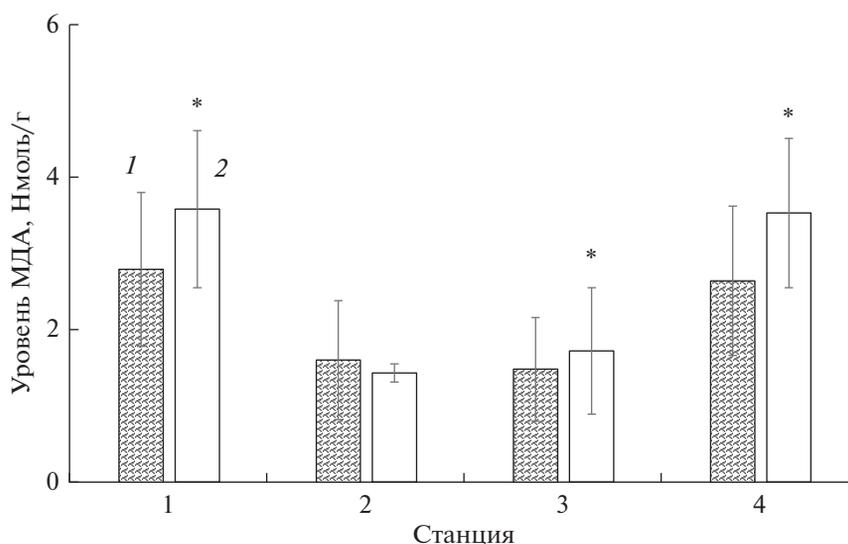


Рис. 2. Уровень МДА в тканях двустворчатых моллюсков. Здесь и на рис. 3: 1 – *D. polymorpha*, 2 – *D. bugensis*; * – значимые межвидовые различия при $p < 0.05$. Полосы погрешности на гистограммах отражают ошибку среднего $M \pm m$.

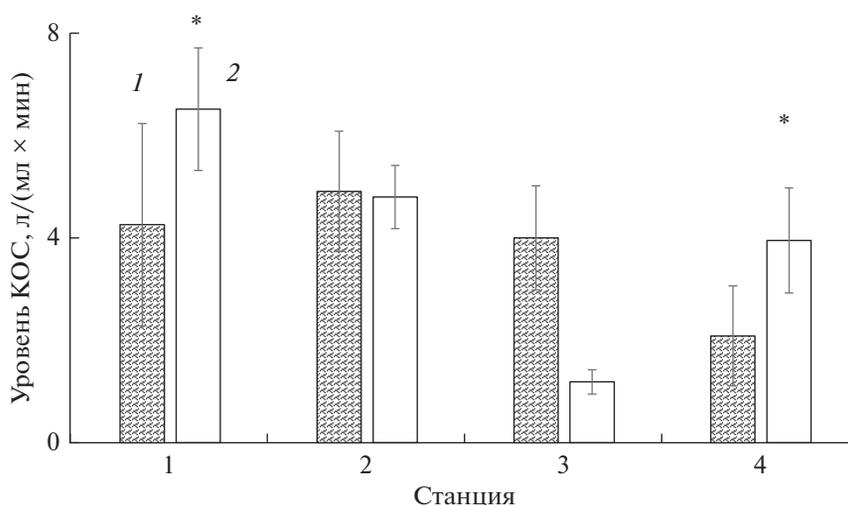


Рис. 3. Уровень КОС в тканях двустворчатых моллюсков.

мальных значений, требуемых для жизнедеятельности моллюсков [28–30]. Значительная проточность обеспечивает более высокое содержание кислорода в воде (см. табл. 1) и препятствует накоплению иловых отложений на грунте на станциях 2 и 3. Ранее нами [31] было показано существенное увеличение уровня МДА в тканях двустворчатых моллюсков *Unio tumidus* из участка реки Ахтуба с заиленным дном и замедленным течением по сравнению с песчаным дном и быстрым течением. Это хорошо согласуется с высокими показателями МДА у моллюсков обоих видов на станциях Костромское расширение и г. Пучеж. Вероятно, влияние гидрологического режима водоема на интенсивность окислительных процессов в организме моллюсков осуществляется вследствие изменения количественного содержания ионов в данных акваториях водохранилища. На это указывает прямая корреляционная связь между концентрациями ионов Ca, Mg, Na и K и уровнем МДА в тканях обоих видов. Необходимо также отметить возможное влияние токсикантов на интенсивность перекисных процессов. При исследовании в 2015 г. Горьковского водохранилища было зафиксировано превышение допустимых концентраций Ni, Cu, Zn, Cr в донных отложениях и рыбохозяйственных ПДК по уровню V, Cu, Zn, Sr, Mo в воде, однако содержание общих растворенных форм металлов не превышало санитарно-гигиенические нормы для водоемов [32]. Вместе с тем авторы не приводят сведения о концентрации тяжелых металлов в грунте и воде на исследуемых станциях.

Анализ уровня ОАА у моллюсков из разных станций показал неоднозначные результаты. Нами не обнаружено отличий данного показателя на разных участках Горьковского водохранилища в зависимости от гидрофизических параметров во-

ды. Однако проведенный корреляционный анализ выявил видовые отличия зависимости уровня КОС от концентрации различных ионов. Увеличение концентрации ионов Na и K в воде повышает этот показатель в организме *D. bugensis*, тогда как в тканях моллюсков *D. polymorpha* высокое содержание ионов Ca, Mg и K снижает уровень данного параметра. Это позволяет сделать вывод о видовом различии направления изменений уровня ОАА в тканях моллюсков при повышении концентрации ионов K в воде.

Как было сказано выше, *D. bugensis* более приспособлена к обитанию при заиленном дне и недостатку кислорода. Высокие темпы роста и скорости фильтрации в неблагоприятных условиях обитания обеспечивают интенсивные метаболические процессы. Это приводит к усилению процессов перекисного окисления в организме, что подтверждается значимо высокими показателями МДА и КОС у *D. bugensis* по сравнению с *D. polymorpha* на станциях 1 и 4.

При воздействии негативных стресс-факторов происходит активация окислительных процессов в организме гидробионтов. По изменению содержания МДА в тканях моллюсков оценивают условия среды обитания и характер реагирования на токсиканты [19, 20, 33–35].

Таким образом, обнаружены отличия уровня МДА и КОС у *D. bugensis* и *D. polymorpha* при разных концентрациях катионов Ca^{2+} , Mg^{2+} , Na^+ и K^+ в воде. Повышение концентрации катионов усиливает окислительные процессы в организме обоих видов дрейссенид. Межвидовые отличия исследуемых показателей указывают на различия в функционировании механизмов прооксидант-антиоксидантной системы у разных видов сем. Dreissenidae. Вероятно, от успешного поддержа-

ния окислительно-восстановительного баланса зависят устойчивость и способность адаптации организма к изменениям среды обитания.

Работа выполнена в рамках государственного задания (тема № 121050500046-8).

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Флерова Г.И., Мартемьянов В.И., Запруднова Р.А. Содержание электролитов в сыворотке крови пресноводных рыб // Биол. науки. 1980. № 3. С. 46–51.
2. Запруднова Р.А., Мартемьянов В.И. Использование параметров ионного обмена для оценки внутривидовой разнокачественности и устойчивости рыб к внешним воздействиям // Структура локальной популяции у пресноводных рыб / Ред. Поддубный А.Г. Рыбинск: ИББВ РАН, 1990. С. 170–186.
3. Мартемьянов В.И. Содержание воды и катионов в различных тканях двустворчатых моллюсков, обитающих в Волжском плесе Рыбинского водохранилища // Журн. эвол. биохим. и физиол. 1996. Т. 32. № 2. С. 151–155.
4. Мартемьянов В.И. Динамика содержания натрия, калия, кальция, магния у пресноводного моллюска дрейссены *Dreissena polymorpha* при стрессе // Журн. эвол. биохим. и физиол. 2000. Т. 36. № 1. С. 33–36.
5. Запруднова Р.А. Изменения поведения и ионной регуляции у пресноводных рыб при стрессе // Успехи совр. биологии. 1999. Т. 119. № 3. С. 265–270.
6. Запруднова Р.А. Оценка стрессоустойчивости леща *Abramis brama* по обмену ионами натрия и калия между организмом и водой // Вопросы рыболовства. 2008. Т. 9. № 3. С. 697–710.
7. Виноградов Г.А., Мартемьянов В.И. Влияние экологических факторов на показатели водно-солевого обмена дрейссены *Dreissena polymorpha*: Эффект изменения рН и концентрации калия в воде // Биол. внутренних вод. 2004. № 3. С. 82–85.
8. Martemyanov V.I., Borisovskaya E.A. Indices of hydromineral metabolism in Tyulka (*Clupeonella Cultriventris*; Clupeiformes, Clupeidae) introduced in the Rybinsk reservoir in comparison to aboriginal and marine fish species // Russ. J. of Biological Invasions. 2010. V. 1. № 3. P. 187–193. <https://doi.org/10.1134/S2075111710030082>
9. Мартемьянов В.И. Пороговые концентрации катионов во внешней среде, определяющие границы распространения *Dreissena polymorpha* и *Dreissena bugensis* в пресных водоемах // Дрейссениды: эволюция, систематика, экология: Лекции и мат. докл. II междунар. школы-конференции. Борок: Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина, 2013. С. 80–83.
10. Jones L.A., Ricciardi A. Influence of physicochemical factors on the distribution and biomass of invasive mussels (*Dreissena polymorpha* and *Dreissena bugensis*) in the St. Lawrence River // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 2005. V. 62. P. 1953–1962.
11. Farr M.D., Payne B.S. Environmental habitat conditions associated with freshwater dreissenids // Aquatic Nuisance Species Research Program. 2010. 32 p.
12. Шкорбатов Г.Л., Карневич А.Ф., Антонов П.И. Экологическая физиология // Дрейссена *Dreissena polymorpha* (Pall.) (Bivalvia, Dreissenida): Систематика, экология и практическое значение. Сер. “Виды фауны России и сопредельных стран”. М.: Наука, 1994. С. 67–108.
13. Karatayev A., Burlakova L., Padilla D. Physical factors that limit the distribution and abundance of *Dreissena polymorpha* (Pall.) // J. of Shellfish Research. 1998. V. 17. № 4. P. 1219–1235.
14. Mills E.L., Leach J.H., Carlton J.T., Secor C.L. Exotic species in the Great Lakes: A history of biotic crises and anthropogenic introductions // J. of Great Lakes Research. 1993. V. 19. P. 1–54.
15. Viarengo A., Pertica M., Canesi L. et al. Lipid peroxidation and level of antioxidant compounds (GSH, vitamin E) in the digestive glands of mussels of three different age groups exposed to anaerobic and aerobic conditions // Mar. Environ. Res. 1989. V. 28. P. 2991–2995.
16. Winston G.W. Oxidants and antioxidants in aquatic animals // Comp. Biochem. Physiol. 1991. V. 100. № 1–2. P. 173–176.
17. Меньшикова Е.Б., Зенков Н.К., Ланкин В.З. и др. Окислительный стресс: Патологические состояния и заболевания. Новосибирск: АРТА, 2008. 284 с.
18. Скулачев В.П. Новые сведения о биохимическом механизме запрограммированного старения организма и антиоксидантной защите митохондрий // Биохимия. 2009. Т. 74. № 12. С. 1718–1721.
19. Черноморские моллюски: элементы сравнительной и экологической биохимии. Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2014. 323 с.
20. Экотоксикологические исследования прибрежной черноморской ихтиофауны в районе Севастополя. М.: ГЕОС, 2016. 360 с.
21. Экологические проблемы Верхней Волги. Отв. редактор Копылов А.И. Ярославль: Изд-во ЯГТУ, 2001. 427 с.
22. Методика измерений массовой концентрации катионов аммония, калия, натрия, лития, магния, стронция, бария и кальция в пробах питьевых, природных (в том числе минеральных) и сточных вод методом капиллярного электрофореза с использованием системы капиллярного электрофореза «Капель». ПНДФ 14.1:2.4.167-2000. 2014. 36 с.
23. Андреева Л.И., Кожемякин Н.А., Кишкун А.А. Модификация методов определения перекисей липидов в тесте с тиобарбитуровой кислотой // Лаб. дело. 1988. № 11. С. 41–43.
24. Семенов В. Л., Ярош А.М. Метод определения антиокислительной активности биологического материала // Укр. биохим. журн. 1985. Т. 57. № 3. С. 50–51.
25. Алексин О.А. Основы гидрохимии. Л.: Гидрометеорологическое изд-во, 1970. 444 с.
26. Пряничникова Е.Г. Структурно-функциональные характеристики дрейссенид Рыбинского водохранилища: Дис. ... канд. биол. наук. Борок, 2012. 179 с.
27. Волга и ее жизнь. Л.: Наука, 1978. 348 с.

28. *Martemyanov V.I.* Influence of environmental mineral composition on the indices of water - salt metabolism in *Dreissena polymorpha* Pallas introduced in the Rybinsk reservoir // Russ. J. of Biological Invasions. 2011. V. 2. № 2–3. P. 213–222.
<https://doi.org/10.1134/S207511171103009X>
29. *Виноградов Г.А., Клерман А.К., Комов В.Т.* Особенности ионного обмена пресноводных моллюсков в условиях высокой концентрации ионов водорода и низкой минерализации внешней среды // Экология. 1987. № 3. С. 81–84.
30. *Dean P.M., Matthews E.K.* Electrical activity in pancreatic islet cells: effect of ions // J. Physiol. 1970. V. 210. P. 265–275.
31. *Sokolova A.S., Mikryakov V.R., Kuzmicheva S.V., Suvorova T.A.* Immune physiological indices of *Unio tumidus* (Philipson, 1788) (Bivalvia) in different sections of the Akhtuba river // Hydrobiological Journal. 2018. V. 54. № 4. P. 78 – 84.
<https://doi.org/10.1615/HydrobJ.v54.i4.80>
32. *Томилина И.И., Ганеева М.В., Ложкина Р.А.* Оценка качества воды и донных отложений каскада водохранилищ реки Волга по показателям токсичности и химического состава // Труды Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН. 2018. № 82 (85). С. 107–131.
<https://doi.org/10.24411/0320-3557-2018-1-0015>
33. *Будняк А.К., Захариева З.Е., Сорокин А.В., Петров С.А.* Состояние окислительно-восстановительной системы в органах черноморской мидии *Mytilus galloprovincialis* в присутствии солей цинка и меди в среде обитания // Вестник ОНУ. 2007. Т. 12. № 5. С. 19–24.
34. *Гостюхина О.Л., Головина И.В.* Состояние антиоксидантного комплекса и перекисного окисления липидов в тканях мидии из Севастопольских бухт в ранневесенний период // Экологическая химия. 2011. № 20 (4). С. 211–217.
35. *Довженко Н.В., Бельчева Н.Н., Челомин В.П.* Реакция антиоксидантной системы мидии Грея *Mytilus grayanus* как индикатор загрязнения прибрежных акваторий (залив Петра Великого в Японском море) // Вестник МГОУ. Сер. Естественные науки. 2014. № 4. С. 57–66.