



Издатель

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

Научный электронный журнал

ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИИ

<http://ecopri.ru>

№ 1 (47). Март, 2023

Главный редактор

А. В. Коросов

Редакционный совет

В. Н. Большаков
А. В. Воронин
Э. В. Ивантер
Н. Н. Немова
Г. С. Розенберг
А. Ф. Титов
Г. С. Антипина
В. В. Вапиров
А. М. Макаров

Редакционная коллегия

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

Службы поддержки

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

ISSN 2304-6465

Адрес редакции

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

E-mail: ecopri@psu.karelia.ru

<http://ecopri.ru>





Содержание № 1. 2023

От редакции

Про большие файлы

3

Оригинальные исследования

Гарягдыев Г. Ч.	<i>Пустынные леса Каракума в борьбе с опустыниванием</i>	4 – 12
Горбач В. В.	<i>Динамика лета имаго и численность локальных популяций перламутровки <i>Clossiana freija</i> (Insecta, Lepidoptera, Nymphalidae) в среднетаежном ландшафте (на примере заповедника «Кивач»)</i>	13 – 25
Ивантер Э. В.	<i>К изучению строения, теплозащитных свойств и линьки волосяного покрова полевки-экономки и лесной мышовки</i>	26 – 44
Клименко О. Е., Якушева Н. Н., Клименко Н. И., Попов А. И., Степовенко В.	<i>Биопрепараты как способ биологизации агроценоза питомника груши</i>	45 – 57
Крюков В. И., Жучков С. А., Лазарева Т. Н..	<i>Ионы хрома (VI) индуцируют микроядра и ядерные аномалии в эритроцитах амфибий</i>	58 – 66
Моисеева Т. А.	<i>К вопросу о поведении бурого медведя в неволе</i>	67 – 81
Пилип Л. В., Сырчина Н. В., Кузнецов Д. А.	<i>Животноводческие комплексы как источники загрязнения окружающей среды тяжелыми металлами (Cu, Zn)</i>	82 – 89

Синопсис

Коросов А. В.	<i>Книга, предопределившая жизнь</i>	90 – 92
Коросов А. В.	<i>Maxent в Excel</i>	93 – 95

Выпуск № 1

От редакции

Про большие файлы

Уважаемые читатели, авторы и рецензенты!

Очередной выпуск сформирован.

Считаем необходимым напомнить об одной возможности нашего журнала, которую авторы редко используют. На нашем сайте в электронный вариант статьи можно включать объемные материалы: таблицы, рисунки, фотографии, короткие видео, скрипты программ. В меню редактора этому служат несколько команд вкладки «Вставить». Большие файлы будут храниться на нашем сайте, они доступны при просмотре электронного варианта статьи, однако не могут войти в PDF-копию статьи.

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

УДК 574.472

ПУСТЫННЫЕ ЛЕСА КАРАКУМА В БОРЬБЕ С ОПУСТЫНИВАНИЕМ

ГАРЯГДЫЕВ
Гуванч Чарыевич

Туркменский государственный университет имени Махтумкули,
giwanch.garyagdyev@gmail.com

Ключевые слова:
барханы
биоразнообразие
движение песка
ксерофиты
пустынные леса
фитомелиорация
фитоценоз пустыни

Аннотация: Статья посвящена оценке воздействия различных ксерофитных видов растений пустынного биогеоценоза на процессы опустынивания. Оценка сделана на основе изучения экологических условий пустынных районов Каракумов, дана характеристика возникновения процессов опустынивания, приведены практические примеры наблюдения за движением песков и возникновением различных форм рельефа пустыни. Характеристика биологического разнообразия пустынных лесов осуществлена на основе выделения ярусов и учета видов на пробных площадях. Последовательно характеризуется экологическое воздействие растений различных жизненных форм на окружающую среду. Каждое растение-ксерофит оценивается отдельно с точки зрения характера его роста, адаптаций к условиям окружающей среды. На основе этих данных проведен анализ растений пустынного леса по продолжительности жизни, интенсивности роста, адаптациям для роста и развития на песчаных почвах. Данна оценка хозяйственного значения растений в народном хозяйстве. Показано, что фитомелиоративные работы с использованием ксерофитных видов растений в подвижных песках, таких как барханы, грядо-буగристые и заросшие пески, наиболее эффективны в борьбе с опустыниванием. Результаты полевых наблюдений за движением песка в открытых районах пустыни сравнивались с данными, полученными в районах фитомелиорации.

© Петрозаводский государственный университет

Подписана к печати: 18 апреля 2023 года

Получена: 06 февраля 2023 года

Введение

Физико-географические особенности пустыни являются главной причиной разнообразия экологических условий в Каракумах. В суровых климатических условиях в Каракумах сформировалась своеобразная экосистема пустынных лесов. В отличие от хвойных и широколиственных лесов, уровень биологического разнообразия пустынных лесов более низкий. Пустынные леса представлены формациями нескольких видов растений. Эти экосистемы обеспечивают оптимальный микроклимат для всего живого в данном районе. Поэтому пустынный лес играет важную роль в аридных условиях, особенно в сельских местностях.

Пустынный лес является природным барьером между оазисом и самой пустыней,

играя огромную роль в борьбе с опустыниванием. Деревья и кустарники пустынного леса используются в качестве древесины, для создания защитных зон вблизи подвижных песков (барханов, дюн и т. д.), а также являются источником корма для пастбищных животных. Все эти особенности делают пустынный лес важным объектом для ведения народного хозяйства. В этом плане нужна оценка экологических характеристик различных ксерофитных видов растений пустынного леса. Этую оценку необходимо проводить методом измерения массы подвижного песка до и после фитомелиоративных работ с использованием пескоуловителей.

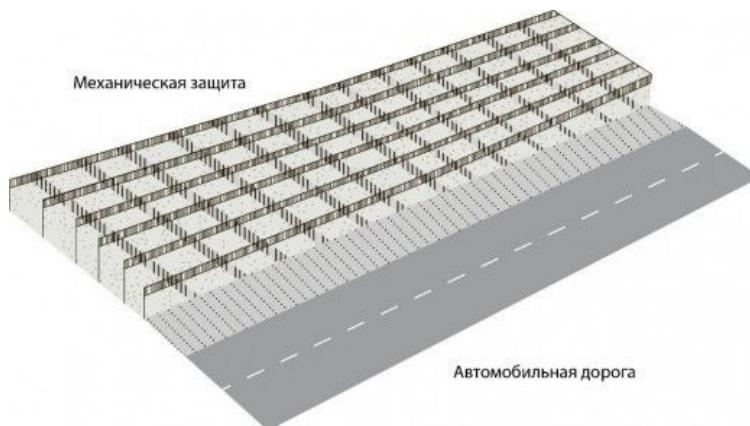
Материалы

Возникновение пустыни связано с различными физико-географическими особенностями

стями того или иного региона. Это основные абиотические факторы, такие как температурный режим, влажность атмосферного воздуха, господствующие ветры и др. (Бабаев, 1995). Их комплексное воздействие приводит к возникновению пустынных районов, а сам процесс именуется опустыниванием. Таким образом, главная задача, которая стоит перед экологами, – это изучение самого процесса опустынивания и разработка методов борьбы с ним (Бабаев, 2012).

Юго-Восточные Каракумы включают в себя равнинно-пустынную зону между рекой Амударьей и возвышенностью Карабиль. Одной из климатических особенностей Юго-Восточных Каракумов является то, что здесь высокая среднегодовая температура воздуха и очень жаркое лето по сравнению с другими агроклиматическими районами (+30.1 °C в Теджене, +32.2 °C в Чешме, +32.0 °C в Репете). Интенсивность опустынивания в данном регионе зависит от межсезонных климатических особенностей, поэтому оценка и мониторинг природных факторов

являются важными составляющими в борьбе с опустыниванием. Своебразный микроклимат приводит к образованию барханов и грядо-буగристых песков. Как защитная мера в этих зонах устанавливают механические преграды, вблизи хозяйственно важных объектов проводят фитомелиоративные работы. Механическая защита основывается на использовании растительного материала, такого как камыш прибрежный (*Scirpus litoralis* Schrad), верблюжья колючка седая (*Alhagi canescens* (Regel) Shap), арундо тростниковидный (*Arundo donax* L.) и др. Защита из тростника представляет собой связанные в маты растения, из камыша – установленные врассыпь. Они имеют следующие размеры: длина (высота) – 2 м, ширина – 1 м, толщина – 2.5–3 см. Чтобы камыш не рассыпался, его связывают шпагатом или мягкой тонкой проволокой. Эти преграды играют важную роль в защите автомобильных и железных дорог от засыпания песком (рис. 1). Механические преграды имеют срок эксплуатации от двух до пяти лет (Вейсов, Курбанов, 2006).



На крутых склонах устанавливаются сетчатые вертикальные камышевые механические защиты размером 1 x 1 м., на ровных спланированных участках 3 (4) x 3 (4) м.

Рис. 1. Сетчатые механические преграды

Fig. 1. Mesh mechanical barriers

По сравнению с механическими преградами пустынный лес является более эффективным средством в борьбе с опустыниванием (рис. 2). Оценка начинается с изучения и описания интенсивности процесса опустынивания. Для этого проводятся экспериментальные полевые работы с целью оценки интенсивности движения песков в результате ветровой эрозии (Вейсов, Хамраев, 2021). Эрозия определяется на основе учета массы переносимого ветром песка и может меняться по сторонам горизонта в зависимости от преобладающего направления ветра. Поэтому первоначально оцениваются господствующие ветры и, соответственно, преобладающее направление движения песка (Бабаев, 1995). В Юго-Восточной части

Каракумов в летние месяцы, когда воздух максимально нагрет, атмосферное давление сильно понижается, и из-за отличия атмосферного давления над пустыней и оазисом ветер меняет свое направление очень часто (Бабушкин, Когай, 1971). Вследствие этого регулярно возникают проблемы, связанные с опустыниванием.

Для того чтобы определить массу движущегося песка, необходимы специальные уловители, которые в течение дня или недели могут накапливать песок. Масса этого песка отражает интенсивность миграции песка и образования новых барханов. Одним из наиболее распространенных методов измерения количества подвижного песка является метод Б. А. Федоровича. Он разра-



Рис. 2. Подвижные пески (слева) и саксауловые леса (справа) Каракумов

Fig. 2. Mobile sands (left) and saxaul forests (right) Karakum

ботал специальный пескоуловитель в форме параллелепипеда. Недостатком этого пескоуловителя является то, что, если скорость ветра превышает 7 м/с, то большая часть песчинок проносится над ним. В то же время пескоуловитель Б. А. Федоровича отличается простотой. Его горизонтальное сечение 20 × 20 см, глубина 15 см. Он изготавливается

из олова и устанавливается в специальной конструкции. Существует множество других методов улавливания песка, в частности пескоуловитель в форме лотка и ямный уловитель, которые дают возможность расчета массы миграции песка в более экстремальных условиях окружающей среды (при скорости ветра, превышающей 7 м/с) (рис. 3).

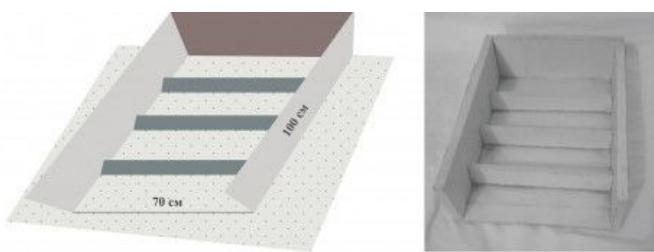
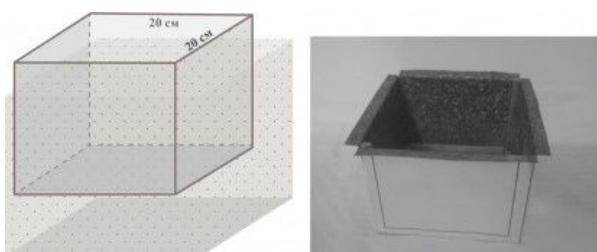


Рис. 3. Пескоуловитель Б. А. Федоровича и пескоуловитель в форме лотка

Fig. 3. B. A. Fedorovich's sand catcher and a tray-shaped sand catcher

Расчет массы переносимого ветром песка делается по следующей формуле:

$$Q = \frac{M}{20} \cdot \frac{100}{t} \quad (1)$$

Данный метод дает возможность определить основное направление и количество переносимых масс песка (Вейсов и др., 2010). Коэффициент (Q) рассчитан по массе уловленного песка (M), продолжительности наблюдений (в секундах, t), коэффициенту миграции песка на участке диаметром 1 м, где был установлен пескоуловитель, и ширине пескоуловителя Б. А. Федоровича (20 см). После завершения полевых работ рассчитывается масса песка, попавшего в пескоуловитель (Курбанов, Арнагельдыев, 1994). В результате полевых работ в районах активного передвижения в пескоуловитель Б. А. Федоровича попало около 1200 г песка. За секун-

ду пескоуловитель смог набрать 0.3312 г песка. Этот показатель очень важен для определения эффективности проводимых работ.

Неблагоприятные экологические факторы ограничивают рост и размножение живого в пустынных биогеоценозах. Поэтому у всех видов, которые живут в пустыне, образовалась своеобразная адаптация к климатическим условиям пустыни. Это различные виды ксерофитных и псаммофитных растений. Использование этих растений как защитного барьера между пустыней и оазисом является эффективным методом в борьбе с опустыниванием. Среди них различные виды ксерофитных и псаммофитных растений. При описании пустынных лесов необходимо характеризовать каждый ярус по отдельности с разделением на древесный, кустарниковый, травяной, ярус мхов, лишайников и грибов (при наличии).

Первым этапом изучения фитоценозов



Рис. 4. Этапы проведения полевых работ

Fig. 4. Stages of field work

пустыни является определение количества ярусов и состава доминирующих видов, а также проведение морфологических измерений. Описания фитоценоза проводится на пробной площади размером 1500 м² (30 × 50 м), в пределах которой закладывается 1 площадка размером 100 м² (для учета деревьев и кустарников) и 3–5 площадок размером 1 м² (для учета травянистых растений). Второй этап связан со статистическим анализом полученных данных и оценкой воздействия фитоценоза пустыни на окружающую среду (рис. 4).

При описании видового состава на пробной площади наблюдения нужно начинать с растений в углу участка, а также с явно заметных крупных древесно-кустарниковых видов. В случае если вид незнаком, его нужно идентифицировать с помощью Определителя растений Туркменистана (Никитин, Гельдиханов, 1988).

Результаты

Для борьбы с опустыниванием используют механические и комбинированные преграды, а также проводят фитомелиоративные мероприятия. Последние более эффективны в плане долголетия и устойчивости (Вейсов, Курбанов, 2006). Для фитомелиорации используют различные ксерофитные

виды растений. Типичными растениями, адаптированными к суровым климатическим условиям пустыни, являются белый и черный саксаул (*Haloxylon persicum* Bunge ex Buhse, *Haloxylon aphyllum* (Minkw.) Iljin) из семейства маревых (*Chenopodiaceae*). Оба вида саксаула являются кустарником или невысоким деревом высотой от 1.5 до 7 м. По сравнению с другими ксерофитными растениями у саксаулов мощная корневая система, которая может достигать глубины 10 м. Это помогает растению закрепиться на песчаных почвах, и таким образом саксаул служит своеобразным барьером между освоенной человеком территорией и пустыней. В благоприятных условиях максимальный возраст саксаула может достигать 60 лет (Каплин, 2007).

Белый саксаул является самым распространенным древесно-кустарниковым видом в Каракумах. Он образует пустынные фитоценозы вместе с другими псаммофитами на закрепленных песках. Высота составляет обычно 2–5 м. Вегетационный период белого саксаула начинается в феврале – марте и длится до середины или конца ноября (Бобровская, 1985; Никитин, Гельдиханов, 1988). Цветет в апреле – мае, плодоносит в сентябре – октябре. Растет в основном на

песчаных почвах, поэтому корневая система проникает на глубину 4–6 м, достигая уровня грунтовых вод. Продолжительность жизни основных скелетных ветвей 17–25 лет, всего растения – 30 лет.

Черный саксаул немного выше белого, его высота достигает 5–6 м, но стволик при этом довольно тонкий. Он растет в основном на более тяжелых глинистых почвах. Стволики

черного саксаула пригодны для производства уксусной кислоты и метилового спирта. Оба вида саксаула в зимнее время используются в качестве корма для верблюдов и овец. Широко применяется при закреплении подвижных песков. Во время наблюдений в Юго-Восточной части Каракумов мы увидели множество фитомелиоративных саксаульников (рис. 5).



Рис. 5. Фитомелиоративные саксаульники

Fig. 5. Phytomeliorative saxaul

Саксаулы среди ксерофитных видов растений являются самыми адаптированными к условиям пустыни. У них выработались различные морфологические, физиологические, ритмологические и экологические адаптации. По морфологии саксаулы сильно отличаются от других пустынных растений. Твердые и в то же время массивные стебли и чешуйчатые листья саксаула помогают растению приспосабливаться к долгому лету, в условиях повышенной температуры и ветров. Еще одним отличием является то, что стебель этого растения имеет высокую удельную теплоту горения, которая делает его основным источником биоэнергии для хозяйственного использования. Удельная теплота горения белого саксаула и бурого угля сопоставимы. Своеобразная транспирация позволяет саксаулу уменьшить испарение воды. К ритмологическим адаптационным способностям этих растений относятся летнее опадение чешуйчатых листьев (Мурзакеев, 1983).

Характерным растением пустыни являются кустарники рода кандым (*Calligonum L.*) семейства гречишных. Большинство видов этого семейства относятся к травянистым растениям. Высота кандымов варьирует от 40 см до 7 м. Особенностью этого растения является то, что оно выглядит совершенно безлистным. На самом деле у него есть листья, но они плохо видны, их длина не более 7 мм. Роль листьев у этого растения выполняют зеленые веточки. На земле насчитывают около 80 представителей рода кандым. Этот кустарник также используется в закреплении подвижных песков (Петров, 1950, 1974). Кандым быстро растет и набирает массу. Уже через 5–6 лет растение достигает максимального размера. Корневая система кандыма необычная. У него сильно развитые боковые корни. Длина этих корней может достигать 20 м в местах, где грунтовые воды расположены вблизи поверхности земли. Стержневой корень растет очень быстро – до 3.5 м/год. Среди различных ви-

дов этого рода особенно отличается кандым краснеющий (*Calligonum rubens* Mattei). Данный вид растет в основном в понижениях барханных и грядово-буристых песков. Поэтому кандым более эффективен в борьбе с опустыниванием и для создания защитных зон вблизи хозяйственно важных объектов (Кунин, 1952; Никитин, Гельдиханов, 1988). Недавно по сборам на возвышенности Бадхыз в Юго-Восточной части Туркменистана был описан новый вид рода *Calligonum* (Павленко, 2018).

Среди растений пустынного леса особое место занимает вид из семейства бобовых песчаная акация (*Ammodendron conollyi* Bunge). Этот вид кустарника широко распространен во всех пустынях Евразии. Высота песчаной акации достигает 0,5–8 м. По сравнению с другими видами пустынных ксерофитных растений-склерофитов песчаная акация наиболее приспособлена к произрастанию в самых различных формах рельефа, например в барханах, грядовых и буристых песках. Вегетационный период начинается в конце весны, цветение происходит в мае – июне, плодоношение – в июне – августе. Адаптационные черты, связанные с неблагоприятными климатическими условиями, можно увидеть и в анатомии, и в физиологии, и в ритмологии. Своеборное опушение на поверхности листьев этого растения напоминает шелк, что способствует минимальному испарению воды и отражению солнечной радиации. В мире насчитывают различные виды этого рода, но самыми распространенными являются песчаная акация Эйхвальда (*Ammodendron eichwaldii* Ledeb), песчаная акация Конолии (*Ammodendron conollyi*) и песчаная акация Карелина (*Ammodendron karelinii* Fisch. et Mey.). Песчаная акация Эйхвальда встречается на восточном побережье Каспийского моря и на прибрежных песчаных пустынях и дюнах. Песчаная акация Конолии широко распространена по всей территории Каракумов, растет в основном на барханных и оббарханных песках (Вейисов, 1976).

Все эти пустынные древесные и травянистые растения образуют своеобразную формуацию. Например, основу растительного покрова песчаных барханов составляют группировки осоки вздутоплодной (*Carex physodes* Bieb.) и саксаула белого (*Haloxylon persicum*). Эти фитоценозы разнообразны по своему видовому составу. В разных районах встречается от 30 до 80 видов. Сомкнутость крон верхнего (древесного) яруса составляет

10–30 %. Помимо белого саксаула (*Haloxylon persicum*) в верхнем ярусе встречаются некоторые виды песчаной акации (*Ammodendron conollyi*), кандыма краснеющего (*Calligonum rubens*) и солянки Рихтера (*Salsola richteri* (Moq) Kar, Ex Litv.). Среди растений второго яруса отличается хвойник шишконосный (*Ephedra strobilaceae* Bunge) и полынь Келлера (*Artemisia kelleri* Krasch.). Высота второго (кустарникового) яруса фитоценоза достигает 1 м, ярус составлен невысокими кустарниками и полукустарниками. Третий ярус состоит в основном из травянистых растений. Среди них необходимо упомянуть траву аргузию согдийскую (*Argusia sogdiana* Bunge (Czer)) и осоку вздутоплодную (*Carex physodes*). Осока может цвести как весной, так и осенью. Осенью, если будет сухо, растение отрастет и продолжит свою вегетацию. Осока – самая ценная трава для крупного рогатого скота. Ее корневища располагаются на глубине 5–20 см и укрепляют верхние слои песка. Этот вид искусственно размножают корневищами (Нурбердиев и др., 2005). Подробная информация о растительности пустыни в различных формах рельефа приведена в таблице.

Среди пустынных растений довольно много травянистых эфемеров и эфемероидов (Нечаева и др., 1973). Травянистые растения по сравнению с другими являются не только пищей для животных, но имеют важное хозяйственное значение. Например, ежовник безлистный (*Anabasis aphylla* L.) отличается тем, что выделяет сульфат анабазина, который используется в борьбе с вредителями плодовых деревьев. На буристых и барханных песках Каракумов можно увидеть монокарпик ферулу Литвиновского (*Ferula litwinowiana* K.-Pol.), колючелистник Королькова (*Acanthophyllum korolkowii* Regel et Schmalh) и кумарчик малый (*Agriophyllum minus* Fisch. et Mey.). Среди них различные виды ферулы (*F. foetida* (Bunge) Regel, *Ferula karelinii* Bunge и др.), смолу этих растений используют в качестве лекарственного средства при нервных и других заболеваниях, а эфирные масла – в парфюмерии. Из Центральных Каракумов и песков Учтаган Туркменистана описан новый вид этого рода – *F. karakumica* Geldykh. et A. Pavlenko (Павленко, 2019).

Все эти растительные формации служат природным барьером и препятствием в процессе опустынивания. Оценка экологического воздействия пустынного леса включает в себя анализ эффективности фитомелиора-

Таблица. Основные виды растений пустынного леса Каракумов (Нечаева, Василевская, Антонова, 1973)

Table. The main plant species of the Karakum desert forest (Nechaeva, Vasilevskaya, Antonova, 1973)

№	Виды растений	Высота растений	Ярус	Формы рельефа			Песчано-глинистые пески
				Барханы	Грядовые -буристые пески	Заросшие пески	
1	Чёрный саксаул (<i>Haloxylon aphyllum</i>)	7-8 м	Верхний	+			
2	Белый саксаул (<i>Haloxylon persicum</i>)	2-5 м	Верхний		+	+	+
3	Песчаная акация Конолии (<i>Ammodendron conollyi</i>)	2-4 м	Верхний	+	+		+
4	Песчаная акация Карелина (<i>Ammodendron karelinii</i>)	2-3 м	Верхний	+	+		
5	Солянка Палецкого (<i>Salsola paletzkiana</i>)	3 – 4 м	Верхний	+	+		
6	Солянка Рихтера (<i>Salsola richteri</i>)	1,5 – 3 м	Верхний		+		
7	Кандым краснеющий (<i>Calligonum rubens</i>)	1-1,5 м	Верхний	+	+		+
8	Хвойник шишконосный (<i>Ephedra strobilaceae</i>)	1-1,5 м	Верхний		+		
9	Полынь Келлера (<i>Artemisia kelleri</i>)	60-80 см	Средний	+	+	+	
10	Астрагал длиночерешковый (<i>Astragalus longipetiolatus M.Pop</i>)	50-80 см	Средний		+	+	
11	Астрагал однолисточковый (<i>Astragalus unifoliolatus Bunge (A. Aiwadzhi B.Fedtsch)</i>)	40-70 см	Средний	+	+		
12	Аргузия согдийская (<i>Argusia sogdiana</i>)	10-30 см	Нижний	+	+	+	
13	Осока вздутоплодная (<i>Carex physodes</i>)	10-30 см	Нижний	+	+		+

тивных работ. Он показывает интенсивность изменения процесса опустынивания на основе проведения полевых работ с использованием пескоуловителей. Полевые работы проводятся до и после фитомелиорации, их результаты отражаются в расчете коэффициента эффективности.

$$K_s = \frac{Q_b - Q_a}{Q_b} \cdot 100\% \quad (2)$$

Если в открытых сыпучих песках суточная масса движения песка до проведения фитомелиоративных работ составляет 1200 г/ч, а в районах, где проведены фитомелиоративные работы, – 350 г/ч, то можно увидеть эффективность проводимых работ (70,8 %). Этот показатель определяется по формуле:

$$K_s = \frac{1200 \frac{\text{грамм}}{\text{час}} - 350 \frac{\text{грамм}}{\text{час}}}{1200 \frac{\text{грамм}}{\text{час}}} \cdot 100\% = 70,8\%$$

Наряду с борьбой с опустыниванием искусственный пустынный лес имеет и иное хозяйственное значение, например, происходит постепенное улучшение почвенного покрова, травянистые растения используются на корм скоту и др.

Заключение

Анализ массы переносимого ветром песка необходим для выявления масштаба опустынивания. Исходя из этих данных проводятся мероприятия по защите хозяйствственно важных объектов. Создание искусственного пустынного леса в этом плане является наиболее эффективным методом. Он становится экологическим барьером между пустыней и оазисом, положительно влияет на микроклимат данного региона. Снижается риск возникновения засухи и прочих нежелательных последствий (опустынивание, снижение плодородия земель, исчезновение многих видов растений и животных). Одновременно древесно-кустарниковые виды растений пустынного леса являются основным сырьем для народного хозяйства. Таким образом, пустынный лес и его видовое разнообразие важны не только в обеспечении природного равновесия, но и в обеспечении человека материальными благами. Равновесное состояние природных экосистем, а также их сырьевая составляющая могут стать хорошим базисом для устойчивого развития данного региона.

Библиография

- Бабаев А. Г. Проблемы освоения пустынь . Ашхабад: ылым, 1995. 340 с.
- Бабаев А. Г. Проблемы пустынь и опустынивания . Ашхабад: Туркменская государственная изда-
тельская служба, 2012. 408 с.
- Бабушкин Л. Н., Когай Н. А. Физико-географическое районирование Туркменской ССР . Ташкент:
Фан, 1971. 184 с.
- Бобровская Н. И. Водный режим деревьев и кустарников пустынь . Л.: Наука, 1985. 96 с.
- Вейсов С. В. Динамика рельефа барханных песков . Ашхабад: ылым, 1976. 196 с.
- Вейсов С. К., Курбанов О. Р. Опыт Туркменистана по защите инженерных объектов от песчаных за-
носов и выдувания // Проблемы освоения пустынь. 2006. № 4. С. 16–19.
- Вейсов С. К., Иламанов Я. А., Хамраев Г. О., Добрин А. Л., Атаев Х. Приборы для исследования пере-
носа песка // Проблемы освоения пустынь. 2010. № 1-2. С. 68–70.
- Вейсов С. К., Хамраев Г. О. Дефляционно-аккумулятивные процессы на подвижных и задернован-
ных эоловых формах рельефа Каракумов // Проблемы освоения пустынь. 2021. № 1-2. С.
5–9. DOI: 91:528.932 (215.52) (575.4)
- Каплин В. Г. Структурно-функциональная организация белосаксаульников (*Haloxylon persicum*) Ре-
петекского биосферного заповедника (восточные Каракумы) // Известия Самарского науч-
ного центра РАН. 2007. № 4. С. 908–918.
- Кунин В. Н. Каракумские записки . М.: Географгиз, 1952. 264 с.
- Курбанов О. В., Арнагельдыев А. Изучения природы края . Ашхабад: ылым, 1994. 244 с.
- Мурзаев Э. М. Первые советские исследователи Каракумов . Ашхабад: ылым, 1983. 104 с.
- Нечаева Н. Т., Василевская В. К., Антонова К. Г. Жизненные формы растений пустыни Каракумы . М.:
Наука, 1973. 243 с.
- Никитин В. В., Гельдиханов А. М. Определитель растений Туркменистана . Л.: Наука, 1988. 680 с.
- Нурбердиев М., Таджибаева Г. Н., Мамедов Б. К. Оценка и прогноз продуктивности лесопастбищ-
ных ресурсов пустынь Туркменистана . Ашхабад: ылым, 2005. 47 с.
- Павленко А. В. Новый вид рода *Calligonum* (*Polygonaceae*) из Туркменистана // Новости систематики
высших растений. 2018. №49. С. 51–55. DOI: 10.31111/novitates/2018.49.
- Павленко А. В. *Ferula karakumica* (*Apiaceae*) – новый вид из Туркменистана // Новости систематики
высших растений. 2019. № 50. С. 141–147. DOI: 10.31111/novitates/2019.50.
- Петров М. П. Подвижные пески пустынь Союза ССР и борьба с ними . М.: Географгиз, 1950. 454 с.
- Петров М. П. Мировой опыт облесения и закрепления подвижных песков в пустынях земного шара
. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1974. 48 с.

Благодарности

Выражаем искреннюю признательность всем рецензентам за глубокий анализ нашей научной
статьи, замечания и пожелания, которые помогли нам существенно улучшить качество анализа
полученных данных и их представление.

KARAKUM DESERT FORESTS IN THE FIGHT AGAINST DESERTIFICATION

**GARYAGDYYEV
Guvanch Charyyevich**

*Magtymguly Turkmen State University,
guwanch.garyagdyev@gmail.com*

Keywords:
dunes
biodiversity
sand movement
xerophytes
desert forests
phytomelioration
desert phytocenosis

Summary: The article deals with the assessment of the impact of various xerophytic plant species of desert biogeocenosis on the processes of desertification. The assessment was made on the example of studying the ecological conditions of the Karakum desert areas. During the research, the occurrence of desertification processes was characterized, practical examples of observing the movement of sands and the emergence of various forms of desert relief were given. The characteristic of the biological diversity of desert forests was carried out on the basis of the allocation of tiers and the accounting of species in the sample areas. The ecological impact of plants of various life forms on the environment was consistently estimated. Each xerophytic plant was evaluated separately in terms of the nature of its growth, adaptations to environmental conditions. Based on these data, the analysis of desert forest plants by life expectancy, growth intensity, adaptations for growth and development on sandy soils was carried out. The assessment of the economic importance of plants in the national economy was given. It is shown that phytomeliorative works using xerophytic plant species in mobile sands, such as dunes, ridge-bumpy and overgrown sands, are most effective in combating desertification. The results of field observations of sand movement in open desert areas are compared with data obtained in phytomelioration areas.

Received on: 06 February 2023

Published on: 18 April 2023

References

- Babaev A.G. Problems of desert development. Ashhabad: Ylym, 1995. 340 p.
- Babaev A.G. Problems of deserts and desertification. Ashhabad: Turkmenskaya gosudarstvennaya izdatel'skaya sluzhba, 2012. 408 p.
- Babushkin L.N. Kogay H.A. Physical and geographical zoning of the Turkmen SSR. Tashkent: Fan, 1971. 184 p.
- Bobrovskaya N.I. Water regime of trees and shrubs of deserts. L.:Nauka, 1985. 96 p.
- Kaplin V. G. Structure-functional organization of Haloxylon persicum communities of the Repetek biosphere reserve (Eastern Karakum.), Izvestiya Samarskogo nauchnogo centra RAN. 2007. No.4. P. 908-918.
- Kunin V. N. Karakum notes. M.: Geografgiz, 1952. 264 p.
- Kurbanov O.V. Arnagel'dyev A. Studying the nature of the region. Ashhabad: Ylym, 1994. 244 p.
- Murzaev E.M. The first Soviet researchers of the Karakums. Ashhabad: Ylym, 1953. 104 p.
- Nechaeva N.T. Vasilevskaya V.K. Antonova K.G. Life forms of plants of the Karakum desert. M.: Nauka, 1973. 243 p.
- Nikitin V.V. Gel'dihanov A.M. Determinant of plants of Turkmenistan. L.:Nauka, 1988. 680 p.
- Nurberdiev M. Tadzhibaeva G.N. Mamedov B.K. Assessment and forecast of productivity of pasture resources of deserts of Turkmenistan. Ashhabad: Ylym, 2005. 47 p.
- Pavlenko A.V. A new species of the genus *Calligonum* (Polygonaceae) from Turkmenistan, Novosti sistematiki vysshih rasteniy. 2018. No.49. <https://doi.org/10.31111/novitates/2018.49>. P. 51-55
- Pavlenko A.V. Ferula karakumica (Apiaceae), a new species from Turkmenistan, Novosti sistematiki vysshih rasteniy. 2019. No.50. <https://doi.org/10.31111/novitates/2019.50>. P. 141-147
- Petrov M.P. Mobile sands of the deserts of the USSR and the fight against them. M.: Geografgiz, 1950. 454 p.
- Petrov M.P. World experience of afforestation and consolidation of mobile sands in the deserts of the globe. L: Izd-vo Leningr. Un-ta. 1974. 48 p.
- Veyisov C.B. Dynamics of the relief of the sand dunes. Ashhabad: Ylym, 1976. 196 p.
- Veysov S. K. Hamraev G. O. Deflation-accumulative processes on mobile and insulated eolian forms of Karakum relief, Problemy osvoeniya pustyn'. 2021. No. 1-2. doi: 91:528.932 (215.52) (575.4) P. 5-9
- Veysov S.K. Ilamanov Ya.A. Hamraev G.O. Dobrin A.L. Ataev H. Devices for research of sand shift, Problemy osvoeniya pustyn'. 2010. No. 1-2. P. 68-70
- Veysov S.K. Kurbanov O.R. Turkmenistan's experience in protecting engineering facilities from sand drifts and blowing, Problemy osvoeniya pustyn'. 2006. No. 4. P. 16-19



УДК 591.52:595.789

ДИНАМИКА ЛЕТА ИМАГО И ЧИСЛЕННОСТЬ ЛОКАЛЬНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ ПЕРЛАМУТРОВКИ *CLOSSIANA FREIJA* (INSECTA, LEPIDOPTERA, NYMPHALIDAE) В СРЕДНЕТАЕЖНОМ ЛАНДШАФТЕ (НА ПРИМЕРЕ ЗАПОВЕДНИКА «КИВАЧ»)

ГОРБАЧ

Вячеслав Васильевич

д. б. н., Петрозаводский государственный университет,

gorbach@psu.karelia.ru

Ключевые слова:

Clossiana freija (Thünberg 1791)

пространственная структура популяции
метапопуляция
локальная популяция
абсолютная численность
динамика численности

Аннотация: Динамику лета имаго перламутровки *C. freija* изучали по материалам полевых экспериментов с меченными бабочками, выполненных в 1996 и 2016 гг. в заповеднике «Кивач» (Республика Карелия). Население вида на исследуемой территории организовано по типу метапопуляции, пространственную структуру которой определяют три локальные популяции. Для расчета демографических параметров этих популяций использовали стохастическую модель Джолли – Себера, абсолютную численность оценивали по пуассонову распределению. Максимальный размер самой крупной из локальных популяций составил около трех сотен имаго. Лет бабочек начался в последней декаде мая и длился около трех недель. Половая дифференциация заключалась в более раннем, на 4–5 дней, появлении самцов – их плотность к моменту вылета самок приближалась к максимальным значениям. Модельная оценка ежедневного пополнения группировок за счет отрождения и иммиграции бабочек в среднем составляла около трети от их общего числа. Интервал между первым и последним отловом особи в среднем был 2–3 дня при максимальном значении 8 дней. Время присутствия особи в местообитании, рассчитанное на основе модели, достигало 12 дней. Соотношение полов в локальных популяциях варьировало от паритета до четырехкратного преобладания самцов. Асинхронность хода кривых численности в локальных популяциях указывает на автономность протекающих в них демографических процессов. В условиях заповедного режима причиной деградации сложившейся популяционной системы может стать устойчивое падение качества местообитаний из-за связанных с глобальным потеплением изменений погоды.

© Петрозаводский государственный университет

Получена: 09 февраля 2023 года

Подписана к печати: 20 марта 2023 года

Введение

Перламутровка *Clossiana freija* (Thünberg 1791) – постгляциальный реликт лесной зоны, внесенный в Красные книги ряд территориальных образований в Европе и за ее пределами (European Red List..., 2010; Кулак, Яковлев, 2018; ООПТ РФ, 2018 и др.).

На западе средней тайги вид приурочен к кустарниковово-сфагновым болотам, которые выявляются как местообитания островного типа. Поэтому население на ландшафтном уровне, как правило, организовано по типу метапопуляции, состоящей из пространственно

разобщенных биотопических группировок особей (локальных популяций, или субпопуляций). Важнейшими чертами такого образования являются отсутствие больших группировок, выявляющихся как полноценные популяции, наличие потоков расселяющихся особей, связывающих группировки в единую сеть, и асинхронность их динамики на разных участках населенной территории (Хански, 2010). Подобная пространственная организованность делает вид чувствительным к изменению структуры ландшафта, – исчезновение и деградация местообитаний, не только тех, которые заняты стабильными группировками, но и субоптимальных с их эфемерным населением, и транзитных, канализирующих расселение, может приводить к локальному вымиранию.

Жизнеспособность метапопуляции во многом зависит от величины и колебаний численности в период размножения, поскольку она во многом определяет успех воспроизведения группировок в отдельных местообитаниях и регулирует их взаимодействие посредством изменения интенсивности расселения.

Пространственную организованность населения перламутровки *C. freja* изучали в заповеднике «Кивач». По результатам анализа размещения и локальных перемещений имаго на исследуемой территории было выделено три локальные популяции (Горбач, Нечепаренко, 2022). Настоящее исследование посвящено оценке их абсолютной численности и изменчивости демографических показателей в течение репродуктивного периода.

Материалы

Материал для настоящего исследования получен в ходе полевых экспериментов с меченными особями в заповеднике «Кивач» (Республика Карелия, Кондопожский р-н) в 1996 и 2016 гг. Применили схему Джолли – Себера с многократно повторяющимися отловами бабочек. Особей метили индивидуальными номерами и сразу же освобождали. Метки наносили нетоксичным перманентным маркером (Pilot-SCA) на нижнюю поверхность заднего правого крыла (Горбач, 2013). В 1996 г. группировки вида исследовали на болотах Близкое и Осоковое (рис. 1); в течение лета имаго – с 29 мая по 23 июня провели 21 отлов. В 2016 г. в эксперимент включили все 11 болот, на которых когда-либо встречали вид в 1995–2015 гг; в период с 23 мая по 3

июня каждое из них удалось посетить от 9 до 11 раз. Изучение разброса точек отловов и локальных перемещений имаго показало, что ключевыми элементами исследуемой системы являются три субпопуляции, две из них приурочены к отдельным болотным массивам – Близкому и №10, а одна занимает два соседних биотопа – болота Касандровое и Чудесное (Горбач, Нечепаренко, 2022). Перекрывание смоделированных областей оседлости (см. рис. 1) указывает на общность населения этих местообитаний и других выделов, где когда-либо встречали бабочек.

Методы

Динамику лета имаго перламутровки *C. freja* изучали с помощью стохастической модели Джолли – Себера, полагая, что в ходе эксперимента численность локальных популяций увеличивалась за счет бабочек, вышедших из куколок, и иммигрировавших из других мест и уменьшалась вследствие гибели и эмиграции. По частоте повторных отловов получены серии оценок численности и показателей скорости пополнения и элиминации. Полученные значения оптимизировали средствами компьютерной итерации, подгоняя модельные параметры под значение коэффициента ежедневного убывания численности $\bar{\phi} \leq 1$ (Горбач, 2013). Согласованность хода кривых численности проверяли методом Колмогорова – Смирнова (критерий *D*). Среднюю продолжительность присутствия особи на исследуемой территории определяли согласно выражению $T_{\bar{\phi}} = -1/\ln \bar{\phi}$, где $\bar{\phi}$ – средние и медианные значения коэффициента ежедневного убывания численности в модели Джолли – Себера.

Абсолютную численность локальных популяций и населения всей исследуемой территории оценивали по частоте отловов особей, используя в качестве модели распределение Пуассона. Общая задача состояла в том, чтобы, зная частоты отловов, найти значение нулевого класса, т. е. определить число особей, которые в ходе эксперимента не попались ни разу (Горбач, 2018). Соответствие эмпирических частот теоретической модели устанавливали с помощью критерия Пирсона χ^2 .

Диапазон варьирования переменных определяли простым непараметрическим бутстрепом (Шитиков, 2012). Доверительные интервалы рассчитывали методом процентиелей с числом итераций $B = 1000$, достаточным для уровня вероятности $P = 0.95$. Показатели сравнивали с помощью ран-

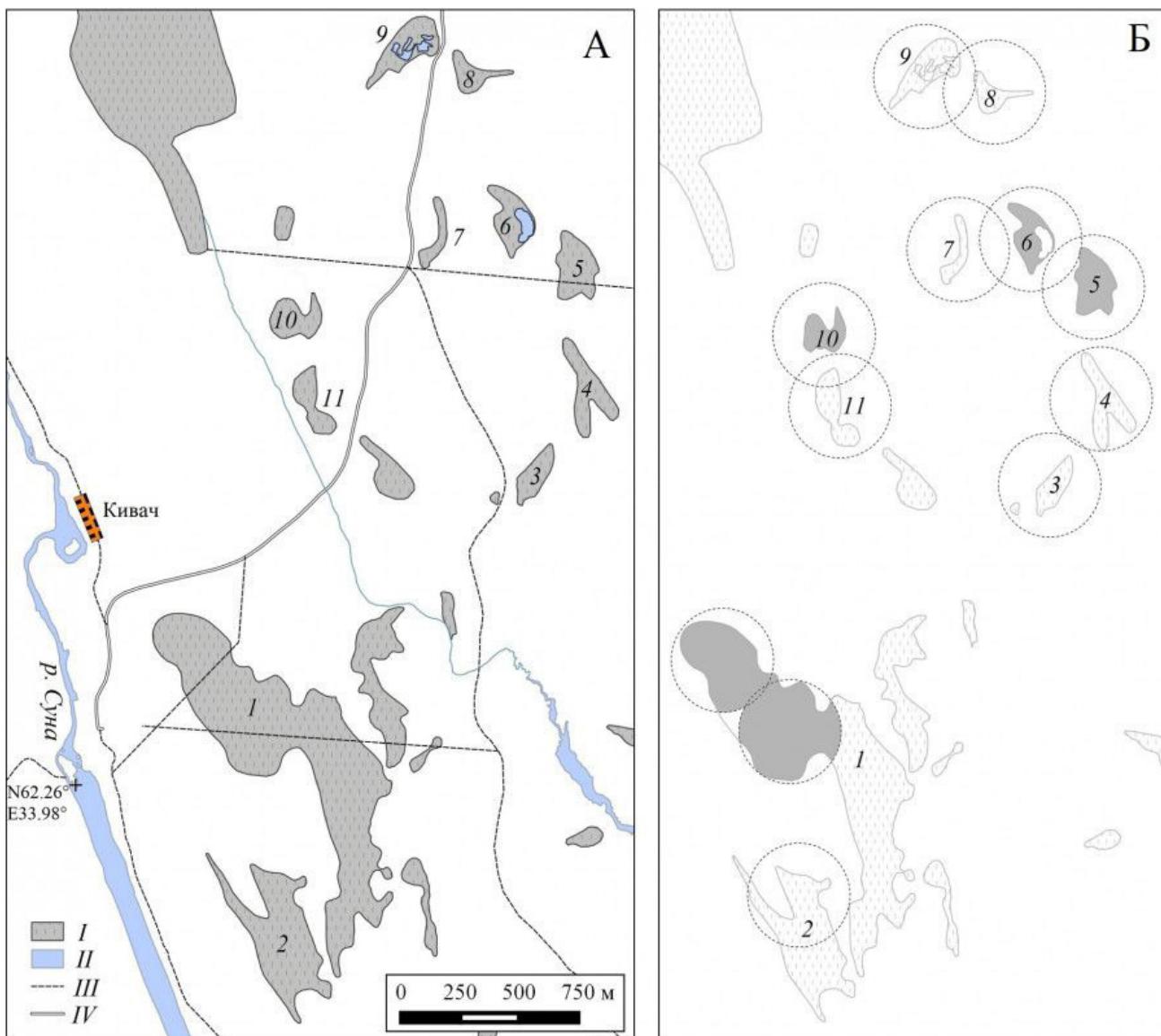


Рис. 1. Территория исследования (А) и пространственная структура популяции *Clossiana freja* (Б). I – болота, II – водоемы, III – грунтовые дороги, тропы, квартальные просеки и линии ЛЭП, IV – шоссейная дорога Водопад Кивач – Сопоха. Болота, на которых найдены имаго вида: 1 – Близкое (77 га), 2 – Осоковое (22 га), 3 – № 3 (без названия, 3 га), 4 – Голубичное (6 га), 5 – Касандровое (6 га), 6 – Чудесное (4 га), 7 – Придорожное (2 га), 8 – Пограничное (3 га), 9 – Сухая ламба (6 га), 10 – № 10 (4 га), 11 – № 11 (5 га). Окружностями указаны пределы локальных перемещений бабочек на основе оценок их разлета по экспоненциальной модели (по: Горбач, Нечепаренко, 2022), серым цветом выделены местообитания ключевых группировок вида

Fig. 1. The study area (A) and the spatial structure of the *Clossiana freja* population (Б). I – bogs; II – water bodies; III – dirt roads, trails, quartery grades and power lines; IV – highway from Kivach Waterfall to Sopokha. Sphagnum bogs where butterflies are found: 1 – Blizkoe (77 ha); 2 – Osokovoe (22 ha); 3 – № 3 (3 ha); 4 – Golubichnoe (6 ha); 5 – Kasandrovoe (6 ha); 6 – Chudesnoe (4 ha); 7 – Pridorozhnoe (2 ha); 8 – Pogranichnoe (3 ha); 9 – Sukhaya Lamba (6 ha); 10 – № 10 (4 ha); 11 – № 11 (5 ha). The circles indicate the limits of local movements of butterflies based on the exponential model estimates (according to Gorbach, Necheparenko, 2022), the habitats of local populations of the species are highlighted in gray

домизационного теста (MCR – Monte Carlo Randomization) с тем же числом испытаний B . Значимость отличий p при таком подходе представляет собой скорректированную долю нуль-модельных комбинаций (эмпирическая разность не больше рандомизированной, $|D_{\text{obs}}| \leq |D_{\text{ran}}|$) от общего числа

испытаний B . Критической величиной для p принято стандартное значение $\alpha = 0.05$. Значимость отклонений от пропорции 1:1 в соотношении полов проверяли критерием Пирсона χ^2 .

Данные обрабатывали в среде MS Excel и R 4.1.0 (R Core Team, 2020) с использовани-

ем базовых функций и функций пакета boot (Canty, Ripley, 2022; Davison, Hinkley, 1997).

Результаты

Период размножения перламутровки *C. freja* в 1996 г. длился около трех недель. Фаза активного лета пришлась на первую половину июня (рис. 2). Динамика имаго отличалась по половому признаку: самцы начали появляться за 5 дней до первых самок, их численность достигла наибольших значений к моменту массового вылета последних. Во второй половине рассматриваемого периода преобладали самки, они попадались еще около недели после исчезновения самцов. Результаты сравнения временных рядов указывают на значимую дифференциацию хода кривых (критерий Колмогорова – Смирнова: $D = 6.18$, $p < 0.001$). Между тем в период массового лета скорость ежедневного убывания численности N_t , измеряемая коэффициентом ϕ , и рассчитанное время присутствия особи на исследуемой территории

при T_ϕ не отличались у особей разных полов ни по одной из статистик (табл. 1, MCR-тест: $p > 0.538$). Около 65 % имаго не погибли и не эмигрировали по крайней мере в течение суток. Обобщенные показатели скорости пополнения исследованной локальной популяции, выраженной коэффициентом пропорциональности от численности N_{t+1} , приняли следующие значения: средняя $M = 0.35$ ($0.22 \div 0.47$), стандартное отклонение $S = 0.19$ ($0.11 \div 0.25$) и медиана $Me = 0.33$ ($0.13 \div 0.62$). Время между первым и последним отловом особи варьировало от 1 до 8 дней. Широкие перекрывания доверительных интервалов средних и медианных оценок времени T_ϕ и T указывают на случайность отличий модельных аппроксимаций и экспериментальных данных. Если исходить из максимального биологически адекватного значения коэффициента $\phi_j = 0.92$ неоптимизированной модели Джолли – Себера, то особь могла оставаться на исследуемой территории до 12 дней.

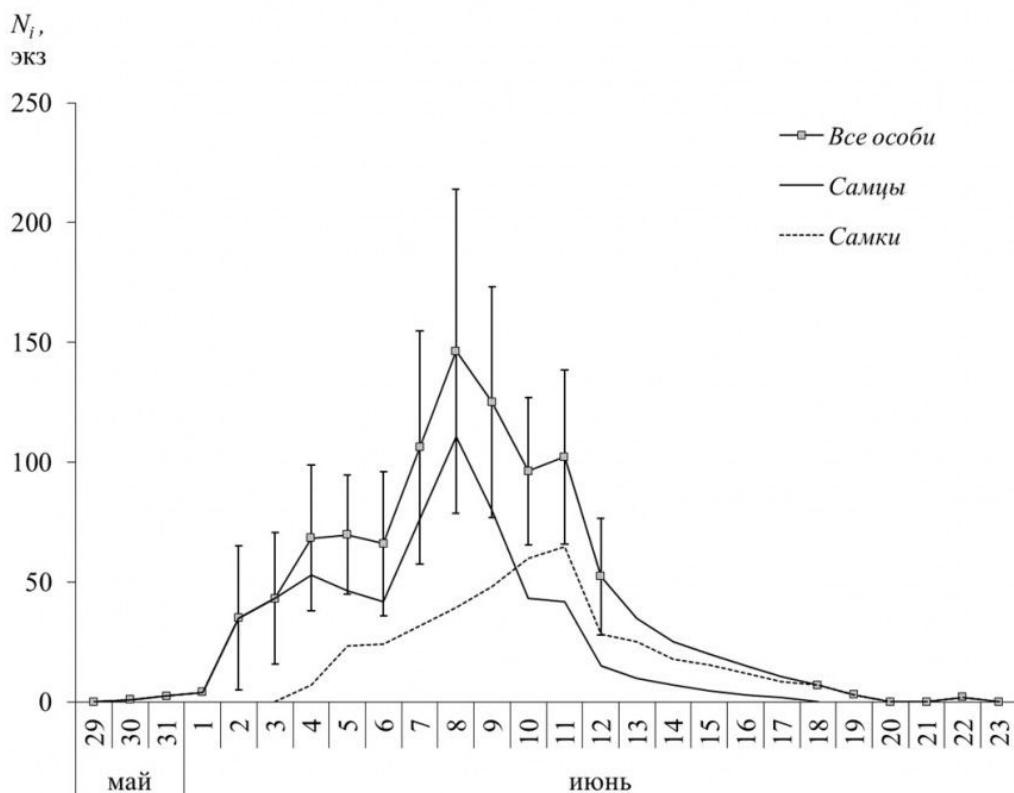


Рис. 2. Динамика лета имаго перламутровки *Clossiana freja* на болотах Близкое и Осоковое в 1996 г. N_t – численность особей по модели Джолли – Себера, «усами» указана величина стандартной ошибки

Fig. 2. Dynamics of adults flight of *Clossiana freja* in the Blizkoe and Osokovoe bogs in 1996. N_t is the number of individuals according to the Jolly – Seber model, the value of the standard error is indicated by the “whiskers”

Таблица 1. Коэффициент ежедневного убывания численности и время присутствия имаго *Clossiana freja* на болотах Близкое и Осоковое в 1996 г.

Показатель	Самцы	Самки	Все особи
\emptyset	8	6	9
x_{min}	0.44	0.33	0.34
x_{max}	0.92	1.00	1.00
M	0.65 (0.54 ÷ 0.77)	0.70 (0.54 ÷ 0.86)	0.66 (0.54 ÷ 0.78)
S	0.18 (0.08 ÷ 0.22)	0.22 (0.05 ÷ 0.30)	0.20 (0.09 ÷ 0.26)
Me	0.64 (0.46 ÷ 0.88)	0.72 (0.48 ÷ 0.90)	0.64 (0.46 ÷ 0.84)
T_{\emptyset}	M 2.3 (1.6 ÷ 3.8)	2.8 (1.6 ÷ 6.6)	2.4 (1.6 ÷ 4.0)
	Me 2.2 (1.3 ÷ 7.8)	3.0 (1.4 ÷ 9.5)	2.2 (1.3 ÷ 5.7)
T	n 60	35	95
	x_{max} 7	8	8
	M 2.8 (2.3 ÷ 3.2)	2.9 (2.2 ÷ 3.6)	2.8 (2.4 ÷ 3.2)
	Me 2 (2 ÷ 3)	2 (2 ÷ 3)	2 (2 ÷ 3)

Примечание. \emptyset – коэффициент ежедневного убывания численности, T_{\emptyset} – время присутствия особи на исследованной территории, рассчитанное по \emptyset (дни); T – число дней между первым и последним отловом особи, n – объем выборки, x_{min} и x_{max} – минимальное и максимальное значения, M – средняя арифметическая, S – стандартное отклонение, Me – медиана, интервалы оценок получены методом бутстрепа с числом итераций $B = 1000$.

В 2016 г. репродуктивный период начался раньше, прекратился в начале июня из-за ухудшения погоды и больше не возобновлялся (рис. 3). Фаза массового лета длилась около недели, самцы появились на четыре дня раньше самок. Регулярность отловов меченых бабочек оказалась недостаточной для того, чтобы получить адекватные описания хода кривых численности для особей разных полов. Динамику лета всех имаго на исследуемой территории определили флюктуации численности населения болота Близкое (критерий Колмогорова – Смирнова: $D = 0.73$, $p = 0.661$). Ход кривых в субпопуляции болота № 10 и субпопуляции болот Касандровое и Чудесное был сходен ($D = 1.17$, $p = 0.129$) и значимо отличался от общей динамики ($D < 1.99$, $p < 0.001$). Сравнение модельных показателей не выявило ни половых, ни межпопуляционных отличий (табл. 2, MCR-тест: $p > 0.149$). Интервалы обобщенных оценок, полученные для болота Близкое, перекрываются с таковыми 1996 г., указывая на отсутствие значимой сезонной дифференциации (MCR-тест: $p > 0.566$). Коэффициент пополнения населения для всей территории в среднем составил 0.31 (0.18 ÷ 0.45) при $S = 0.20$ (0.09 ÷ 0.25) и $Me = 0.29$ (0.13 ÷ 0.51). Более выраженная стохастичность модельных параметров, особенно сильно отразившаяся в медианных оценках времени T (табл. 3), есть следствие слабой детерминированности встреч особей разного статуса в небольших по объему выборках, – флюктуации доли

меченых особей увеличили разброс значений коэффициентов \emptyset и привели к смешению целого ряда из них в сторону единицы, что интерпретируется как нулевая ежедневная элиминация. Предсказанное время присутствия особи на исследуемой территории в таких случаях равняется 99 дням, значению в несколько раз превышающему максимальную возможную продолжительность фазы имаго у данного вида. Вместе с тем модельные аппроксимации на основе средних показателей достаточно хорошо согласуются с результатами наблюдений. Интервал между первым и последним отловом особи достигал 6 дней и в среднем был меньше, чем в 1996 г. (MCR-тест: $p < 0.001$).

Анализ частот отловов показал соответствие эмпирических распределений закону Пуассона (см. табл. 3). Лишь в 1996 г. отличия были существенными. Выявленные отклонения есть следствие роста доли меченых особей в отлавах, что указывает на уменьшение элиминации и, следовательно, не противоречит теоретическим обоснованиям использования распределения Пуассона для оценки абсолютной численности (Горбач, 2018). Численность бабочек на болотах Близкое и Осоковое в 1996 г. была выше, чем на всей исследуемой территории в 2016 г., в обоих случаях преобладали самцы в соотношении 1:1.4 и 1:1.5 (критерий Пирсона: $\chi^2 > 6.61$, $p < 0.011$). Самыми крупными группировками в 2016 г., примерно равными по численности, были локальные популяции на болоте

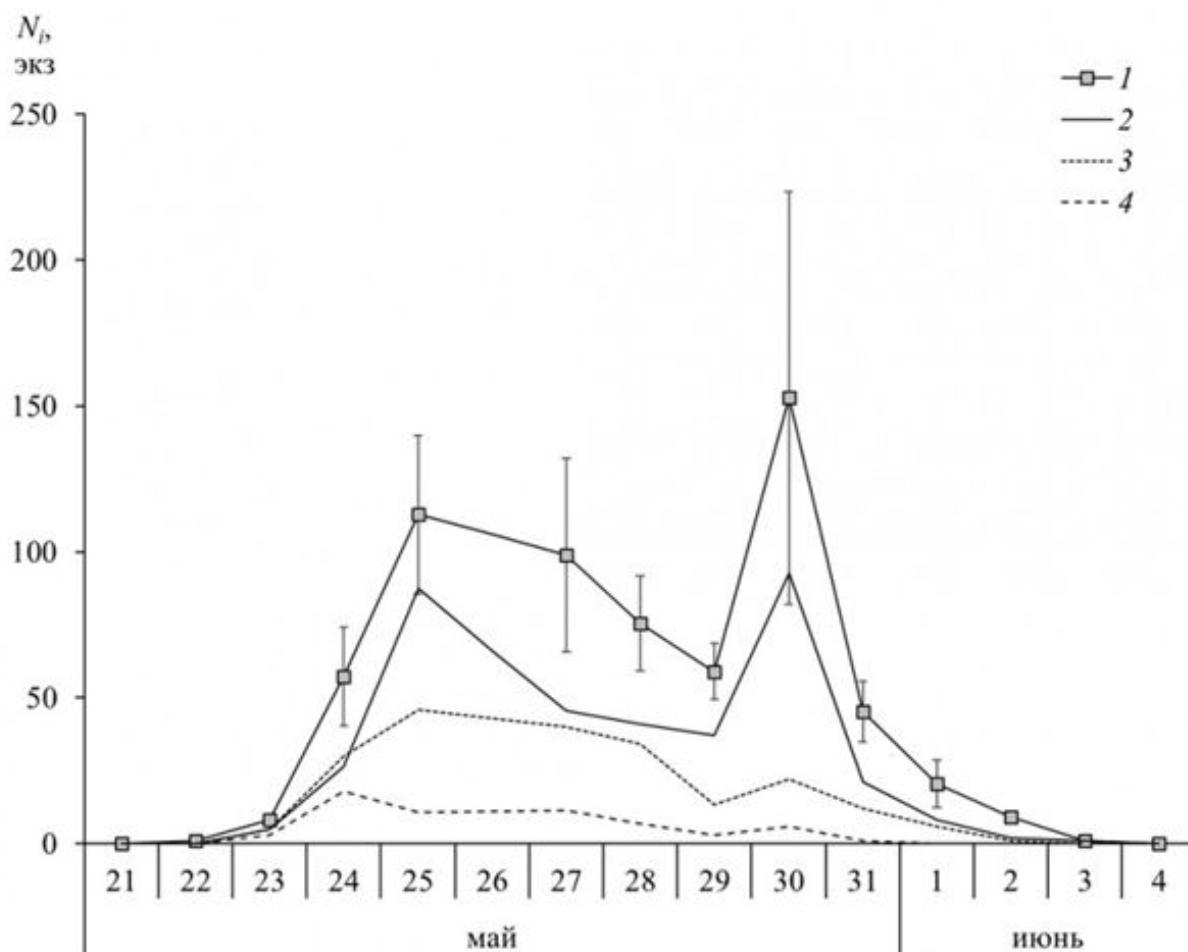


Рис. 3. Динамика лета имаго перламутровки *Clossiana freja* в 2016 г. N_i – численность особей по модели Джолли – Себера, «усами» указана величина стандартной ошибки, 1 – все группировки на исследуемой территории, 2 – болото Близкое, 3 – болота Касандровое и Чудесное, 4 – болото № 10

Fig. 3. Dynamics of adults flight of *Clossiana freja* in 2016. 1 – all groups in the study area, 2 – Blizkoye bog, 3 – Kasandrovoe and Chudesnoe bogs, 4 – bog № 10. N_i is the number of individuals according to the Jolly – Seber model, the value of the standard error is indicated by the “whisker”

Близкое и болотах Касандровое и Чудесное, но по половому составу они существенно различались. В первом случае соотношение полов 1:1.2 ($1 \div 1.3$) не отличалось от равномерного распределения ($\chi^2 < 1.25$, $p > 0.264$), во втором – самцов было в 3.2 ($2.6 \div 4$) раза больше, чем самок ($\chi^2 > 16.49$, $p < 0.001$). Преобладание самцов в малочисленной субпопуляции болота № 10, в среднем 1:1.6, незначимо ($\chi^2 = 1.19$, $p = 0.275$) из-за чувствительности используемого критерия к величине абсолютных отличий сравниваемых частот.

Обсуждение

Летимаго перламутровки *C. freja* на западе европейской тайги обычно начинается в последней декаде мая и длится три-четыре недели (Marttila et al., 2000). Задержка в

1996 г. связана с холодной погодой: майская среднесуточная температура колебалась в диапазоне от 1 до 18 °C, опускаясь ниже 5 °C 18 раз. В 2016 г. этот показатель превышал 6 °C и лишь четверо суток был ниже 10 °C. С наступлением благоприятных условий имаго появлялись синхронно в разных местах и их численность в течение нескольких суток быстро нарастала, достигая максимальных значений. При неустойчивой погоде вылет новых бабочек растягивается во времени и период размножения обычно проходит без ярко выраженных экстремумов. При долговременном ухудшении погодных условий лет имаго прерывается и обычно не возобновляется, как это было в 2016 г. Однако в другие сезоны отдельные бабочки встречались и после подобных кризисов, – здесь многое зависит от глубины и

Таблица 2. Коэффициент ежедневного убывания численности и время присутствия имаго перламутровки *Clossiana freja* на исследуемой территории в 2016 г.

Показатель	Локальные популяции			Вся территория
	Близкое	Касандровое и Чудесное	Болото № 10	
\emptyset	n	7	6	4
	x_{min}	0.08	0.33	0.20
	x_{max}	1.00	1.00	1.00
	M	0.52 (0.31 ÷ 0.76)	0.64 (0.44 ÷ 0.85)	0.69 (0.39 ÷ 0.92)
	S	0.34 (0.12 ÷ 0.43)	0.28 (0.10 ÷ 0.33)	0.38 (0.01 ÷ 0.46)
	Me	0.41 (0.35 ÷ 1.00)	0.57 (0.38 ÷ 0.97)	0.78 (0.20 ÷ 1.00)
T_\emptyset	M	1.5 (0.9 ÷ 3.6)	2.2 (1.2 ÷ 6.2)	2.7 (1.1 ÷ 12)
	Me	1.1 (1.0 ÷ >15)	1.8 (1.0 ÷ >15)	4.0 (0.6 ÷ >15)
T	n	57	30	14
	x_{max}	5	4	6
	M	1.8 (1.6 ÷ 2.1)	1.5 (1.2 ÷ 1.8)	1.9 (1.4 ÷ 2.6)
	Me	1 (1 ÷ 2)	1 (1 ÷ 2)	2 (1 ÷ 2)
				1 (1 ÷ 2)

Примечание. Обозначения даны в табл. 1.

Таблица 3. Абсолютная численность перламутровки *Clossiana freja*

Пол	Частота отлова особи					N_{abc} , экз.	lim, экз.	χ^2	p
	1	2	3	4	5				
Близкое и Осоковое, 1996 г. (Горбач, 2018)									
Самцы	61	37	10	1	0	178	159 ÷ 206	2.638	0.450
Самки	42	29	3	0	0	131	114 ÷ 157	7.123	0.028
Все особи	103	66	13	1	0	307	276 ÷ 338	8.445	0.037
Близкое, 2016 г. (Горбач, 2018)									
Самцы	19	17	7	1	1	60	54 ÷ 70	1.424	0.840
Самки	18	11	3	1	0	51	43 ÷ 69	0.244	0.970
Все особи	37	28	10	2	1	110	100 ÷ 125	1.081	0.897
Касандровое и Чудесное, 2016 г.									
Самцы	27	8	0	1	0	84	60 ÷ 136	0.270	0.874
Самки	8	7	4	0	0	26	23 ÷ 34	0.342	0.843
Все особи	35	15	4	1	0	97	82 ÷ 127	0.011	0.999
№ 10, 2016 г.									
Самцы	4	4	1	0	0	13	11 ÷ 26	0.847	0.655
Самки	2	3	1	1	0	8	8 ÷ 13	0.457	0.928
Все особи	6	7	2	1	0	21	19 ÷ 27	0.988	0.804
Вся исследуемая территория, 2016 г.									
Самцы	53	29	8	2	1	146	129 ÷ 174	0.661	0.956
Самки	34	21	8	2	0	96	86 ÷ 115	0.330	0.954
Все особи	87	50	16	4	1	242	221 ÷ 273	0.296	0.990

Примечание. N_{abc} – оценка абсолютной численности, lim – интервал оценки, полученный методом бутстрепа с числом итераций $B = 1000$, χ^2 и p – критерий соответствия распределению Пуассона и его значимость.

продолжительности похолоданий.

Биологический смысл более раннего вылета самцов заключается в повышении эффективности воспроизводства популяции: к моменту появления самок их концентрация достигает максимальных значений, тем самым обеспечивается конкуренция и возрастает частота спариваний. Результаты моделирования (Zonneveld, 1991) предсказывают рост числа оплодотворенных самок при увеличении доли самцов. Самки перламутровок спариваются один раз (Baguette, Nèye, 1994). Поскольку обычно оплодотворение происходит вскоре после выхода самки из куколки, число неоплодотворенных особей большую часть репродуктивного периода сохраняется на относительно низком уровне, считают, что их дефицит способствует расселению самцов, вынуждая их покидать нативные местообитания (Baguette et al., 1998; Petit et al., 2001). Отсутствие существенной половой дифференциации модельных параметров (см. табл. 1) оставляет временной сдвиг единственной значимой причиной отличия динамики лета самцов и самок. Медленный рост численности самок в первой половине репродуктивного периода (см. рис. 2) объясняется их относительно низкой индивидуальной активностью. По выходе из куколок самки реже, чем самцы, обнаруживают себя, только отложив большую часть яиц, они становятся более подвижными, и значит, более заметными и доступными для отлова. К концу репродуктивного периода они начинают активно расселяться, именно в это время меченные особи наиболее часто попадались вдали от местообитаний, где были отловлены впервые.

Сильную стохастичность модельных параметров, такую как показана для локальных популяций в 2016 г., можно уменьшать, ограничив значения коэффициента элиминации при оптимизации модели Джолли – Себера не максимально возможным с биологической точки зрения значением коэффициента ежедневного убывания численности $\varnothing = 1$ (Горбач, 2013), а $\varnothing = \exp(-1/T_{max})$, где T_{max} – наибольший диапазон между первым и последним отловом особи в днях. В любом случае, аппроксимации, выполненные на основе малых выборок, вряд ли будут вполне надежными (Горбач, 2018).

Асинхронность хода кривых численности в выделенных локальных

популяциях (см. рис. 3) указывает на их автономность. Аналогичные явления обычны в пространственно разобщенных популяциях бабочек (Thomas, Harrison, 1992; Sutcliffe et al., 1996), в том числе и у болотных перламутровок (Schlickzelle et al., 2002; Baguette, Schlickzelle, 2003). Всплеск численности во второй половине репродуктивного периода 2016 г. связан с кумулятивным эффектом роста доли впервые отловленных в исследуемых выделах особей. Среди них преобладали новые, но были и меченные в других местах бабочки. Принимая во внимание тот факт, что почти все они были одинаково облетаны, можно предположить, что значительную часть прироста обеспечили именно расселяющиеся особи, известные и неизвестные по своему происхождению. Сходное явление неоднократно наблюдали и в одной из заонежских популяций мнемозины (Горбач, Кабанен, 2009). Такие возмущения бывают заметны при небольшой численности группировок, когда добавление каждой новой варианты заметно влияет на структуру эмпирических данных. Кроме того, известно, что при росте населения вероятность миграции уменьшается (Konvicka et al., 2012). Выявленные сезонные различия частот повторных отловов и интервалов между первым и последним отловом особи на болоте Близкое подтверждают этот вывод, указывая на то, что бабочки дольше оставались в местообитании при высокой численности. В таких условиях расселение, по-видимому, происходит латентно, без явных демографических всплесков.

Приоритет болота Близкое в обеспечении жизнеспособности рассматриваемой метапопуляции перламутровки *C. freja* определили наибольшая абсолютная численность населения и вклад в общую динамику лета имаго на исследованной территории. По числу бабочек локальная популяция с болот Касандровое и Чудесное номинально не уступает ей, но выявленная половая диспропорция снижает репродуктивный потенциал последней. Одно из объяснений нарушения полового баланса базируется на рассмотренном выше явлении более раннего вылета самцов (Tabashnik, 1980): при условии равной ежедневной смертности на преимагинальных стадиях преимущество получают те особи, которые быстрее заканчивают развитие, поэтому половозрелых самцов в популяциях всегда

больше, чем самок. Развивая эту мысль, мы выдвинули гипотезу, что посредством изменения в соотношении полов возможна регуляция численности (Горбач, 1998). В условиях высокой преимагинальной смертности доля самцов возрастает, это увеличивает число оплодотворенных самок и, следовательно, численность потомства. Низкая смертность ведет к паритету, число неоплодотворенных самок увеличивается, замедляя рост популяции. Такая точка зрения поддерживается моделированием систем спаривания (Zonneveld, 1991), результаты которого предсказывают низкую вероятность оплодотворения всех самок при равном соотношении полов, но разница в скорости развития, составляющая несколько дней, не может объяснить наблюдаемых диспропорций. С интерпретацией результатов полевых экспериментов также возникают проблемы, поскольку исходное состояние исследуемых локальных популяций, как правило, неизвестно. Рост численности должен уменьшать половой дисбаланс, но если, например, репродуктивный период оказывается неудачным и отложено небольшое число оплодотворенных яиц, то и численность имаго на следующий год будет невысокой даже при низкой преимагинальной смертности особей, и наоборот. Еще больше усложняет ситуацию расселение: миграционные потоки между пространственно разобщенными группировками способны непредсказуемым образом изменять соотношение полов. Полностью контролировать его динамику не представляется возможным, поскольку нет способов идентификации иммигрантов среди впервые отловленных особей.

Численность и динамика лета имаго играют важную роль в формировании потоков расселяющихся особей, которые обеспечивают взаимодействие пространственно обособленных группировок и колонизацию новых и освободившихся местообитаний. Локальные популяции на пике численности дают больше мигрантов, вероятность проникновения в другие местообитания при этом возрастает. Уменьшение населения на оптимальных для вида участках ведет к исчезновению небольших группировок и общему сокращению встречаемости на ландшафтном уровне. По результатам двух экспериментов сложно судить о направленности демографических процессов

в исследуемой популяции. Перламутровка *C. freja* в заповеднике «Кивач» не бывает многочисленной, в 1996 г. наблюдали один из локальных максимумов за последние двадцать лет. Бабочки, помимо изученного выдела, регулярно и в достаточно большом числе попадались на болотах Касандровое, Чудесное и № 10 и спорадически на всех других болотах исследуемой территории. В 2016 г. встречаемость можно определить как обычную.

Негативное изменение в состоянии популяций вида наиболее выражено на южной периферии ареала (Кулак, Яковлев, 2018), но и на Европейском Севере имеет место сходная тенденция: результаты мониторинга показывают, что число встреч вида в Финляндии в нынешнем столетии существенно сократилось (Saarinen, Jantunen, 2013). Это явление, охватившее в той или иной мере всех северных по происхождению бабочек, объясняют изменением климатических условий и связывают с глобальным потеплением (Hekkinen et al., 2010). Увеличение инсоляции в летний период ведет к разогреву поверхности мохового покрова, делая условия менее благоприятными для развития. Виды, в том числе и перламутровка *C. freja*, ранние личиночные стадии которых приходятся на середину лета, по-видимому, наиболее сильно страдают от флюктуаций микроклиматического режима, – маленькие гусеницы в силу ограниченной подвижности не способны быстро перемещаться в затененные места при неблагоприятном развитии ситуации.

Заключение

Таким образом, пространственную организованность популяции перламутровки *B. freja* можно определить как устойчивую: за прошедшее между исследованиями десятилетие ее конфигурация существенно не изменилась. Численность представляется приемлемой для поддержания воспроизводства и обеспечения связности локальных популяций. Ландшафт с транзитными коридорами и субоптимальными местообитаниями способствует активному расселению, а подвижность бабочек позволяет повторно колонизировать любое из местообитаний на исследуемой территории в случае локального вымирания вида. Интенсивность потоков особей между тем не велика, что, по-видимому, способствует

автономности локальных популяций. В условиях заповедного режима причиной деградации сложившейся популяционной системы может стать устойчивое падение

качества местообитаний из-за связанных с глобальным потеплением изменений погоды.

Библиография

- Горбач В. В. Сезонная динамика численности и половой состав популяции перламутровки *Boloria aquilonaris* (Lepidoptera, Nymphalidae) // Зоологический журнал. 1998. Т. 77, № 5. С. 576–581.
- Горбач В. В. Изучение динамики численности методом Джолли – Себера на примере имаго булавоусых чешуекрылых (Insecta, Lepidoptera: Hesprioidea et Papilioidea) // Принципы экологии. 2013. № 2. С. 14–28. DOI: 10.15393/j1.art.2013.2601
- Горбач В. В. Опыт оценки абсолютной численности популяции по распределению числа отловов в эксперименте с мечением на примере имаго перламутровок рода *Boloria* (Insecta, Lepidoptera, Nymphalidae) // Принципы экологии. 2018. № 3. С. 24–33. DOI: 10.15393/j1.art.2018.7763
- Горбач В. В., Нечепаренко Н. А. Размещение и расселение имаго в популяции перламутровки *Clossiana freja* (Insecta, Lepidoptera, Nymphalidae) в среднетаежном ландшафте // Энтомологическое обозрение. 2022. Т. 101, № 3. С. 515–532. DOI: 10.31857/S0367144522030030
- Горбач В. В., Кабанен Д. Н. Пространственная организованность популяции черного аполлона (*Parnassius mnemosyne*) в условиях Заонежья // Зоологический журнал. 2009. Т. 88, № 12. С. 1493–1505.
- Кулак А. В., Яковлев Р. В. Созологический анализ дневных чешуекрылых (Lepidoptera, Papilioidea) верховых болот Беларуси // Ukrainian Journal of Ecology. 2018. Vol. 8, № 1. P. 174–193. DOI: 10.15421/2017_203
- ООПТ РФ. Информационно-аналитическая система «Особо охраняемые природные территории России»: *Clossiana freja* (Becklin in Thunberg, 1791). URL: <http://oopt.aari.ru/bio/57419/> (дата обращения: 28.01.2023).
- Хански И. Ускользающий мир: экологические последствия утраты местообитаний. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2010. 340 с.
- Шитиков В. К. Использование рандомизации и бутстрапа при обработке результатов экологических наблюдений // Принципы экологии. 2012. № 1. С. 4–24.
- Baguette M., Schtickzelle N. Local population dynamics are important to the conservation of metapopulations in highly fragmented landscapes // Journal of Animal Ecology. 2003. Vol. 40, № 2. P. 404–412. DOI: 10.1046/j.1365-2664.2003.00791.x
- Baguette M., Nève G. Adult movements between populations in the specialist butterfly *Proclossiana eunomia* (Lepidoptera, Nymphalidae) // Ecological Entomology. 1994. Vol. 19, № 1. P. 1–15.
- Baguette M., Vansteenwegen C., Convie I., Nève G. Sex-biased density-dependent migration in a metapopulation of the butterfly *Proclossiana eunomia* // Acta Oecologica. 1998. Vol. 19, № 1. P. 17–24.
- Canty A., Ripley B. D. Package 'boot': Bootstrap Functions (Originally by Angelo Canty for S). R package version 1.3-28.1 URL: <https://cran.r-project.org/web/packages/boot/boot.pdf> (дата обращения: 23.02.2022).
- Davison A. C., Hinkley D. V. Bootstrap Methods and Their Applications. Cambridge: Cambridge University Press, 1997. 582 p. URL: <http://statwww.epfl.ch/davison/BMA/> (дата обращения: 23.08.2021).
- European Red List of Butterflies. Luxemburg: Publication Office of the European Union, 2010. 48 p. URL: https://ec.europa.eu/environment/nature/conservation/species/redlist/downloads/European_butterflies.pdf (дата обращения: 28.01.2023).
- Heikkinen R. K., Luoto M., Leikola N., Pöyry J., Settele J., Kudrna O., Marmion M., Fronzek S., Thuiller W. Assessing the vulnerability of European butterflies to climate change using multiple criteria // Biodiversity and Conservation. 2010. Vol. 19, № 3. P. 695–723. DOI: 10.1007/s10531-009-9728-x
- Konvicka M., Zimmermann K., Klimova M., Hula V., Fric Z. Inverse link between density and dispersal distance in butterflies: field evidence from six co-occurring species // Population Ecology. 2012. Vol. 54, № 1. P. 91–101. DOI: 10.1007/s10144-011-0277-2
- Marttila O., Saarinen K., Aarnio H., Haahtela T., Ojalainen P. Päiväperhosopas. Suomi ja lähialueet. Helsinki: Tammi, 2000. 231 s.
- Petit S., Moilanen A., Hanski I., Baguette M. Metapopulation dynamics of the bog fritillary butterfly: movements between habitat patches // Oikos. 2001. Vol. 92, № 3. P. 491–500.
- R Core Team. R: a language and environment for statistical computing. R version 4.0.1. Vienna: R Foundation for Statistical Computing, 2020. URL: <http://www.r-project.org/> (дата обращения: 2020-06-06).
- Saarinen K., Jantunen J. Paivaperhot matkalla pohjoiseen. Tuloksia paivaperhosseuranta 1991–2012 ja ennustuksia tulevasta. Helsinki: Tibiale, 2013. 248 p.
- Schickzelle N., Le Boulenge E., Baguette M. Metapopulation dynamics of the bog fritillary butterfly: demographic processes in a patchy population // Oikos. 2002. Vol. 97, № 3. P. 349–360. DOI:

10.1034/j.1600-0706.2002.970305.x

- Sutcliffe O. L., Thomas C. D., Moss D. Spatial synchrony and asynchrony in butterfly population dynamics // *Journal of Animal Ecology*. 1996. Vol. 65, № 1. P. 85–95.
- Tabashnik B. Population structure of pierid butterflies. III. Pest populations of *Colias philodice eriphyle* // *Oecologia*. 1980. Vol. 47, № 2. P. 175–183.
- Thomas C. D., Harrison S. Spatial dynamics of patchily distributed butterfly species // *Journal of Animal Ecology*. 1992. Vol. 61, № 2. P. 437–446.
- Zonneveld C. Models on butterfly protandry: virgin females are at risk to die // *Theoretical Population Biology*. 1991. Vol. 40, № 3. P. 308–321.

Благодарности

Мы признательны О. В. Фоминой и Н. Н. Кутенковой за гостеприимство и помощь в организации исследований в заповеднике «Кивач».

THE DYNAMICS THE FLIGHT OF THE IMAGO OF THE FRITILLARY *CLOSSIANA FREIJA* (INSECT, LEPIDOPTERA, NYMPHALIDAE) AND THE NUMBER OF ITS LOCAL POPULATIONS IN THE MIDDLE TAIGA LANDSCAPE (ON THE EXAMPLE OF THE KIVACH NATURE RESERVE)

GORBACH

Vyacheslav Vasilyevich

D.Sc., Petrozavodsk State University, gorbach@psu.karelia.ru

Keywords:

Clossiana freija
(Thünberg 1791)
spatial structure of the population
metapopulation
local population
absolute number
population dynamics

Summary: The dynamics of the flight of the imago of the pearl butterfly *C. freija* was studied based on the materials of field experiments with labeled butterflies. The research was performed in the Kivach Nature Reserve (Republic of Karelia) in 1996 and 2016. The species population in the study area is organized according to the type of metapopulation, the spatial structure of which is formed by three local populations (subpopulations). To calculate the demographic parameters of these populations, the stochastic Jolly–Seber model was used, and the absolute number was estimated by the Poisson distribution. The maximum size of the largest local population was about three hundred imagos. The butterfly flight begins in the last decade of May and lasts about three weeks. Sexual differentiation consisted in the emergence of males earlier, by 4–5 days – their density by the time of the emergence of females was approaching the maximum values. The model estimate of the daily replenishment of subpopulations due to the birth and immigration of butterflies averaged about one third of their total number. The interval between the first and the last catches of an individual was on average 2–3 days, with a maximum value of 8 days. The time of the presence of an individual in the habitat calculated on the basis of the model reached 12 days. The sex ratio in the local populations varied from equality to a fourfold predominance of males. The asynchrony of the course of the population curves in local populations indicates the autonomy of the demographic processes occurring in them. In the conditions of the nature reserve, the cause of the degradation of the existing population system may be a steady decline in the quality of habitats due to weather changes associated with global warming.

Received on: 09 February 2023

Published on: 20 March 2023

References

- Baguette M., Nède G. Adult movements between populations in the specialist butterfly *Proclossiana eunomia* (Lepidoptera, Nymphalidae), Ecological Entomology. 1994. Vol. 19, No. 1. P. 1–15.
- Baguette M., Schtickzelle N. Local population dynamics are important to the conservation of metapopulations in highly fragmented landscapes, Journal of Animal Ecology. 2003. Vol. 40, No. 2. P. 404–412. DOI: 10.1046/j.1365-2664.2003.00791.x
- Baguette M., Vansteenwegen C., Convie I., Nède G. Sex-biased density-dependent migration in a metapopulation of the butterfly *Proclossiana eunomia*, Acta Oecologica. 1998. Vol. 19, No. 1. P. 17–24.
- Canty A., Ripley B. D. Package ‘boot’: Bootstrap Functions (Originally by Angelo Canty for S). R package version 1.3-28.1 URL: <https://cran.r-project.org/web/packages/boot/boot.pdf> (data obrascheniya: 23.02.2022).
- Davison A. C., Hinkley D. V. Bootstrap Methods and Their Applications. Cambridge: Cambridge University Press, 1997. 582 p. URL: <http://statwww.epfl.ch/davison/BMA/> (data obrascheniya: 23.08.2021).
- European Red List of Butterflies. Luxemburg: Publication Office of the European Union, 2010. 48 p. URL: https://ec.europa.eu/environment/nature/conservation/species/redlist/downloads/European_butterflies.pdf (data obrascheniya: 28.01.2023).
- Gorbach V. V. Kabanen D. N. Gorbach V. V., Kabanen D. N. Spatial organization of the clouded Apollo

- population (*Parnassius mnemosyne*) in Onega like basin // Entomological Review. 2010. Vol. 90, № 1. C. 11–22. DOI: 10.1134/S0013873810010021
- Gorbach V. V. Necheparenko N. A. Gorbach V. V., Necheparenko N. A. Spatial distribution and resettlement of adults in the population of the Fritillary butterfly *Clossiana freija* (Thunberg) (Lepidoptera, Nymphalidae) in the middle taiga landscape // Entomological Review. 2022. Vol. 102, № 6. P. 829–843. DOI: 10.1134/S0013873822060057
- Gorbach V. V. On the estimation of the absolute population size from the distribution of captures in the MRR-experiment on the example of the fritillary butterflies of genus *Boloria* (Insecta, Lepidoptera, Nymphalidae), Principy ekologii. 2018. No. 3. P. 24–33. DOI: 10.15393/j1.art.2018.7763
- Gorbach V. V. Seasonal dynamics and sex ration in a population of the butterfly *Boloria aquilonaris* (Lepidoptera, Nymphalidae), Zoologicheskiy zhurnal. 1998. T. 77, No. 5. P. 576–581.
- Gorbach V. V. The study of population dynamics by the Jolly – Seber method in the butterflies (Insecta, Lepidoptera: Hesprioidea et Papilioidea), Principy ekologii. 2013.№2. P. 14–28. DOI: 10.15393/j1.art.2013.2601
- Hanski I. The shrinking world: ecological consequences of habitat loss. M.: Tovarishestvo nauchnyh izdaniy KMK, 2010. 340 p.
- Heikkinen R. K., Luoto M., Leikola N., Pöyry J., Settele J., Kudrna O., Marmion M., Fronzek S., Thuiller W. Assessing the vulnerability of European butterflies to climate change using multiple criteria, Biodiversity and Conservation. 2010. Vol. 19, No. 3. P. 695–723. DOI: 10.1007/s10531-009-9728-x
- Konvicka M., Zimmermann K., Klimova M., Hula V., Fric Z. Inverse link between density and dispersal distance in butterflies: field evidence from six co-occurring species, Population Ecology. 2012. Vol. 54, No. 1. P. 91–101. DOI: 10.1007/s10144-011-0277-2
- Kulak A. V. Yakovlev R. V. Sozological analysis of the butterflies (Lepidoptera, Papilioidea) of upper bogs in Belarus, Ukrainian Journal of Ecology. 2018. Vol. 8, No. 1. P. 174–193. DOI: 10.15421/2017_203
- Marttila O., Saarinen K., Aarnio H., Haahtela T., Ojalainen P. Päiväperhosopas. Suomi ja lähialueet. Helsinki: Tammi, 2000. 231 s.
- Petit S., Moilanen A., Hanski I., Baguette M. Metapopulation dynamics of the bog fritillary butterfly: movements between habitat patches, Oikos. 2001. Vol. 92, No. 3. P. 491–500.
- R Core Team. R: a language and environment for statistical computing. R version 4.0.1. Vienna: R Foundation for Statistical Computing, 2020. URL: <http://www.r-project.org/> (data obrascheniya: 2020-06-06).
- RF. Information-analytical system «Specially protected natural areas of Russia»: *Clossiana freija* (Becklin in Thunberg, 1791). URL: <http://oopt.aari.ru/bio/57419/> (data obrascheniya: 28.01.2023).
- Saarinen K., Jantunen J. Paivaperhoset matkalla pohjoiseen. Tuloksia paivaperhosseuranta 1991–2012 ja ennustuksia tulevasta. Helsinki: Tibiale, 2013. 248 p.
- Schtickzelle N., Le Boulenge E., Baguette M. Metapopulation dynamics of the bog fritillary butterfly: demographic processes in a patchy population, Oikos. 2002. Vol. 97, No. 3. P. 349–360. DOI: 10.1034/j.1600-0706.2002.970305.x
- Shitikov V. K. Use of randomization and bootstrep at processing of result of ecological observations, Principy ekologii. 2012. No. 1. P. 4–24.
- Sutcliffe O. L., Thomas C. D., Moss D. Spatial synchrony and asynchrony in butterfly population dynamics, Journal of Animal Ecology. 1996. Vol. 65, No. 1. P. 85–95.
- Tabashnik B. Population structure of pierid butterflies. III. Pest populations of *Colias philodice eriphyle*, Oecologia. 1980. Vol. 47, No. 2. P. 175–183.
- Thomas C. D., Harrison S. Spatial dynamics of patchily distributed butterfly species, Journal of Animal Ecology. 1992. Vol. 61, No. 2. P. 437–446.
- Zonneveld C. Models on butterfly protandry: virgin females are at risk to die, Theoretical Population Biology. 1991. Vol. 40, No. 3. P. 308–321.

УДК 591.478

К ИЗУЧЕНИЮ СТРОЕНИЯ, ТЕПЛОЗАЩИТНЫХ СВОЙСТВ И ЛИНЬКИ ВОЛОСЯНОГО ПОКРОВА ПОЛЕВКИ- ЭКОНОМКИ И ЛЕСНОЙ МЫШОВКИ

ИВАНТЕР
Эрнест Викторович

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

Ключевые слова:
полевка-экономка
лесная мышовка
дифференциация волос
номенклатура и параметры
сердцевина
кутикула
корковый слой
сезонная линька

Аннотация: На основании анализа 18 сухих коллекционных шкурок полевки-экономки и 26 – лесной мышовки и соответствующих наблюдений в природе и лаборатории выявлены приспособительные особенности в строении и функционировании шерстного покрова, макроструктуре волоссяного стержня, а также сезонных линек названных видов. Установлено, в частности, что по сравнению с другими мелкими млекопитающими полевка-экономка отличается наиболее густой, высокой и пышной шерстью. Специфично для экономок и строение сердцевины волос. Даже в самой широкой части гранны она представлена лишь двумя рядами клеток, расположеннымми очень рыхло и перемежающимися крупными зернами пигмента и многочисленными воздушными полостями. У основания волоса и в области шейки сердцевина однорядная, и в самом кончике вообще не выражена. Мышовка же, предпочитающая покрытые густой травой лесные редины и прогалины и, единственная из всех мелких зверьков впадающая в зимнюю спячку приобрела в процессе эволюции более редкий и грубый, но длинный и менее выровненный, чем, например, у землероек и полевок, шерстный покров, характеризующийся трехслойностью. Более редкий поверхностный слой образуют относительно толстые и длинные направляющие волосы, средний, построен из зонально окрашенных остьевых а нижний из тонких и волнистых пуховых. Волосяной стержень, не образуя сужений сердцевины, утолщается от основания к хорошо выраженной гранны, а затем переходит в тонкий нитевидный кончик. Форма стержня веретеновидная, без изгибов, продольных поворотов и перетяжек, а корковый слой в нем не меняется по толщине почти на всем протяжении стержня и состоит из расположенных рядами чечевицеобразных клеток. Особи в состоянии линьки встречаются в течение всего лета. У взрослых, перезимовавших, она проходит в июне-июле, а у прибывающих - в августе-сентябре.

© Петрозаводский государственный университет

Получена: 12 марта 2023 года

Подписана к печати: 10 апреля 2023 года

Введение

Изучение адаптивных особенностей волоссяного покрова мелких лесных грызунов представляет большой научный интерес, и прежде всего с позиций эволюционной морфологии, экологической физиологии и таксономии этих животных. Освоение ими лесной

лесной подстилки и ходов неглубоких нор в условиях постоянного термического дефицита, а также общее свойственное им некомпенсируемое несовершенство терморегуляции способствовало выработке в процессе их эволюции целого комплекса экологических и морфофизиологических приспособлений, направленных на сохранение опти-

мального энергетического баланса организма со средой при низких и крайне неустойчивых окружающих температурах. Отсюда важность углубленных исследований таких адаптивных механизмов физической терморегуляции зверьков, как строение и теплозащитные свойства шерсти, микроструктура волос, сезонно-возрастная и популяционная изменчивость этих показателей, выявление особенностей строения шерстного покрова, связанных с обитанием в специфически температурных условиях приземного слоя воздуха и т. п. Надо учитывать также и общую слабую изученность данного вопроса, особенно применительно к мелким лесным млекопитающим таежного Севера.

Материалы

Материалом для наших исследований послужили шкурки зверьков, отловленных в различные сезоны 1972–2014 гг. преимущественно в центральных и южных районах Карелии. Проанализировано 18 сухих коллекционных шкурок полевки-экономки и 26 – лесной мышовки, правда с последней дело обстояло сложнее. В связи с тем, что с сентября по вторую декаду мая она находится в зимней спячке (Ивантер, 1972, 1975, 2018), материалом для данной работы могли быть только шкурки зверьков, отловленных в летние месяцы. Среди них оказались экземпляры как с чистой мездрой и зрелым волосом, так и на различных стадиях линьки, с хорошо выраженной пигментацией кожи и подростом новых волос. Всего для изучения волосяного покрова рассматриваемого вида использовано 26 шкурок, которые и анализировали по стандартной методике. Кроме того, еще по 23 шкуркам лесной мышовки изучалась линька.

Методы

При исследовании волосяного покрова исследованных видов мелких млекопитающих использовались стандартные методы, неоднократно описанные в специальной литературе (Кузнецов, 1932, 1952; Церевитинов, 1951; Соколов, 1973; Соколов и др., 1986; Хмелевская, 1965), в том числе и в наших предыдущих публикациях (Ивантер, Левина, 1980, 1981, 1983; Ивантер и др., 1984, 1985; Ивантер, 1921, 1922). Цифровой материал обрабатывался статистически по общепринятой методике (Ивантер, 1979; Ивантер, Коросов, 1992, 2003; Коросов, 2007).

Результаты

ПОЛЕВКА-ЭКОНОМКА - *MICROTUS OECONOMUS PALL.*

Общая характеристика волосяного покрова

Как и у других лесных грызунов, волосы у полевки-экономки растут пучками (по 4–7 в каждом) наклонно к поверхности кожи и образуют отчетливые потоки, обращенные к хвосту. Волосы лишены сегментации, укладываются в одном направлении и не скользят, благодаря многочисленности жестких и упругих направляющих волос, выполняющих в шерсти «разделительную функцию». По сравнению с другими изученными видами мелких млекопитающих полевка-экономка обладает наиболее густым, длинным и пышным волосяным покровом. На спине темно-бурый с легкой рыжиной и слабым черноватым налетом, образуемым темными окончаниями кроющихся волос. Нередки экземпляры с большей примесью желтовато-ржавого оттенка или, наоборот, более темные с преобладанием черно-серых тонов. Бока черновато-бурые, по тону они светлее спины, но гораздо темнее брюшка, окрашенного в тусклые серовато-белесые с желтоватым оттенком цвета. Из-за проглядывающими между белыми кончиками темных участков волос всяentralная сторона тела выглядит грязно-белой или серой и резко контрастирует с темным верхом. У молодых зверьков волосы несколько короче, но гуще, чем у взрослых, и окрашены бледнее, в более серые и блеклые тона.

Дифференциация волос и их гистологическое строение

По Марвину (1966а) волосяной покров серых полевок Среднего Урала, в том числе и экономки, «состоит в основном из волос двух категорий: более длинных, толстых, но сравнительно редко расположенных и пигментированных волос – ости и более коротких, тонких, мягких, скрывающихся под остью, густо расположенных пуховых волос» (с. 45). Хотя автор и считает, что «остевые можно подразделить на направляющие и собственно ость, а пуховые – на промежуточные и собственно пуховые волосы» он от такого деления почему-то отказывается и цифровой материал приводит только по оственным и пуховым волосам. Иной точки зрения придерживается Соколов (1973), выделяющей у полевки-экономки из окрестностей Иркутска волосы пяти типов (в пределах

трех категорий): направляющие, оставевые и пуховые, и те и другие двух порядков. Автор усматривает для каждого из них размерные и морфологические отличия. В то же время Назарова (1958) различает у серых полевок Волжско-Камского края четыре категории

волос: направляющие, оставевые, промежуточные и пуховые, а Кривошеев с соавторами (1975), изучавший полевок-экономок северо-западной Чукотки, - две: оставевые и пуховые.

Таблица 1. Характеристика летней шерсти полевки-экономки

Категория волос	n	Число волос на 4 кв.мм (M+m)	Длина волоса, мм (M+m)	Толщина волоса, мкм (M+m)
Спина				
Направляющий	9	10.3±1.1	14.6±0.04	54.0±0.7
Оставевой	14	22.6±1.3	12.2±0.05	49.1±0.6
Пуховой	16	301.1±3.0	10.9±0.04	22.8±0.7
Бок				
Направляющий	10	9.2±1.2	13.3±0.06	53.4±0.7
Оставевой	11	18.9±1.8	11.9±0.05	48.3±0.8
Пуховой	15	259.9±2.1	10.1±0.03	21.7±0.5
Брюшко				
Направляющий	9	10.1±1.3	12.3±0.08	51.4±0.6
Оставевой	9	21.4±1.6	10.1±0.06	47.1±0.7
Пуховой	10	286.1±2.2	8.6±0.06	20.0±0.6

Таблица 2. Характеристика зимней шерсти полевки-экономки

Категория волос	n	Число волос на 4 кв.мм (M+m)	Длина волоса, мм (M+m)	Толщина волоса, мкм (M+m)
Спина				
Направляющий	10	18.4±3.2	17.4±0.07	52.7±0.5
Оставевой	9	26.0±3.1	15.1±0.05	48.6±0.6
Пуховой	9	434.3±5.1	12.3±0.07	16.4±0.3
Бок				
Направляющий	10	12.8±4.1	15.8±0.04	51.9±0.6
Оставевой	10	24.2±3.6	14.7±0.05	47.8±0.05
Пуховой	10	415.6±3.9	11.9±0.05	16.0±0.6
Брюшко				
Направляющий	10	14.1±3.1	14.9±0.06	50.1±0.4
Оставевой	16	26.9±3.3	13.8±0.06	45.9±0.6
Пуховой	14	419.2±3.6	11.0±0.02	15.3±0.6

Результаты наших исследований в Карелии в общих чертах согласуются с данными Соколова, с той лишь разницей, что волосы у наших полевок тоньше и чуть длиннее и, кроме того, мы не делим оставевые и пуховые на порядки, рассматривая лишь три категории волос: направляющие, оставевые и пуховые (табл. 1, 2).

Направляющие волосы возвышаются над основной массой шерсти и отличаются не только длиной, но также толщиной и формой стержня. В поперечнике они круглые,

стержень прямой, без перетяжек, изгибов и продольных поворотов. От основания и примерно до середины волоса он сохраняет приблизительно одинаковую, относительно небольшую толщину, а в верхней части расширяется и постепенно переходит в хорошо выраженную веретеновидную гранну. Последняя сильно растянута по длине стержня, не имеет перетяжек и характеризуется длинным нитевидным кончиком, без сердцевины.



Рис. 1. Кутикула волос полевки-экономки
Fig. 1. The cuticle of the root vole hair

Кутикула направляющих волос некольцевидного типа и состоит из чешуек со слабо волнистым краем (рис. 1). В прикорневой зоне они сильно вытянуты, края их более за зубрены и относительно неплотно прилегают один к другому, а в гранне значительно расширяются, укорачиваются и тесней охватывают стержень. Строение сердцевины также меняется по длине стержня. У основания она начинается одним уплотненным рядом клеток, затем по мере расширения стерж-

ня постепенно становится четырехрядной и более рыхлой, с крупными внутри – и межклеточными полостями, заполненными воздухом и перемежающимися с зернами пигмента, после чего опять сужается до однорядной и полностью исчезает в концевой части. Клетки сердцевина на 3/4 длины волоса содержат пигмент черного цвета и лишь в конце граны коричневого. В кончике волоса как сердцевина, так и пигментные зерна отсутствуют, поэтому он бесцветен.

Таблица 3. Толщина сердцевинного слоя стержня волос полевки-экономки

Категория волос	Летняя шерсть			Зимняя шерсть		
	n	толщина сердцевины, мкм (M+m)	% от общей толщины волоса	n	толщина сердцевины, мкм (M+m)	% от общей толщины волоса
Спина						
Направляющий	9	46.6±0.6	86.4	10	45.1±0.4	85.6
Остевой	10	42.7±0.5	87.0	9	42.7±0.6	87.8
Пуховой	10	12.4±0.7	54.3	9	13.4±0.7	81.6
Бок						
Направляющий	9	46.5±0.4	87.0	9	44.7±0.7	86.2
Остевой	11	41.8±0.5	86.6	10	41.3±0.5	86.4
Пуховой	10	12.0±0.7	55.3	9	13.2±0.6	82.8
Брюшко						
Направляющий	9	45.0±0.5	87.7	10	44.6±0.4	89.0
Остевой	10	40.9±0.7	86.9	16	40.6±0.5	88.3
Пуховой	11	12.3±0.6	61.1	14	12.9±0.6	84.2

Мощность коркового слоя направляющих волос достигает 9-11 мкм и обеспечивает им большую прочность в сравнении с волосами всех других категорий. В то же время по толщине сердцевины они не отличаются от остевых: этот слой занимает у них 86-89 % от общей толщины волос (табл. 3).

Количество направляющих волос в волосах полевки-экономки невелико, однако гораздо больше, чем у землероек, а на спине и боках втрое меньше, чем у лесной мышовки. Летом их насчитывается от 8 до 12, зимой – от 13 до 21 на 4 мм² шкурки, что от общего числа волос составляет 3.1-3.3 %. При этом

от спины к брюшку плотность направляющих волос закономерно снижается. В том же порядке изменяется их длина и толщина: самые короткие и тонкие волосы растут на животе, а самые длинные и толстые – на дорсальной стороне тела (табл. 1, 2). Заметны и сезонные различия. В зимней шерсти направляющих не только больше, но они и длиннее, зато по толщине они несколько уступают им.

Остевые волосы значительно короче и тоньше направляющих и, кроме того, имеют перед гранной резкое сужение сердцевины, нередко с нарушением клеточной структуры и диффузным распределением пигментных зерен (так называемая «шейка», или перетяжка). Гранна у них не такая длинная, как у направляющих, и занимает около 1/3 длины всего стержня. Форма ее ланцетовидная, уплощенная, кончик короткий, быстро утончающийся. В области шейки волос слегка поворачивается и изгибается, прикрывая расширенной гранной нижележащие пуховые волосы. По микроструктуре стержня остевые почти не отличаются от направляющих. Кутикула построена из чешуек некольцевидного типа (рис. 1). У основания волоса они расположены под острым углом друг к другу, сильно удлинены и имеют свободный зазубренный край, а в области гранны приобретают лентовидную форму и плотно охватывают стержень. Сердцевинный канал даже в самой широкой части гранны представлен лишь двумя рядами клеток. Расположены они очень рыхло и перемежаются крупными зернами пигмента и многочисленными воздушными полостями. У основания волоса и в области шейки сердцевина однорядная, а в самом кончике вообще не выражена. Корковый слой относительно тонкий и почти не меняется на протяжении всего стержня. Окраска остевого волоса зональная: от основания и до перехвата черного цвета, гранна – рыжего, а самый кончик – бесцветный.

По количеству остевых волос у экономок в 2-3 раза больше, чем направляющих: на 4 мм^2 шкурки их насчитывается 16-32 летом и 22-60 зимой (5.4-6.8 % от общего числа волос всех категорий). Меняется по сезонам и строение остевых. Зимой они на 2.8-3.7 мм длиннее и на 0.5-1.2 мкм тоньше, чем летом. При этом и в зимней, и в летней шерсти наиболее длинные, толстые и густые остевые волосы растут на спине, а самые короткие, тонкие и редкие – на брюшке.

Пуховые волосы самые тонкие, короткие и извитые, со слабо выраженной гранной.

Толщина их одинакова на протяжении всего стержня, но в последнем изгибе имеется сужение сердцевины без продольного поворота. В этом месте располагается цветовая граница волоса: от основания до перехвата он черный, а от перехвата до кончика или рыжий (на спине и боках), или белый (на брюшке). Рисунок кутикулы приблизительно такой же, как у остевых и направляющих, но построена она из более мелких чешуйчатых клеток и имеет почти одинаковое строение по всей длине волоса. Корковый слой у пуховых выражен слабо, этим, очевидно, и объясняется относительно непрочность волоса на разрыв. Сердцевина у основания волоса фрагментарная, иногда совсем не выражена, а затем появляется в виде расположенного лестницей одного ряда клеток, и в таком относительно неизменном виде присутствует на всем протяжении волоса. В летних волосах на долю сердцевины приходится 54-61 % ширины стержня, а в зимних – 82-84 %. Утолщение мозгового слоя волоса происходит в основном за счет воздушных полостей, что вместе с увеличением густоты и длины пуховых волос способствуют накоплению в подпушни (между волосками и в самих волосах) воздушной прослойки и определяет лучшие теплозащитные свойства зимней шерсти.

Обращает внимание удивительное постоянство доли, которую занимает пуховые волосы в летнем и зимнем волосяном покрове полевки-экономки. Летом на спине, боках и брюшке она составила соответственно 90.21, 90.3 и 90.0 % от общего числа волос, а зимой 90.6, 91.6 и 91.0 %. В то же время в абсолютных показателях численность пуховых значительно возрастает от лета к зиме и снижается по направлению от спины к брюшку (табл. 1, 2). Приблизительно с такой же закономерностью изменяется длина и толщина пуховых волос. Летом они значительно короче и тоньше, чем зимой, и во все сезоны уменьшаются в длину и толщину в дорсово-центральном направлении.

Плотность волосяного покрова

Волосы у полевки-экономки распределяются по телу относительно равномерно. Однако на спине они несколько гуще, чем на брюшке и боках (табл. 1, 2). При этом если по Марвину (1966а, 1974), наибольшей изреженностью волос отличается брюшко, то, по нашим данным, это свойственно бокам. Сезонная изменчивость плотности волос происходит преимущественно за счет пуховых. Среди зверьков, отловленных осенью,

попадаются особи с так называемым двухъярусным волосяным покровом: на фоне старых волос хорошо заметны новые, достигающие более половины длины старых. Плотность волос зимой возрастает в 1.4 раза по сравнению с летним. Между тем осенний наряд зверьков, состоящий из невыпавших старых волос и подрастающих новых, плотнее зимнего. Летом общее число волос (на 4 мм²) на спине составляет 334, на боках – 288, на брюшке – 318. Зимой соответственно 479, 453 и 460. Тем не менее соотношение кроющих (направляющих и оставших) и пуховых волос во все сезоны остается примерно одинаковым: 1 : 9 - 1 : 10.

Обращает внимание у экономок относительно более густая опушеннность брюшка, в сравнении с боками, что обычно характерно для видов, ведущих полуводный образ жизни (Церевитинов, 1958) и зафиксировалось нами у водяной куторы (Ивантер и др., 1984). Строго говоря, полевка-экономка к этой категории не относится, однако принадлежит к наиболее стенотопным видам грызунов и предпочитает увлажненные биотопы, приуроченные к травяным болотам и водоемам. Она хорошо плавает, не боится воды и по гидрофильтности близка к водяной полевке (Ивантер, 1975). Этим, вероятно, и объясняется описанное выше необычное

расположение волос на теле зверька.

Толщина волос

Как и у большинства других мелких млекопитающих, толщина волос варьирует у экономки в зависимости от местоположения на шкурке и различна у волос разных типов. Самые толстые волосы направляющие, средняя толщина у оставших, а наиболее тонкие пуховые (табл. 1, 2). На спине волосы всех категорий как зимой, так и летом достигают максимальной толщины, а на брюшке – минимальной. Изменяется толщина волос и по сезонам. При этом у направляющих и оставших диаметр стержня уменьшается от лета к зиме всего на 0.5-1.5 мкм (1-3 %), а у пуховых – на 4.9-6.4 мкм (24.3-28.0 %), т. е. гораздо существенно. Что же касается сердцевины волос, то у оставших и направляющих относительная толщина ее к общему диаметру волоса и зимой и летом остается приблизительно одинаковой, тогда как у зимних пуховых этот показатель на 23-27 % больше, чем у летних (табл. 3). Корковый слой у волос всех категорий развит у этого вида слабо, особенно в сравнении с землеройками. Так, если у кроющих волос обыкновенной бородавки он занимает вместе с кутикулой от 29 до 50 % общей толщины стержня (Ивантер, 2021), то у полевки-экономки – всего 6-7%.

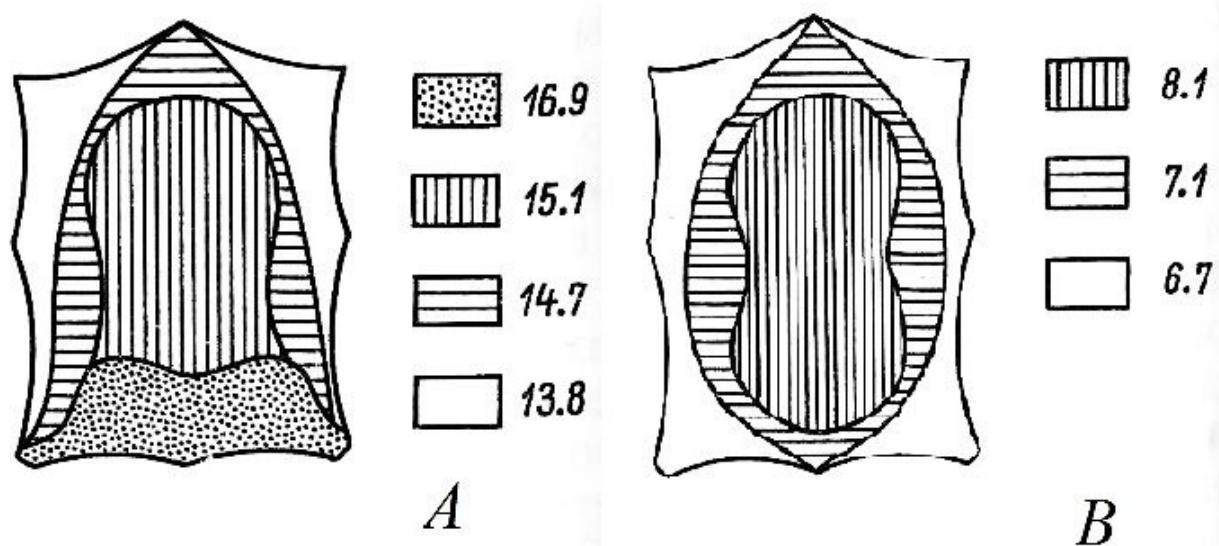


Рис. 2. Топография высоты волос полевки—экономки (А) и лесной мышовки (В)
Fig. 2. Topography of the hair height of the root vole (A) and the north birch mouse (B)

Длина волос

По высоте волосяного покрова на шкурке экономки выделяется четыре зоны: крестец, где растут наиболее длинные волосы, большая часть спины со средней длиной волос около 15 мм, бока, характеризующиеся умеренной высотой волос, и, наконец, брюшко, на котором находятся самые короткие волосы (рис. 2). Согласно номенклатуре Церевитинова (1958), такой тип топографии по высоте волос называется сакральным и относится к числу наиболее распространенных у наземных млекопитающих. Хорошо выражены сезонные изменения рассматриваемого по-

казателя: зимняя шерсть экономок по всем категориям волос на 2-3 мм длиннее летней (табл. 1, 2). У направляющих волос этот прирост составляет на разных участках шкурки 21.5-2.8 мм (19-21 % от летних показателей), у оставших – 2.8 – 2.8-3.7 мм (23.5-36.6 %), у пуховых – 1.4-2.4 мм (12.8-28.0 %). Из всех изученных нами видов мелких млекопитающих полевка-экономка отличается наиболее высоким волосяным покровом. Так, на спине длина оставших волос летом достигает у нее в среднем 12.2 мм, зимой – 15.1, это почти на 5 мм больше, чем у превышающего ее по весу и размерам тела обыкновенного крота (Ивантер, Моисеева, 2022).

Таблица 4. Географические различия летнего волосяного покрова полевки-экономки (по средним данным)

Место исследования	Число волос на 4 кв.мм	Относительное количество, пуховых, %	Длина волос, мм			Толщина волос, мкм			Литературный источник
			направляющий	остевой	пуховой	направляющий	остевой	пуховой	
Карелия	313.2	90.2	13.4	11.4	9.9	52.9	48.2	21.6	наши данные
Волжско-камский край	338.4	88.7	17.9*	13.3*	11.0*	-	-	-	Назарова, 1958
Средний Урал	266.3	95.3		15.3	11.4		54.9	10.7	Марвин, 1974
Окрестности г. Иркутска	-	-	14.3	12.5	10.1	49.0	50.0	21.0	Соколов, 1973
Северо-Западная Чукотка	259.8	81.8		13.1	9.4	-	-	-	Кривошеев и др., 1985

Примечание: звездочка - максимальные размеры волос

Замечена и географическая изменчивость данного показателя (табл. 4): у полевок-экономок из окрестностей Иркутска длина оставших на спине достигает летом 12.5 мм, зимой – 15.0, в Карелии соответственно 12.2 и 15.1, в Чукотской тундре Чукотки 13.1 и 17.0, на Среднем Урале летом - 15.3 мм. В то же время длина пуховых волос варьирует по регионам в более узких пределах. При этом идентичность примененных разными авторами методик измерений волос позволяет отнести выявленные различия за счет популяционных.

Теплоизоляционные свойства покровов

Разобранные выше структурные особенности волосяного покрова полевок во многом определяют его термозащитные свой-

ства. Относительно большая густота, длина, толщина волос и развитие сердцевинного слоя способствуют снижению теплопроводности шкурки и, следовательно, улучшению ее термоизоляционных способностей. Это особенно важно для полевки-экономки – вида, обитающего в сырых, захламленных, плохо прогреваемых солнцем местах и испытывающего здесь определенные трудности в поддержании теплового баланса. Вместе с тем в развитии густого и относительно толстого волосяного покрова полевки-экономки проявляется одна из сторон высокой приспособленности этого вида к существованию в районах с холодным климатом и относительное его распространение в Субарктике (Кривошеев и др., 1975).

Таблица 5. Коэффициент теплопроводности (10-3 Вт/м К) сухих шкурок лесной мышовки и полевки экономки

Сезон	n	Пределы	M±m
Лесная мышовка			
Лето	22	48.0–50.3	48.6±0.3
Осень	4	37.9–38.2	38.1±0.4
Полевки экономки			
Лето	11	46.7–53.2	47.8±0.4
Осень	8	34.1–40.9	36.1±0.6
Зима	5	34.1–38.4	36.5±0.4

Как и у прочих мелких млекопитающих, зимняя шкурка полевки-экономки обладает более высокими термоизоляционными свойствами чем летняя (табл. 5). Коэффициент теплопроводности зимней шкурки уменьшается по сравнению с летней на 11.3 единицы измерения, что составляет 23.6 %. Напомним, что густота и длина волос увеличивается у полевок зиме примерно на ту же величину (13-30%). Тем не менее повышенными теплозащитными качествами отличаются и шкурки в период линьки. Как и в отношении других видов землероек и грызунов, мы связываем это с утолщением во время линьки кожи и увеличением густоты меха за счет подроста новых волос при частичном сохранении старых.

На основании детальных исследований структуры волосяного покрова, его удельной теплопроводности и микроструктуры стержня волоса, выполненных на исследованных шкурках лесной мышовки, выявлены приспособительные особенности ее шерсти, связанные со своеобразием видовой экологии и, в частности, с наличием зимней спячки. Обитая преимущественно в десной подстилке, среди упругих стеблей травы и в узких ходах неглубоких нор, но появляясь нередко и на поверхности почвы, эти зверьки приобрели в процессе эволюции более редкий и грубый, но длиннее и менее выровненный, чем, например, у землероек и полевок, шерстный покров, характеризующийся отчетливыми потоками волос в направлении от головы к хвосту и заметно выраженной трехслойностью. Более редкий поверхностный слой образуют относительно толстые и длинные направляющие волосы, средний, построен из зонально окрашенных остевых а нижний из тонких и волнистых пуховых. Волосяной стержень, не образуя сужений сердцевины, утолщается от основания к хорошо выраженной грани, а затем переходит в тонкий нитевидный кончик. Форма стержня веретеновидная, без изги-

бов, продольных поворотов и перетяжек. Кутину некольцевидного типа и представлена чешуйчатыми клетками с волнистым краем, а корковый слой не меняется по толщине почти на всем протяжении стержня и состоит из расположенных рядами чечевицеобразных клеток сердцевины. Особи в состоянии линьки встречаются в течение всего лета. У взрослых, перезимовавших, она проходит в июне-июле, а у прибыльных - в августе-сентябре.

Линька

Согласно нашим исследованиям, полевка-экономка на протяжении жизни претерпевает одну возрастную (ювенильную) и две сезонные (весеннюю и осеннюю) линьки (рис. 3).

Ювенильная линька характеризуется полной сменой детского волосяного покрова на взрослый. В зависимости от того, в какое время года тоня протекает (а это в свою очередь зависит от сроков появления на свет прибыльных зверьков), ее можно считать весенней, летней или осенней, а шерстный покров, формирующийся в процессе этой линьки, - соответственно летним, осенним или зимним, так как он по своим морфометрическим показателям ничем не отличается от наряда взрослых. Происходит ювенильная линька после окончания подрастания «детского» меха и перехода зверьков к самостоятельной жизни по выходе из гнезда. В связи с растянутостью размножения полевок-экономок с конца апреля по сентябрь (Ивантер, 1975, 2018) молодых на разных стадиях ювенильной линьки можно встретить в течение всего лета. Подрост новых волос при этой линьке соответствуют так называемому сублатеральному типу (Крыльцов, 1962). Начинается она обычно на боках тела с постепенным переходом на дорсальную и вентральную стороны, однако раньше других успевают сформироваться волосы брюшка (вероятно, потому, что здесь они короче и

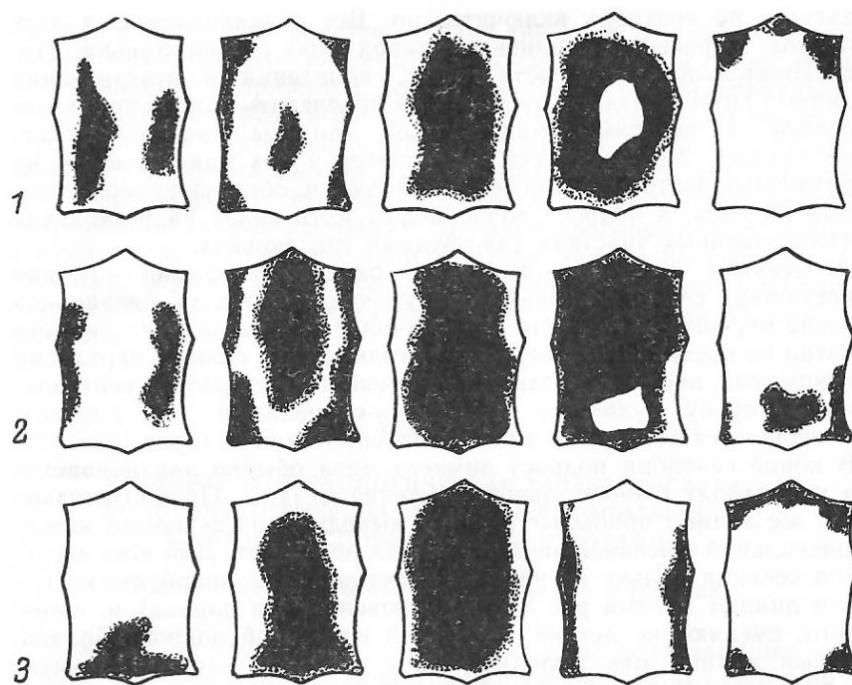


Рис. 3. Последовательность появления линнных пятен у полевки-экономки: 1 – ювенильная линька; 2 – весенняя; 3 – осенняя

Fig. 3. The sequence of the appearance of moulting spots in the root vole: 1 - juvenile molt; 2 - spring moult; 3 - autumn moult

на их рост требуется меньше времени, чем на других участках), затем боков и в последнюю очередь задней части спины. Судя по состоянию мездры, завершается процесс на крестце или на затылке (рис. 2).

Осенняя линька прибыльных и перезимовавших полевок в наших условиях наиболее интенсивно происходит с третьей декады августа по сентябрь включительно. Все отлавливаемые в этот период зверьки находились на какой-либо стадии линьки. Последовательность подроста волос, появления и исчезновения линнных пятен оказалось возможным проследить лишь у прибыльных особей. У перезимовавших четкой картины линьки выявить не удалось. Линные пятна появляются одновременно на различных частях тела, нередко сливаются, образуя неопределенный рисунок, а подрост волос может идти сразу на нескольких изолированных участках (диффузный тип линьки).

Осенняя линька у прибыльных ранних генераций – первая настоящая сезонная линька, наступающая вслед за ювенильной после месячного перерыва. Она начинается с проявления линного пятна на крестце, которое, распространяясь на спину к переднему концу тела, постепенно охватывая бока и переходит на центральную сторону туловища (цефально-сакральный тип линьки). Завершается смена волос в паховой области или

на горле (рис. 2). В конце сентября подрост зимнего шерстного покрова обычно заканчивается и происходит окончательное очищение мездры. Приблизительно так же линяют прибыльные поздних выводков, но перерыва между ювенильной и осенней линьками у них не бывает. Для этих зверьков осенняя линька не является настоящей сезонной, поскольку они линяют первый раз в жизни (ювенильная линька) и, кроме того, сменяют не летний, а детский волоссяной покров. Правда, новый зимний наряд молодых ничем не отличается от зимнего у взрослых. Порядок осенней линьки у поздних прибыльных не соответствует последовательности смены покровов, описанной для выводков, а повторяет ход ювенильной линьки, шерсти, наблюдавшейся у этих последних летом (сублатеральный тип линьки).

Весенняя линька полевки-экономки происходит в последовательности, обратной осенней, т. е. подрост новых и выпадение старых волос начинается в первую очередь на брюшке, хотя линное пятно и появляется сначала на боках. Дело в том, что волосы брюшка в наиболее широкой их части белые, поэтому в начальный период линьки в коже брюшка отсутствует пигмент, несмотря на то, что она утолщена и в ней происходят соответствующие морфообразовательные процессы. В противоположность этому на боках

и спине кожа темнеет сразу, так как пигмент концентрируется в ней одновременно с возобновлением функционирования волосяных фолликулов.

Популяция полевок-экономок в период весенней линьки бывает, как правило, неоднородной в возрастном отношении, чем и объясняется растянутость этого процесса с апреля по вторую декаду июля. Первыми вступают в линьку зимовавшие зверьки, затем прибывые ранних выводков (после ювенильной линьки). У зимовавших она продолжается до конца июня и в июле в основном заканчивается. Однако особи с гнебольшими по площади темными пятнами на мэдре, обычно на затылке и боках, встречается нередко и в августе. У сеголеток ранних выводков смена ювенильного наряда на взрослый заканчивается в середине июля, а в августе начинается осенняя линька, в процессе которой летний волос сменяется на зимний. Порядок весенней смены покровов у зимовавших и прибывых полевок в общих чертах совпадает.

Огнев (1950) и Бауэр (Bauer, 1953) указывают на сходство в общих чертах возрастной и сезонной линек у полевки-экономки и водяной полевки. Крыльцов (1958) усматривает это сходство еще у стадных полевок и степной пеструшки и, опираясь на данные по линьке 20 видов полевок, делает вывод о существовании единого общего плана линьку полевок родов *Microtus*, *Lagurus* и *Alticola*. От себя добавим, что по характеру и последовательности линьки полевка-экономка сходна и с рыжей полевкой.

На основании детальных исследований структуры волосяного покрова, его удельной теплопроводности и микроструктуры стержня волоса, выполненных на 26 шкурках лесной мышовки, выявлены приспособительные особенности ее шерсти, связанные со своеобразием видовой экологии и, в частности, с наличием зимней спячки. Обитая преимущественно в десной подстилке, среди упругих стеблей травы и в узких ходах неглубоких нор, но появляясь нередко и на поверхности почвы, эти зверьки приобрели в процессе эволюции более редкий и грубый, но длиннее и менее выровненный, чем, например, у землероек и полевок, шерстный покров, характеризующийся отчетливыми потоками волос в направлении от головы к хвосту и заметно выраженной трехслойностью. Более редкий поверхностный слой образуют относительно толстые и длинные направляющие волосы, средний, построен

из зонально окрашенных остьевых а нижний из тонких и волнистых пуховых. Волосяной стержень, не образуя сужений сердцевины, утолщается от основания к хорошо выраженной грани, а затем переходит в тонкий нитевидный кончик. Форма стержня веретено-видная, без изгибов, продольных поворотов и перетяжек. Кутикула некольцевидного типа и представлена чешуйчатыми клетками с волнистым краем, а корковый слой не меняется по толщине почти на всем протяжении стержня и состоит из расположенных рядами чечевицеобразных клеток сердцевины. Особи в состоянии линьки встречаются в течение всего лета. У взрослых, перезимовавших, она проходит в июне-июле, а у прибывых - в августе-сентябре

ЛЕСНАЯ МЫШОВКА – *SICISTA BETULINA* PALL

Общая характеристика волосяного покрова

В связи с тем, что лесная мышовка на протяжении всей исследованной нами территории с сентября по вторую декаду мая находится в зимней спячке (Ивантер, 1972, 1975, 2018), материалом для данной работы могли быть только шкурки зверьков, отловленных в летние месяцы. Среди них оказались экземпляры как с чистой мэдрой и зрелым волосом, так и на различных стадиях линьки, с хорошо выраженной пигментацией кожи и подростом новых волос.

Лесная мышовка (*Sicista betulina*) – единственная из всех мелких лесных млекопитающих таежного Севера относится к семейству Тушканчиков и является зимоспящий видом. Это обстоятельство определяет особый интерес к изучению механизмов ее физической терморегуляции, тем более что соответствующих исследований по данному вопросу практически не проводилось.

Общая характеристика шерстного покрова

Среди всех исследуемых нами грызунов лесная мышовка выделяется яркой рыже-желтой окраской с узкой полосой, идущей по линии хребта. Общий тон верха варьирует от бледного серо-палевого до охристо-рыжеватого, бока бол ржаво-желтоватого цвета, брюшка желтовато-серое или ржавобелесое. Основной рыжеватый фон окраски слегка подернут черноватой вуалью, образуемой терминальными частями зонально окрашенных кроющих волос. Основания их аспидно-серые, средние части ярко-рыжеватого или охристого оттенка, а самые кончики черно-бурые или (у самых длинных волос)

почти совсем черные. Волосы, образующие подпушь, однотонного серого цвета, более темные в верхней части и бледнеющие к основанию.

Волосяной покров у лесной мышовки более редкий и грубый, но длиннее, чем у землероек. Кроме того, он менее выровнен и характеризуется отчетливыми потоками полос в направлении от головы к хвосту. В волосяном покрове отчетливо выделяется три слоя – более редкий поверхностный, об-

разуемый толстыми и длинными направляющими волосами, средний, построенный из зонально окрашенных оставших и нижний, из тонких и волнистых пуховых. Стержни волос имеют слегка извитое основание. Они растут наклонно к поверхности кожи, но пучков и групп, характерных большинству представителей отряда грызунов, в том числе и степной мышовке (Соколов, 1973), не образуют, т. е. расположение волос одиночное.

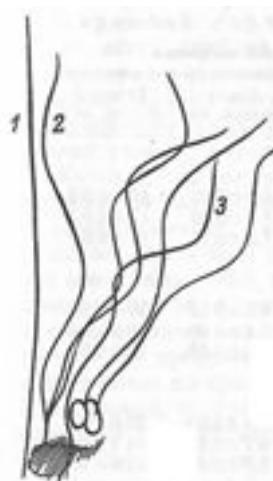


Рис. 4. Летние волосы лесной мышовки: 1 – направляющий, 2 – осевой, 3 – пуховой

Fig. 4. Summer hair of the northern birch mouse: 1 - guide, 2 - axial, 3 - down

Таблица 6. Характеристика летней шерсти лесной мышовки

Категория волос	n	Число волос на 4 кв.мм (M+m)	Длина волоса, мм (M+m)	Толщина волоса, мкм (M+m)
Спина				
Направляющий	26	36.1±1.4	9.0±0.02	40.0±0.6
Остевой	25	97.2±4.8	8.1±0.09	17.4±0.2
Пуховой	27	443.0±6.1	7.5±0.11	15.8±0.2
Бок				
Направляющий	25	24.8±1.3	8.5±0.12	30.0±0.5
Остевой	25	60.6±4.6	7.1±0.09	16.0±0.5
Пуховой	25	410.3±5.2	6.5±0.08	15.4±0.4
Брюшко				
Направляющий	25	10.9±1.8	7.8±0.03	30.0±0.5
Остевой	25	47.3±4.1	6.7±0.04	14.4±0.03
Пуховой	24	323.7±2.9	5.7±0.04	12.0±0.3

Дифференциация волос и их гистологическое строение

В волосяном покрове мышовок можно выделить три категории волос: направляющие, остевые и пуховые (рис. 4). Направляющие волосы наиболее длинные, упругие и толстые (табл. 6). Стержень, не образуя сужений сердцевины, постепенно утолщается от основания к хорошо выраженной грани, а затем переходит в тонкий нитевидный кон-

чик. Форма стержня веретеновидная, без изгибов, продольных поворотов и перетяжек. Гранна не растянута вдоль всего стержня, а занимает примерно четверть его длины.

Кутикулярный слой представлен чешуйчатыми клетками некольцевидного типа, вытянутыми, остроконечными у основания волоса и значительно укороченными и уплотненными в самой широкой его части. Корковой слой, толщина которого не меняется почти

на всем протяжении стержня и составляет около 4 мкм, обеспечивает упругость т прочностя волоса и служит каналом для расположенных рядами чечевицеобразных клеток сердцевины. Ширина сердцевинного канала , начинающегося у основания волоса одним рядом клеток, достигает максимума в середине гранны (31.8 мкм), где клетки сердцевины расположены в 3-4 ряда, в кончике волоса сердцевина отсутствует.

Большая часть гранны направляющего волоса спины содержит темно-коричневый пигмент, а на боках и брюшке - светло-коричневый, почти рыжий. Ножка (основание) стержня на любом участке шкурки всегда черная, темнее остальных частей окрашены обычно и самые кончики волос.

Количество направляющих волос в сравнении с другими невелико (3-7 % от общего числа волос) и они распределены на ту-

ловище неравномерно. Больше всего их на спине (от 14 до 40 на 4 мм²), меньше – на боках (10-34) и совсем немного – на брюшке (4-12). В том же происходит и укорочение направляющих волос: на спине длина их достигает в среднем 9.0 мм, на боку – 8.5, на брюшке – 7.8 мм.

Остевые волосы, в отличие от одноименных волос насекомоядных, не сегментированы. По сравнению с направляющими они характеризуются хорошо выраженной, рельефной гранной и заметным сужением стержня перед ней. В месте сужения (шейке) волос слегка загибается, но продольного поворота не образует и сохраняет в отличие от насекомоядных клеточное строение сердцевины. Окраска остевых волос, как и направляющих, зональная: от основания до сужения аспидно-серая, иногда почти черная, гранна рыжая, кончики волос бесцветные.

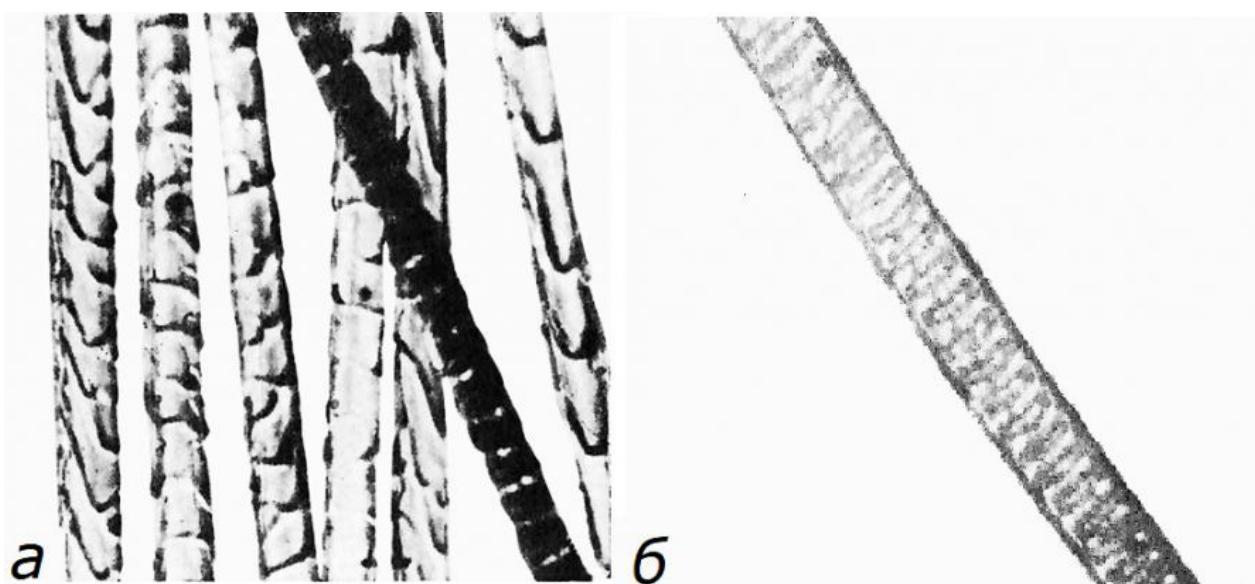


Рис. 5. Микроструктура волос лесной мышовки (ув. x 600): а – кутикула, б – стержень волоса

Fig. 5. Microstructure of the hair of the northern birch mouse (x 600): a - cuticle, б - hair shaft

Кутикула некольцевидного типа представлена чешуйчатыми клетками вытянутой формы с волнистым краем (рис. 5). Строение их заметно меняется на протяжении волоса. В тонких его участках (у основания, в зоне перехода в гранну и в терминальных частях) они имеют вид узких, ромбических пластинок со свободным округлым краем, обращенным к вершине волоса, сильно удлинены и относительно неплотно охватывающим стержень, а в широких (в гранне) превращаются в очень короткие и широкие чешуйки, зазубренные по краям и более плотно прилегающие одна к другой.

Прозрачный, построенный из удлиненных веретеновидных клеток корковый слой пигmenta не содержит и развит в сравнении с корковым слоем направляющих волос гораздо слабее. Толщина его у остевых равна 1.7 мкм, т. е. в 2 с лишним раза меньше, чем у направляющих. Сердцевинный канал просматривается на протяжении всего стержня, кроме кончика, в котором он вообще отсутствует, и прикорневой части, где сердцевина или тоже не выражена (зрелый волос), или очень узкая, однорядная, почти незаметная даже под микроскопом (растущий волос). Чуть выше основания сердцевина становится

ся отчетливо двухрядной, а затем число рядов увеличивается и достигает 4-5 в гранне (рис. 5). Параллельно этому возрастает и диаметр сердцевинного канала, достигающий в наиболее расширенной части 79-80 % от общей толщины волоса (табл. 2). Цвет волос зависит от концентрации пигментных зерен, расположенных в клетках сердцевины, и от распределения пигмента как по длине волоса, так и на разных частях тела.

Количество остеевых волос на разных участках шкурки неодинаково и меняется в том же порядке, что и направляющих: больше всего их на спине (38-121 на 4 мм²), далее следуют бока (36-81) и брюшко (31-60). В этом же направлении изменяется и длина волос: на спине – 8.1 мм. на боках – 7.1, на брюшке – 6.7 мм.

Пуховые волосы, составляющие наиболее многочисленную группу (табл. 6), отличаются слабо развитой гранной, можно даже сказать, что она у них совсем отсутствует. Тонкий и относительно короткий стержень

образует четыре сужения, самое заметное из которых находится непосредственно перед гранной (т. е. в верхней части волоса). Сердцевина, как правило, однорядная по всей длине стержня, и хотя в местах сужений она заметно утончается, клеточная структура в ней сохраняется. Окраска волос этой категории, равно как и других, двуцветная: рыжая в гранне и черная от основания волоса до последнего сужения стержня. Волос в целом выглядит слегка извитым, однако четкой сегментации, как у землероек, не имеет. В частности, отсутствуют продольные повороты стержня и прерывистое строение сердцевинного канала. Что же касается макроструктуры пуховых волос, то она ничем существенным не отличается от описанной для направляющих и остеевых. Тем нее меннее можно отметить относительно слабое развитие коркового слоя. Средняя толщина его у пуховых волос составляет 1.5 мкм, таким образом он в 1.2 раза тоньше, чем у остеевых.

Таблица 7. Толщина сердцевинного слоя стержня волос лесной мышовки

Категория волос	n	Толщина сердцевины, мкм (M±m)	% от общей толщины волоса
Спина			
Направляющий	16	31.8±0.4	79.7
Остеевой	20	13.9±0.4	79.9
Пуховой	18	12.8±0.3	81.0
Бок			
Направляющий	15	23.4±0.3	77.9
Остеевой	17	12.6±0.5	78.8
Пуховой	18	12.1±0.4	79.1
Брюшко			
Направляющий	16	22.8±0.4	76.0
Остеевой	16	11.4±0.3	78.9
Пуховой	16	11.3±0.3	77.8

Выявляются особенности и в строении сердцевинного канала (табл. 7). В отличие от волос других категорий сердцевина пуховых более развита и построена из одного ряда рыхло соединенных и перемежающихся воздухоносными полостями пигментированных клеток. Относительно большая толщина сердцевины и насыщенность ее инертным воздухом определяют значение пуховых волос в осуществлении терморегуляции и защите организма от потери тепла. Волосы других категорий существенно уступают им в этом отношении, так что теплозащитные свойства волосяного покрова лесной мышовки зависят в основном от

слоя пуховых волос. Последнее связано и с их количеством: на разных участках шкурки пуховые волосы составляют 82-85 % от волос всех категорий. При этом густота, длина и толщина пуховых волос зависят от их местоположения на туловище грызуна и меняются согласованно: самые густые, толстые и длинные волосы растут на спине, а самые редкие, тонкие и короткие – на брюшке. Пуховые же на боках тела занимают по этим показателям промежуточное положение.

Плотность волосяного покрова

При кажущейся равномерности распределения волос на теле зверька наблюда-

ется постепенное изреживание шерстного покрова в направлении от спины к брюшку (табл. 6). Общее число всех волос (на 4 мм²) на спине составило в среднем 576+8, на боку – 496+3, на брюшке – 382+7, причем такой же порядок изменения густоты волос от спины к брюшку наблюдается и у волос всех категорий в отдельности. Низкая плотность волос на брюшке, по всей видимости, не сказывается отрицательно на теплопроводности щерстного покрова в целом, так как периоды похолодания зверьки этого вида обычно проводят в состояние оцепенения, принимая характерную позу спячки: свернувшись клубочком, уткнув мордочку и лапки в живот и обвязавшись хвостом так, что открытой остается только спинная сторона тела, опущенная более густыми и длинными волосами.

Как и у большинства мелких млекопитающих основную массу волос мышовки составляют пуховые (на спине – 76.1 %, на боках – 82.7, на брюшке – 85.0 %), на долю остьевых приходится 10-12 %, а направляющие настолько малочисленны (3-6 % от общего числа волос всех категорий), что в формировании волосяного покрова существенной роли не играют. Им, очевидно, принадлежит осознательная и отчасти укрепляющая щерстный покров функция (Кузнецов, 1941. 1952; Церевитинов, 1951).

Толщина волос

Уменьшается толщина волос всех категорий в том же дорсовентральном направлении, что и их густота (табл. 6). Наиболее толстые волосы располагаются на спине, наиболее тонкие – на брюшке. Сердцевина же развита у них примерно одинаково и составляет от 76 до 81 % общей толщины стержня.

Наибольшей толщиной отличаются направляющие волосы, за ними в порядке убывания следуют остьевые и пуховые, причем особенно велико отличие направляющих от двух других (оно достигает 2.5-кратной величины), тогда как эти последние различаются между собой незначительно. Тем не менее и здесь сердцевина характеризуется близкими относительными показателями (табл. 6).

Длина волос

Волосяной покров лесной мышовки по сравнению с другими видами исследованных грызунов (полевками, хомяками, мышами и др.) невысокий: на спине длина остьевых волос составляет в среднем 8.1 мм, на боках – 7.1, на брюшке – 6.7 мм. В то же время у рыжих полевок эти показатели выше

приблизительно на 10-12 %, а у серых – на 50-67 %. Что же касается длины волос других категорий, то они по данному признаку выстраиваются в то же ряд, что и по толщине: самые длинные – направляющие (7.2-9.9 мм), а самые короткие – пуховые (5.1-7.7 мм). Остьевые занимают в этом ряду промежуточное положение. При этом обращает внимание заметное укорочение волос всех категорий в дорсовентральном направлении (табл. 6).

Таким образом, по высоте и густоте волос на шкурке лесной мышовки отчетливо выделяются три зоны (рис. 2). Наиболее развит волосяной покров на спине, а по направлению к голове, брюшку и крестцу длина и густота волос снижаются. Согласно номенклатуре Церевитинова (1958), такой тип распределения волос на шкурке называется дорсальным и встречается у горностаев, хомяков и тушканчиков. Напомним, кстати, что лесная мышовка единственная из наших лесных мышевидных грызунов относится к семейству тушканчиковых, от которых, следовательно, она унаследовала не только зимнюю спячку, но и своеобразную топографию щерстного покрова.

Теплоизоляционные свойства покровов

Измерение коэффициента удельной теплопроводности сухих шкурок исследованных мелких млекопитающих показало (табл. 5), что лучшими термозащитными качествами обладают шкурки в разгар осенней линьки. Коэффициент теплопроводности их оказался в 1.3 раза ниже, чем шкурок с уже сформированным волосяным покровом без следов линьки. Не оказалась в этом отношении исключением и лесная мышовка. У нее, как и у других исследованных видов, это можно объяснить значительным утолщением кожи в период линьки и наличием подроста новых волос при сохранении еще не успевших выпасть старых. В результате плотность волосяного покрова увеличивается с 558.4 + 3.4 волос на 4 мм² до 708.6 + 2.0, т. е. почти на 30 %.

Интересно, что наиболее высоким оказался показатель теплопроводности у мышовок содержащихся в неволе и погибших в октябре. Дело в том, что к этому времени у них образовывается сохраняющийся на мездре мощный подкожный слой жира, а это мешает точному определению показателя теплопроводности. Волосы таких шкурок пропитываются жиром (особенно при неизбежном нагреве на приборе), вследствие

чего нарушается их укладка – они слипаются «сосульками», становятся видны участки кожи, не прикрытые волосами. Нарушение укладки волос сказывается на их пышности и приводит к исчезновению «инертного» слоя воздуха, а это искажает получаемые показатели теплопроводности испытываемых шкурок. Коэффициент теплопроводности таких шкурок оказался в среднем в 2.9 раза выше линных и в 2.3 раза выше летних шкурок.

Линька

На таежном Севере, где лесная мышовка обитает на северной периферии ареала, линька ее продолжается в течение всего лета. У взрослых она, очевидно, проходит в июне-июле (первые линяющие зверьки добыты 8.06 1968, 18.06.1982 и 19.06.1959), у молодых – в августе-сентябре. В июне линяло 12.5 % взрослых особей, в июле – 15.5, в августе-сентябре – 38.1 % прибыльных.

Линное пятно появляется обычно на крестце, затем расширяется и одновременно продвигается вперед – к голове и на грудь. К моменту, когда шкурка со стороны мездры оказывается сплошь черной, на задней части спины начинают пробиваться кончики новых волос. При этом «фоновая» шерсть не выглядит тусклой и изношенной, как это обыкновенно наблюдается у землероек, кончики волос не стерты.

Указать более точные сроки линьки, порядок смены волос или половые отличия в этом процессе мы не можем, поскольку лишь немногие из 49 зверьков, отнесенных нами к группе линяющих имели следы интенсивной линьки – обширную (на 60-100 % площади шкурки) пигментацию на мездре. Чаще же у них обнаруживались мелкие пятнышки, свидетельствующие об окончании или начале линьки. Да и общая доля таких «линяющих» зверьков среди всех добытых оказалась сравнительно невелика – у взрослых она составила 10 %, у молодых – 39 %. По всей вероятности, это связано с понижением двигательной активности животных во время линьки, с тем, что они ведут в это время скрытый образ жизни и потому редко попадаются в канавки и давилки.

В нашей коллекции нет ни одного зверька с зимним волосяным покровом, отличающимся от летнего длиной, густотой и толщиной волос. Это могло произойти по двум причинам: либо зверьки залегают в зимнюю спячку прежде, чем успевает сформироваться зимний мех, и такие особи, естественно, в ловушки и канавки не попадаются, либо

появляющаяся в результате линьки зимняя шерсть не отличается от старой по морфологическим показателям. Последнее тем более вероятно, если учесть, что резкое падение метаболизма в зимний период не требует у впадающей в спячку мышовки соответствующих изменений структуры волос. Находясь в спячке, животное долгое время остается неподвижным, а это само собой исключает конфекционную теплоотдачу.

Заключение

Настоящей публикацией завершается серия наших работ, посвященных особенностям строению, теплозащитных свойств и линьки волосяного покрова различных видов мелких млекопитающих таежного Севера – кроту, землеройкам-бурозубкам, водяной куторе, рыжим и серым полевкам. Как следует из проведенных исследований, волосяной покров этих достаточно далеких друг от друга и в плане систематики (принаследуют к разным отрядам) и в экологическом отношении животных (среди них норные, наземные, полуводные виды) характеризуется не только общими, свойственными всем представителям этой группы зверьков признаками (дифференциация волос на 3 или 4 категории, трехслойность волосяного стержня, относительно небольшая длина и толщина волос, зональность окраски, соотношение слоев волоса, своеобразие сезонной изменчивости и других морфологических показателей шерсти), но и специфическими видовыми особенностями, имеющими важное приспособительное значение и представляющими поэтому особый интерес для сравнительно-экологического анализа. Несмотря на внешнее, во многом кажущееся, сходство в строении шерстного покрова, у различных исследованных видов мелких млекопитающих обнаруживаются существенные отличия и в структуре покровов, и в гистологии отдельного волоса, и в характере распределения в нем пигmenta, и в густоте, длине и толщине волос, и в распределении их по телу.

Например, у всех насекомоядных волосы имеют сегментированное строение, обеспечивающее укладку волос в любую сторону и способность свободно передвигаться в узких ходах нор как вперед, так и пятясь назад, тогда как у грызунов эта сегментация отсутствует и волосы образуют «потоки» в направлении от головы к хвосту. Кроме того, если у насекомоядных волосы растут перпендикулярно к поверхности кожи и рас-

положены поодиночке, то у грызунов они лежат наклонно и образуют группы (пучки). Имеются отличия и в микроструктуре стержня волос. Так, на граннах остьевых волос землероек (в отличие от грызунов) обнаруживаются увеличивающие их прочность продольные желобки, отчего в поперечнике волос имеет вид лвутаврового среза. Сердцевина волоса у насекомоядных прерывистая, однорядная, а у грызунов сплошная и в гранные 3-4-рядная.

Окраска меха определяется наличием и различной концентрацией меланина и липохрома (черного и рыжего пигментов). При этом липохром располагается в гранных, а меланин – в остальных участках волос. Общей для всех исследованных видов является темная с преобладанием бурых тонов окраска дорсальной стороны тела и светлая, грязно-белая (за исключением крота) вентральной. У большинства представителей имеется хорошо выраженная переходная зона на боках, у некоторых (кутора, крот) она отсутствует. В группе мелких грызунов особняком

стоит лесная мышовка - своеобразный лесной тушканчик, единственный из всех обитающих на Севере мелких звкеръков впадающий в зимнюю спячку.

Наконец, стала окончательно ясна причина исключительной холодостойкости мелких млекопитающих, обладающих легким и относительно тонкослойным и негустым шерстным покровом и тем не менее отличающихся исключительной устойчивостью к низким температурам. Выяснилось, что все дело в их совершенной физической терморегуляции, при которой стойкостью к холодау они обязаны насыщающему ворс инертному воздуху, лучшему в мире изолятору, успешно препятствующему потерям тепла благодаря соответствующим морфологическим особенностям волосяного покрова.

Проведенные исследование, разумеется, не претендует на исчерпывающую полноту, но, как надеется автор, сможет всемерно помочь тем, кто решиться на их дальнейшее продолжение.

Библиография

- Ивантер Э.В. К экологии лесной мышовки (*Sicista betulina* Pall.) // Aquilo. Ser. Zool. 1972. Т. 13. Р. 103-108.
- Ивантер Э.В. Популяционная экология мелких млекопитающих таежного Северо-Запада СССР . Л.: Наука, 1975. 247 с.
- Ивантер Э.В. Основы практической биометрии . Петрозаводск: Изд-во Карелия, 1979. 103 с.
- Ивантер Э.В. Очерки популяционной экологии мелких млекопитающих на северной периферии ареала . М.: Товарищество научных изданий КМК, 2018. 770 с.
- Ивантер Э.В. Строение, теплозащитные свойства и линька волосяного покрова обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus*) // Зоологический журнал. 2021. Т. 100. № 4. С.865-880.
- Ивантер Э.В., Ивантер Т.В., Туманов И.Л. Адаптивные особенности мелких млекопитающих. Эколо-го-морфологические и физиологические аспекты . Л.: Наука, 1985. 318 с.
- Ивантер Э.В., Коросов А.В. 1992. Основы биометрии. Введение в статистический анализ биологических явлений и процессов . Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ. 164 с.
- Ивантер Э.В., Коросов А.В. Введение в количественную биологию . Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2003. 298 с.
- Ивантер Э.В., Левина Р.В. Морфологическая характеристика теплозащитных свойств шерстного покрова насекомоядных млекопитающих // Материалы III Всесоюзного совещания « Вид и его продуктивность в ареале. Вильнюс, 1980. С. 121-125.
- Ивантер Э.В., Левина Р.В. Структура и теплоизоляционные свойства волосяного покрова средней бурозубки (*Sorex caecutiens* Laxm.) // Экология наземных позвоночных Северо-Запада СССР. Петрозаводск, 1981. С. 110-119.
- Ивантер Э.В., Левина З.В. Морфология, теплозащитные свойства и линька волосяного покрова малой бурозубки // Вид и его продуктивность в ареале. М.: Наука, 1983. С. 15-26.
- Ивантер Э.В., Левина Р.В., Ивантер Т.В. Адаптивные особенности структуры волосяного покрова и линьки у полуводных млекопитающих (на примере обыкновенной куторы) // Зоологический журнал. 1984. Т. 63. Вып. 2. С. 245-255.
- Коросов А.В. Специальные методы биометрии . Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2007. 264 с.
- Кривошеев В.Г., Варич А.А., Уманцева И.Д., Кривошеева В.П. Механизмы физической терморегуляции сибирского лемминга и субарктических популяций красной полевки и полевки-экономки // Материалы по экологии мелких млекопитающих Субарктики. Новосибирск, 1975. С. 119-144.
- Крыльцов А. И. Материалы по линьке мышевидных грызунов. Сообщение 1. Линька массовых видов полевок северного Казахстана // Зоологический журнал. 1958. Т. 37. Вып. 2. С. 271-286.
- Крыльцов А. И. Топография линьки грызунов и возможность использования ее в качестве таксоно-

- мического признака // Труды Института защиты растений Казахской ССР. Алма-Ата. 1962. Т. 7. С. 418-451.
- Кузнецов Б.А. Товароведение пушно-мехового сырья СССР . М.: Госиздат. 464 с
- Кузнецов Б.А., 1952. Основы товароведения пушно-мехового сырья . М.: Заготиздат, 1932. 508 с.
- Марвин М.Я. Строение волосяного покрова полевок рода *Microtus* Среднего Урала // Ученые записки Уральского государственного университета. Серия биол. Свердловск. 1966. Вып. 3. С. 52-57.
- Марвин М.Я. Строение волосяного покрова грызунов Урала // Научные труды Свердловского государственного педагогического института. Сборник 235. 1974. С. 11-22.
- Назарова И.В. Эколого-морфологический очерк серых полевок Волжско-Камского края // Известия Казанского филиала АН СССР. Серия биол. 1958. № 6. С. 27-41
- Огнев С.И. Звери СССР и прилежащих стран . М.: Изд-во АН СССР, 1950.706 с.
- Соколов В.Е. Кожный покров млекопитающих . М.: Наука, 1973. 487 с.
- Соколов В.Е., Скурат Л.Н., Степанова Л.В. и др. Руководство по изучению кожного покрова млекопитающих . М.: Наука. 279 с.
- Хмелевская Н.В., 1965. Строение кутикулы волос грызунов, ее изменчивость и значение для систематики // Зоологический журнал. 1986. Т. 44. Вып. 7. С. 1064-1074.
- Церевитинов Б.Ф. Дифференцировка волоссяного покрова пушных зверей // Труды Всесоюзного научно-исследовательского института охотничьего хозяйства. М. 1951. Вып. 10. С. 6-17.
- Церевитинов Б.Ф. Топографические особенности волоссяного покрова пушных зверей // Труды Все-союзного научно-исследовательского института животного сырья и пушнины. М. 1958. Вып. 17. С. 256-307.
- Чернова О.Ф., Целикова Т.Н. Атлас волос млекопитающих . М.: Товарищество научных изданий КМК, 2004. 429 с.
- Bauer K. Kenntnis von *Microtus oeconomus* mehely Ehik // Zool. Jahrb., Abt. 1953. 3/ Bd 82. 1-2. S. 114-126.

Благодарности

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

TO STUDY THE STRUCTURE, HEAT-PROTECTIVE PROPERTIES AND MOULTING OF THE ROOT VOLE AND NORTHERN BIRCH MOUSE

IVANTER
Ernest Victorovich

DSc, Petrozavodsk state university, ivanter@petrsu.ru

Keywords:

root vole
north birch mouse
hair differentiation
nomenclature and parameters
core
cuticula
cortex layer
molt

Summary: Based on the analysis of 18 dry collection skins of the root vole (*Microtus Oeconomus*) and 26 of the northern birch mouse as well as the corresponding observations in nature and in the laboratory, adaptive features in the structure and functioning of the coat, the microstructure of the hair shaft, as well as seasonal molts of these species were revealed. It was found, in particular, that in comparison with other small mammals, the root vole is distinguished by the thickest, tallest and most luxuriant coat. The structure of the hair core is also specific for root voles. Even in the widest part of the shield region, it is represented by only two rows of cells arranged very loosely and interspersed with large pigment grains and numerous air cavities. At the base of the hair and in the neck area, the core is single-row, and at the very tip is not expressed at all. The northern birch mouse, which prefers forest patches and clearings covered with dense grass and, the only one of all small animals that falls into hibernation, acquired in the course of evolution a rarer and coarser, but longer and less aligned than, for example, shrews and voles, a coat characterized by a three-layer. A rarer surface layer is formed by relatively thick and long guide hairs, the middle one is built of zonally colored guard hair and the lower one is made of thin and wavy down ones. The hair shaft, without forming constrictions of the core, thickens from the base to a well-defined shield region, and then passes into a thin thread-like tip. The shape of the core is spindle-shaped, without bends, longitudinal turns and constrictions, and the cortex layer in it does not change in thickness almost throughout the entire length of the core and consists of lentil-shaped cells arranged in rows. Individuals in a molting state are found throughout the summer. In adults who have overwintered, it takes place in June-July, and in newly-arrived - in August-September.

Received on: 12 March 2023

Published on: 10 April 2023

References

- Bauer K. Kenntnis von *Microtus oeconomus* mehely Ehik, Zool. Jahrb., Abt. 1953. 3 / Bd 82. 1-2. S. 114-126.
- Cerevitinov B.F. Differentiation of the hairline of fur-bearing animals, Trudy Vsesoyuznogo nauchno-issledovatel'skogo instituta ohotnic'ego hozyaystva. M. 1951. Vyp. 10. P. 6-17.
- Cerevitinov B.F. Topographic features of the fur coat of fur-bearing animals, Trudy Vsesoyuznogo nauchno-issledovatel'skogo instituta zhivotnogo syr'ya i pushchniny. M. 1958. Vyp. 17. P. 256-307.
- Chernova O.F. Celikova T.N. Mammalian hair atlas. M.: Tovarishestvo nauchnyh izdaniy KMK, 2004. 429 p.
- Hmelevskaya N.V. The structure of the hair cuticle in rodents, its variability and significance for taxonomy, Zoologicheskiy zhurnal. 1986. T. 44. Vyp. 7. P. 1064-1074.
- Ivanter E.V. Ivanter T.V. Tumanov I.L. Adaptive features of small mammals. Ecological-morphological and physiological aspects. L.: Nauka, 1985. 318 p.
- Ivanter E.V. Korosov A.V. Fundamentals of biometrics. Introduction to statistical analysis of biological phenomena and processes. Petrozavodsk: Izd-vo PetrGU. 164 p.
- Ivanter E.V. Korosov A.V. Introduction to Quantitative Biology. Petrozavodsk: Izd-vo PetrGU, 2003. 298 p.
- Ivanter E.V. Levina R.V. Ivanter T.V. Adaptive features of the structure of the hair covering and molting in semiaquatic mammals (on the example of the common water shrew), Zoologicheskiy zhurnal. 1984. T. 63. Vyp. 2. P. 245-255.
- Ivanter E.V. Levina R.V. Morphological characteristics of the termal protective properties of the coat of insectivorous mammals, Meterialy III Vsesoyuznogo soveschaniya « Vid i ego produktivnost' v areale. Vil'nyus, 1980. P. 121-125.
- Ivanter E.V. Levina R.V. Structure and thermal insulation properties of the hairy coat of the common shrew

- (*Sorex caecutiens* Laxm.), Ekologiya nazemnyh pozvonochnyh Severo-Zapada SSSR. Petrozavodsk, 1981. P. 110-119.
- Ivanter E.V. Morphology, termal protective properties and molting of the hair shedding of the pigmy shrew, Vid i ego produktivnost' v areale. M.: Nauka, 1983. P. 15-26.
- Ivanter E.V. Essays on the population ecology of small mammals on the northern periphery of the range. M.: Tovarischestvo nauchnyh izdaniy KMK, 2018. 770 p.
- Ivanter E.V. Fundamentals of practical biometrics. Petrozavodsk: Izd-vo Kareliya, 1979. 103 p.
- Ivanter E.V. On the ecology of the northern birch mouse (*Sicista betulina* Pall.), Aquilo. Ser. Zool. 1972. T. 13. P. 103-108.
- Ivanter E.V. Population ecology of small mammals in the taiga Northwest of the USSR. L.: Nauka, 1975. 247 p.
- Ivanter E.V. Structure, termal protective properties and hair shedding of the common shrew (*Sorex araneus*), Zoologicheskiy zhurnal. 2021. T. 100. No. 4. P.865-880.
- Korosov A.V. Special methods of biometrics. Petrozavodsk: Izd-vo PetrGU, 2007. 264 p.
- Krnivosheev V.G. Varich A.A. Umanceva I.D. Krivosheeva V.P. Mechanisms of physical thermoregulation of the Siberian lemming and subarctic populations of the red-backed vole and root vole, Materialy po ekologii melkikh mlekopitayuschih Subarktiki. Novosibirsk, 1975. P. 119-144.
- Kryl'cov A. I. Materials on molting of mouse-like rodents. Message 1. Molting of mass species of voles in northern Kazakhstan, Zoologicheskiy zhurnal. 1958. T. 37. Vyp. 2. P. 271-286.
- Kryl'cov A. I. Topography of molting of rodents and the possibility of using it as a taxonomic feature, Trudy Instituta zaschity rasteniy Kazahskoy SSR. Alma-Ata. 1962.T. 7. P. 418-451.
- Kuznecov B.A. Commodity research of fur raw materials of the USSR. M.: Gosizdat. 464 s
- Kuznecov B.A. Fundamentals of commodity science of fur raw materials. M.: Zagotizdat, 1932. 508 p.
- Marvin M.Ya. The structure of the hair covering of the Ural rodents, Nauchnye trudy Sverdlovskogo gosudarstvennogo pedagogicheskogo instituta. Sbornik 235. 1974. P. 11-22.
- Marvin M.Ya. The structure of the hair covering of voles of the genus *Microtus* of the Middle Urals, Uchenye zapiski Ural'skogo gosudarstvennogo universiteta. Seriya biol. Sverdlovsk. 1966. Vyp. 3. P. 52-57.
- Nazarova I.V. Ecological and morphological sketch of gray voles of the Volga-Kama region// Izvestiya Kazanskogo filiala AN SSSR. Seriya biol. 1958. No. 6. P. 27-41
- Ognev S.I. Animals of the USSR and adjacent countries. M.: Izd-vo AN SSSR, 1950.706 p.
- Sokolov V.E. Skurat L.N. Stepanova L.V. A guide to the study of the skin of mammals. M.: Nauka. 279 p.
- Sokolov V.E. The skin of mammals. M.: Nauka, 1973. 487 p.

УДК УДК 579.64: 635.037: 634.13

БИОПРЕПАРАТЫ КАК СПОСОБ БИОЛОГИЗАЦИИ АГРОЦЕНОЗА ПИТОМНИКА ГРУШИ

КЛИМЕНКО
Ольга Евгеньевна

доктор биологических наук, Никитский ботанический сад,
olga.gnbs@mail.ru

ЯКУШЕВА
Нина Nikolaevna

кандидат сельскохозяйственных наук, Научно-исследовательский институт сельского хозяйства Крыма, *ninaklymenko@yandex.ru*

КЛИМЕНКО
Николай Иванович

кандидат сельскохозяйственных наук, Никитский ботанический сад,
klymenko.gnbs@mail.ru

ПОПОВ
Анатолий Иванович

Никитский ботанический сад, *sadovodstvo.koss@mail.ru*

СТЕПОВЕНКО
Виктор

Никитский ботанический сад, *sadovodstvo.koss@mail.ru*

Ключевые слова:
агроценоз питомника груши
биопрепараты
состояние растений и
продуктивность питомника
плодородие
биологическая активность
ризосфера

Аннотация: В агроценозе плодового питомника расходуется значительное количество элементов питания, требующее внесения больших доз минеральных удобрений, что приводит к загрязнению окружающей среды. Применение биопрепаратов (БП) может повысить продуктивность агроценоза, плодородие почвы и ее биологическую активность при снижении химической нагрузки. В статье приведены данные полевого опыта по изучению влияния БП Азотобактерин-Агро (АБ) и Микробиоком-Агр (МБК) на состояние и продуктивность агроценоза питомника груши, а также элементы плодородия и биологической активности почвы. БП наносили на корневую систему подвоев айвы: ВА 29 и КА 53 перед посадкой; прививка производилась сортами Таврическая и Мария. Повторность опыта трехкратная. Почва – чернозем южный карбонатный Крыма. В почве (глубина 0–40 см) определяли содержание гумуса, подвижных форм элементов питания и численность семи эколого-трофических групп микроорганизмов. Установлено, что БП мало влияли на приживаемость подвоев, увеличивали приживаемость и зимостойкость привоя на 6–11 %, показатели роста саженцев на 14–26 %. Применение АБ приводило к увеличению выхода саженцев груши на сорте Таврическая на 6–10 %, на сорте Мария на 10–21 % в зависимости от подвоя. Под действием БП содержание гумуса оставалось стабильным или увеличивалось на 0.03–0.20 %. На более интенсивном подвое КА 53 происходило обеднение почвы элементами питания, особенно на сорте Мария (более сильнорослом). В ризосфере растений, привитых на ВА 29, БП способствовали увеличению содержания элементов питания на 5–24 % в большей степени под действием АБ. В этом случае произошло увеличение численности бактерий основных эколого-трофических групп на

20–56 %, более существенно автохтонной микробиоты. Увеличение значений эколого-трофических индексов при применении АБ на сорте Мария свидетельствует об улучшении азотного питания, накоплении гумуса, а также стабилизации агроценоза.

© Петрозаводский государственный университет

Получена: 17 февраля 2023 года

Подписана к печати: 10 апреля 2023 года

Введение

В агроэкосистеме плодового питомника происходит значительное потребление элементов минерального питания из почвы растущими саженцами, что требует применения высоких доз минеральных удобрений (Сергеев, Исаев, 2012; Гурин, 2016). Использование минеральной системы удобрения на протяжении многих лет приводит к накоплению труднорастворимых фосфатов в почве и загрязнению подпочвы и грунтовых вод нитратами (Мишустин, 1956; Кузнецова, Тыщенко, 2015). Кроме того, из-за дорогоизны минеральных и нехватки органических удобрений в питомниках используют в основном только азотные удобрения (аммонийная селитра, мочевина и др.), что вызывает дисбаланс элементов питания как в почве, так и в плодовом растении. Поэтому особое значение приобретают разработки новых биологизированных способов повышения эффективности растениеводства, обогащения микробного разнообразия в агроэкосистеме плодового питомника за счет интродукции в микробоценоз активных штаммов полезных микроорганизмов. Они способны улучшать питание сельскохозяйственных растений, усиливать рост, защищать от патогенов и фитофагов, повышать устойчивость к стрессам и продуктивность (Шапошников и др., 2011; Крыжко, Смаглий, 2022; Hassani et al., 2018; Vyas, Kaur, 2019; Nazari, Smith, 2020). Способность почвенных микроорганизмов в ассоциации с культурными растениями поставлять им минеральные и физиологически активные вещества широко используется в биотехнологии при выделении активных штаммов микроорганизмов из почвы, их культивировании и создании на их основе биопрепаратов (БП) (Коломиец, 2011; Grzyb et al., 2012). Их успешно используют как биоудобрения в различных агроценозах при выращивании зерновых, бобовых, овощных, кормовых и других культур для поддержания высокой продуктивности агроценоза и формирования экологически устойчивых агроэкосистем (Тихонович, Проворов, 2009; Liu et al., 2016; Raheem et al., 2018).

Вместе с тем различные виды и сорта сельскохозяйственных растений, в т. ч. и пло-

довых, могут иметь различную способность к ассоциации с интродуцированными бактериями. Создание растительно-микробных ассоциаций в ризосфере саженцев косточковых культур изучено довольно подробно, в т. ч. и в наших исследованиях (Формы микробных..., 2007; Клименко и др., 2016; Klymenko et al., 2010). Установлено усиление роста, улучшение состояния и минерально-го питания саженцев абрикоса, алычи и черешни, а также увеличение численности полезных микроорганизмов в ризосфере при применении активных штаммов бактерий и БП. Однако в плодовом питомнике семечковых плодовых культур такие исследования немногочисленны (Рябцева и др., 2005; Клименко и др., 2020; Aslantas et al., 2007). В связи с этим биологизация агроценоза питомника семечковых плодовых культур при создании эффективных растительно-микробных взаимодействий для снижения доз минеральных удобрений и средств защиты растений является весьма актуальной.

Цель исследования заключалась в анализе влияния биопрепаратов Азотобактерин-Аgro и Микробиоком-Аgro на состояние и продуктивность фитоценоза груши в плодовом питомнике, а также на элементы плодородия и биологической активности почвы.

Материалы

Для достижения поставленной цели были проведены полевые мелкоделяочные опыты в плодовом питомнике отделения «Степное» Никитского ботанического сада (с. Новый Сад Симферопольского района Республики Крым) в 2019–2022 гг. в течение трех двухлетних циклов выращивания саженцев. Вариантами опыта были: 1 – контроль – без применения БП; 2 – Азотобактерин 07-Аgro (АБ) на основе штамма *Azotobacter vinelandii* 10702 – азотфиксатор, ростстимулятор; 3 – Микробиоком-Аgro (МБК) – бактериальный комплекс, включающий три препарата различного спектра действия: Азостим-Аgro (*Agrobacterium radiobacter* 204) – азотфиксатор; Фосфостим-Аgro (*Lelliottia nimipressuralis* CCM 32-3) – фосфатомобилизатор и Биопрофид-Аgro (*Paenibacillus polymyxa* П) – биопротектор (<https://ckp-rf.ru/catalog/usu/507484/>).

Варианты опыта располагались рендомизированно в пределах ряда питомника. Схема посадки растений 0.7 × 0.15 м. Площадь учетной делянки 2–3 м² по 20–30 штук подвоев на делянке. Повторность опыта трехкратная. Общее число опытных растений на варианте – 60–90. Площадь опыта составила 100 м². Перед посадкой (в ноябре) корневую систему однолетних стандартных подвоев, предварительно отобранных по размеру, помещали на 20 мин в болтушку, состоящую из почвы и рабочей супензии БП, которую готовили разведением исходной супензии БП (титр 1.01...1.08 × 10⁸ КОЕ/мл для МБК, 5 × 10⁸ КОЕ/мл для АБ) чистой водопроводной водой при соотношении 1:100 из расчета 80 мл рабочей супензии на одно растение. В контроле болтушку готовили на чистой водопроводной воде. Как следует из литературных источников и наших работ, длительность экспозиции была достаточной для успешного заселения ризосфера микроорганизмами (Клименко, 2019; Клименко и др., 2020; Иванченко, Зотиков, 2020). В качестве растительных объектов исследовали подвой яблони: ВА 29 и КА 53 и сорта груши селекции Никитского ботанического сада: Таврическая – осенний и Мария – позднезимний сорт. Сорта были привиты способом окулировки в приклад в августе на второй год после посадки подвоев. Черенки для окулировки заготавливали с 7–9-летних апробированных маточных растений груши.

Методы

Закладка и проведение опытов осуществлялись согласно методике полевых опытов (Доспехов, 1985). Учеты и наблюдения за растениями в опыте проводили по методике сортоизучения плодовых культур (Программа и методика..., 1999). Для определения состояния саженцев в питомнике (число прижившихся подвоев и глазков привоя, число живых глазков после перезимовки и выход саженцев) учитывали число растений на каждой делянке, рассчитывали процент растений от числа посаженных, т. к. число посаженных растений на делянке могло быть различным.

Питомник орошаемый, агротехника общепринятая для зоны степного садоводства, минеральные азотные удобрения вносили во втором поле питомника в дозе 50 кг д.в. на гектар.

Почва опытного участка – чернозем южный карбонатный, слабощелочная (рН 8.17–8.28), содержала 2.0–2.6 % гумуса, 5–11 мг/

кг азота нитратов, 5–10 мг/кг подвижного фосфора и 360–508 мг/кг обменного калия. Отбор образцов почвы для анализа проводили ежегодно в конце июля в слое 0–40 см в области ризосферы растений. В почве определяли величину pH водного потенциометрически (ГОСТ 26423-85), подвижные формы фосфора и калия модифицированным методом Мачигина (ГОСТ 26205-91), нитратный азот – потенциометрически (ГОСТ 26951-86), гумус – по Тюрину в модификации Симакова, Цыпленкова (ГОСТ 26213-91). Численность микроорганизмов семи эколого-трофических групп в ризосфере саженцев груши учитывали методом посева почвенной супензии на твердые питательные среды в трехкратной повторности: аммонифицирующих бактерий – на мясо-пептонном агаре, амилолитических – на крахмало-аммиачном, фосфатмобилизующих – на глюкозо-аспарагиновом, олигонитрофильных – на среде Эшби, олиготрофных – на почвенном агаре, микромицетов – на среде Чапека, целлюлолитических микроорганизмов – на среде Гетчинсона (Теппер и др., 2004). Коэффициент минерализации-иммобилизации азота (КМИ) рассчитывали как отношение численности амилолитических бактерий к числу аммонифицирующих микроорганизмов (Мишустин, 1956); индекс олиготрофности (ИО) – как отношение численности олигонитрофильных бактерий к количеству аммонификаторов в ризосфере; индекс педотрофности (ИП) – как отношение числа олиготрофных бактерий к численности аммонифицирующих (Титова, Козлов, 2012).

Полученные данные обработаны статистически с использованием программ пакета Microsoft Excel 2016 и программы ANOVA в Statistica 07. Достоверность различий средних независимых выборок оценивали по t-критерию, достоверным принят 5 % уровень значимости.

Результаты

Исследования приживаемости подвоев в первом поле питомника показали, что в среднем за три года опыта в контроле (К) она была более высокой у КА 53; подвой ВА 29 имел меньшую приживаемость (табл. 1). Применение БП создавало тенденцию к увеличению приживаемости обоих подвоев, более значительно ВА 29 при применении АБ на 5 % относительно контроля, что важно при его пониженной приживаемости в питомнике.

Таблица 1. Влияние БП на приживаемость подвоев, состояние и выход саженцев груши в питомнике, среднее за 3 года (2019–2022 гг.)

Сорт Под- вой	Вари- ант	При- жи- лось подвоя		Приняло окулировку (осенняя ре- визия)		Сохранность привоя (ве- сенняя реви- зия)		Высота см	Выход саженцев			
				% от числа по- саженных		% от числа поса- жен- ных			% от контроля	% от числа поса- жен- ных	тыс. шт./га	
			% от числа по- саженных	% от контроля	% от числа поса- жен- ных	% от контроля	% от контроля		всего	доп. число сажен- цев		
Таври- ческая на КА 53	К	97.0	97.0	100	88.1	100	63.1	100	88.1	100	83.9	
	АБ	98.5	98.5	102	97.2	110	71.9	114	97.2	110	92.4	
	МБК	97.0	97.0	100	91.2	104	71.8	114	89.8	102	85.5	
Таври- ческая на ВА 29	К	90.9	88.0	100	85.4	100	87.4	100	80.6	100	76.8	
	АБ	94.9	92.9	106	90.1	106	102.2	117	85.5	106	81.4	
	МБК	91.9	91.9	104	88.4	104	90.8	104	81.0	101	77.1	
Мария на КА 53	К	94.0	92.4	100	83.3	100	70.1	100	76.6	100	73.0	
	АБ	97.1	97.1	105	92.4	111	88.6	126	92.4	121	88.0	
	МБК	95.4	95.4	103	90.9	109	71.9	103	90.9	119	86.6	
Мария на ВА 29	К	86.9	85.0	100	83.4	100	96.9	100	82.6	100	78.7	
	АБ	91.9	91.9	108	90.9	109	119.2	123	90.9	110	86.6	
	МБК	88.9	88.9	105	85.2	102	99.5	103	83.0	101	79.0	
HCP ₀₅	F _φ < F ₀₅	5.7	—	5.8	—	8.9	—	8.0	—	—	—	

Примечание. К – контроль без применения БП; АБ – Азотобактерин-Аgro; МБК – Микробиоком-Аgro.

В среднем за 3 года опыта в контроле принял окулировку 92–97 % растений груши на подвое КА 53 и 85–88 % на подвое ВА 29 (см. табл. 1). Применение БП повысило число растений, принявших окулировку для обоих сортов и подвоев, в большей мере под действием АБ на подвое ВА 29 на 6–8 % от контроля, максимально и существенно относительно контроля на сорте Мария.

Неблагоприятные условия зимнего периода (иссушение, низкие температуры и весенние заморозки) повлияли на число сохранившихся после перезимовки растений (весенняя ревизия). В среднем за 3 года опыта сохранность глазков после перезимовки была более высокой у сорта Таврическая на обоих подвоях (на подвое КА 53 более высокая), чем у сорта Мария (не различалась по подвоям). Применение АБ способствовало повышению сохранности глазков сорта Таврическая на 6–10 % относительно контроля, сорта Мария – на 9–11 %, в большей мере на подвое КА 53 для обоих сортов, что свидетельствует о повышении их зимостойкости. Исследования роста саженцев во втором поле питомника показали, что БП положительно влияли на высоту саженца. Значительным и статистически зна-

чимым ($p \leq 0.05$) было действие АБ на сорте Таврическая, привитом на ВА 29 (117 % от контроля), и сорте Мария на обоих подвоях (123–126 %), с наибольшим приростом на подвое ВА 29 (см. табл. 1).

Повышение приживаемости, зимостойкости глазков и усиление роста саженцев при применении БП приводило к увеличению количества полученных саженцев груши в питомнике. Установлено, что наибольшее число саженцев в контроле было на сорте Таврическая, привитом на подвое КА 53, – 88.1 % от числа посаженных подвоев. На сорте Мария максимальный выход саженцев в контроле был получен на подвое ВА 29 – 82.6 % от числа посаженных растений. БП способствовали увеличению выхода саженцев груши, в большей степени и достоверно на варианте с АБ на всех изученных сорто-подвойных комбинациях, максимально на сорте Мария (подвой КА 53) на 21 % от контроля. На этом же сорто-подвойном сочетании при использовании МБК выход саженцев увеличивался на 19 %. В целом в пересчете на 1 га на варианте с АБ выявлено увеличение выхода саженцев груши на 5–15 тыс. шт., максимально на сорте Мария (подвой КА 53). На варианте с МБК на этом сочетании общий

выход саженцев увеличился на 13.6 тыс. шт. с 1 га (см. табл. 1).

Биологизация агроценоза плодового питомника груши способствовала изменению показателей плодородия почв. Под действием БП содержание гумуса под саженцами в основном оставалось стабильным или увеличивалось на 0.03–0.20 %; в варианте с КМП на саженцах сорта Мария, подвой КА 53 достоверно, на 0.46 % (рис. 1). Применение АБ (вариант 2) способствовало большему увеличению содержания нитратного азота по сравнению с МБК: на 1.3–4.0 мг/кг, максимально на сорте Мария, привитом на ВА 29. Содержание подвижных форм фосфо-

ра в почве существенно увеличивалось также на варианте 2 (АБ) – под саженцами сорта Таврическая на подвойе КА 53 на 3.5 мг/кг (37 %) и Мария на ВА 29 на 3.6 мг/кг (22 %) от соответствующего контроля. МБК (вариант 3) также способствовал увеличению содержания подвижных форм фосфора в почве на этих сочетаниях на 4.8 (51 %) и 1.2 (8 %) мг/кг по отношению к контролю. Содержание обменного калия в ризосфере саженцев было высоким в контроле и по вариантам опыта. Накоплению его способствовали оба препарата в большей степени на саженцах, привитых на ВА 29, на 24–71 мг/кг, или на 7–24 % от контроля.

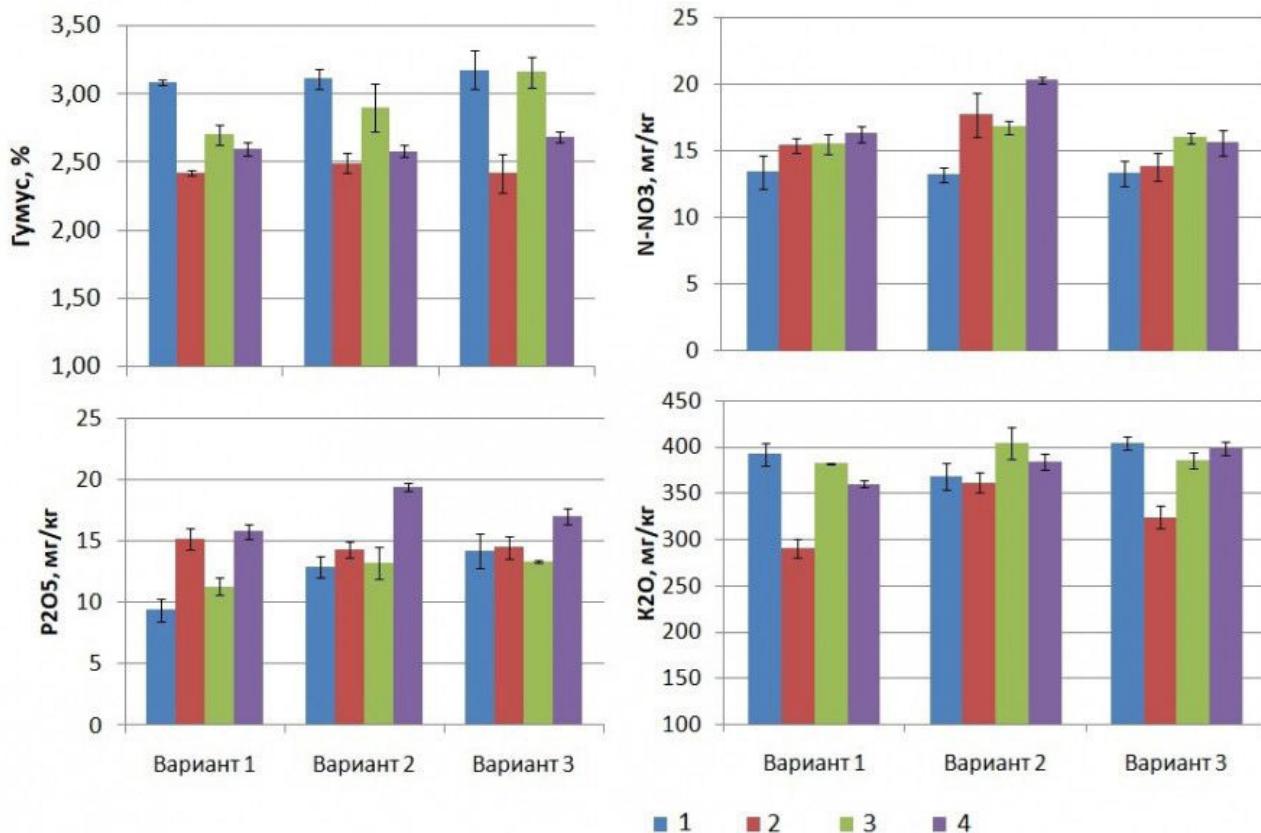


Рис. 1. Показатели плодородия почвы при инокуляции подвоя груши БП, слой 0–40 см, среднее за 3 года (2020–2022 гг.) в сочетаниях: 1 – сорт Таврическая на подвойе КА 53; 2 – сорт Таврическая на подвойе ВА 29; 3 – сорт Мария на подвойе КА 53; 4 – сорт Мария на подвойе ВА 29. Вариант 1 – контроль без БП, вариант 2 – АБ, вариант 3 – МБК (среднее и стандартное отклонение)

Fig. 1. Indicators of soil fertility in inoculation of pear rootstock with BP, layer 0–40 cm, average for 3 years (2020–2022): 1 – variety Tavricheskaya on rootstock KA 53; 2 – variety Tavricheskaya on rootstock VA 29; 3 – variety Maria on rootstock KA 53; 4 – variety Maria on rootstock VA 29. Variant 1 – control without BP, variant 2 – AB, variant 3 – MBC (mean and standard deviation)

Исследование биологической активности почвы в ризосфере саженцев груши показало, что численность всех изученных эколого-трофических групп микроорганизмов на всех вариантах опыта была выше

rizosfere саженцев сорта Таврическая по сравнению с сортом Мария, привитых на ВА 29, что, по-видимому, характеризует специфику генотипа (табл. 2).

Таблица 2. Изменение состава эколого-трофических групп микроорганизмов в ризосфере саженцев груши на подвое ВА 29 под действием БП, 2022 г., среднее в слое 0–40 см

Сорт	Вариант	Аммони-фи-цирующие	Амилоли-ти-ческие бакте-рии	Фосфат-мо-билизу-ющиебактерии	Олигонит-роильные бактерии	Олиготроф-ные бактерии	Микроми-цеты	Целлюло-зо-литиче-скиебактерии
				млн. КОЕ/г а.с.п.			тыс. КОЕ/г а.с.п.	
Таври-ческая	К	20.70±0.75	18.23±0.66	11.37±0.84	14.90±0.75	13.20±0.75	7.23±0.32	9.83±0.84
	АБ	27.80±0.64*	21.20±1.04*	14.63±1.01*	19.3±0.98*	17.40±1.10*	9.50±0.40*	11.23±0.9
	МБК	25.20±1.15*	17.50±0.58	12.40±0.29	16.20±0.81	15.20±0.58	7.70±0.40	10.23±0.9
Мария	К	19.03±0.43	15.30±0.52	9.17±0.61	11.97±0.49	9.77±0.26	4.80±0.17	8.00±0.46
	АБ	23.77±0.66*	19.10±0.75*	10.90±0.81	17.2±0.64*	15.20±0.52*	7.17±0.49*	9.60±0.40
	МБК	22.20±1.10	15.83±0.78	9.80±0.64	14.30±0.69	12.63±0.78*	5.00±0.23	8.97±0.32

Примечание. * – разница с контролем значима на 5 % уровне ($p \leq 0.05$); среднее из трех повторений ± стандартная ошибка ($X \pm Sx$).

Применение БП способствовало повышению численности микроорганизмов, участвующих в превращении органического вещества почвы, в ризосфере саженцев. Так, существенное увеличение всех изученных групп (кроме целлюлолитиков) произошло на варианте с АБ на сорте Таврическая на 3–7 млн КОЕ/г а.с.п., микромицетов – на 2.3 тыс. КОЕ/г а.с.п. по сравнению с контролем. Бактеризация корневой системы саженцев МБК способствовала существенному увеличению лишь числа аммонифицирующих бактерий на этом сорте на 4.7 млн КОЕ/г а.с.п. против контроля.

На сорте Мария на варианте с АБ наблюдалось существенное возрастание численности изученных нами эколого-трофических групп микроорганизмов кроме фосфатомобилизующих и целлюлолитических бактерий, в последнем случае создавалась тенденция к увеличению их численности по сравнению с контролем. В варианте с МБК наблюдалась тенденция к возрастанию числа бактерий основных эколого-трофических групп микроорганизмов относительно контроля – на 4–29 %. В варианте с использованием АБ выявлено существенное увеличение количества фосфатомобилизаторов в ризосфере саженцев сорта Таврическая – на 29 % против контроля.

Отмечено, что на варианте с АБ произошло существенное возрастание численности олигонитрофилов по сравнению с контролем: на 44 и 30 % в ризосфере груши сортов Мария и Таврическая соответственно (см.

табл. 2). Что касается микромицетов, то они участвуют в деструкции органического вещества, гумусообразовании, а также способствуют повышению доступности биогенных элементов для растений. Нами установлено, что существенное возрастание числа микромицетов в ризосфере обоих сортов груши произошло на варианте с АБ: у сорта Мария на 49 %, у сорта Таврическая – на 31 % от контроля. На варианте с МБК создавалась лишь тенденция к увеличению числа микромицетов на уровне 4–6 % от контроля. Применение БП не оказалось существенного влияния на численность целлюлолитических бактерий. Однако следует подчеркнуть, что использование АБ обеспечило увеличение количества целлюлолитиков в ризосфере груши сорта Таврическая и Мария на 14 и 20 % по сравнению с контролем соответственно.

Обсуждение

Проведенные нами исследования показали, что бактеризация корневой системы саженцев груши биоагентами БП способствовала улучшению зимостойкости заокулированных растений, усиливала рост и выход саженцев в питомнике, что подтверждает ранее полученные сведения для других плодовых саженцев (Klymenko et al., 2010; Grzyb et al., 2012). Показано, что как подвой, так и сорт влияли на степень таких изменений. Сорт Мария был более восприимчив к ассоциации с БП, чем Таврическая, а из подвоев на обоих сортах более продуктивными были саженцы, привитые на КА 53.

Наиболее существенно на изменение показателей продуктивности питомника груши оказало использование АБ по сравнению с МБК, что подтверждает данные, полученные нами для саженцев яблони (Клименко и др., 2020). Воздействие БП на показатели плодородия почвы также было в основном положительным, наиболее существенным и достоверным ($p \leq 0,05$) было увеличение содержания гумуса под действием МБК на сорте Мария (подвой КА 53), а также P_2O_5 в почве под этим же сортом, привитом на ВА 29, что обусловлено присутствием в комплексе штамма *Lelliottia nimipressuralis* CCM 32-3, продуцирующего гумусоподобные вещества, способствующего повышению содержания органического вещества в почве, а также преобразованию слаборастворимых фосфатов в подвижные соединения (Чайковская и др., 2018). Содержание нитратного азота в большей мере увеличивалось под действием АБ, существенно на обоих сортах, привитых на ВА 29, что связано с азотфиксирующими свойствами биоагента АБ, а также существенным увеличением численности олигонитрофильных бактерий на этом варианте. Бактерии олигонитрофильной группы способны ассимилировать малые количества азотистых соединений из почвенного раствора, а также фиксировать азот атмос-

феры. Это способствует усилению роста растений за счет улучшения азотного питания и накоплению некоторого количества нитратного азота в почве, особенно под действием АБ (Титова, Козлов, 2012).

Определение численности микроорганизмов основных эколого-трофических групп, участвующих в трансформации органического вещества почвы, позволяет рассчитать эколого-физиологические индексы и коэффициенты для оценки взаимоотношений отдельных групп микроорганизмов (рис. 2). Коэффициент минерализации и иммобилизации Мишустина (КМИ), свидетельствующий об активности амилолитической части микробиоты в трансформации углеводов почвы и связывании свободного азота, был близок к единице в контроле, что свидетельствует о равновесии в процессах минерализации и иммобилизации азота в черноземе и подтверждается данными В. И. Кулагиной с соавторами (2019). При применении БП КМИ в большинстве случаев снижался, более существенно и достоверно на варианте с МБК. Это свидетельствует о сбалансированности процессов минерализации, т. е. об отсутствии в настоящее время угрозы разложения гумусовых веществ чернозема (Гридачова и др., 2015).

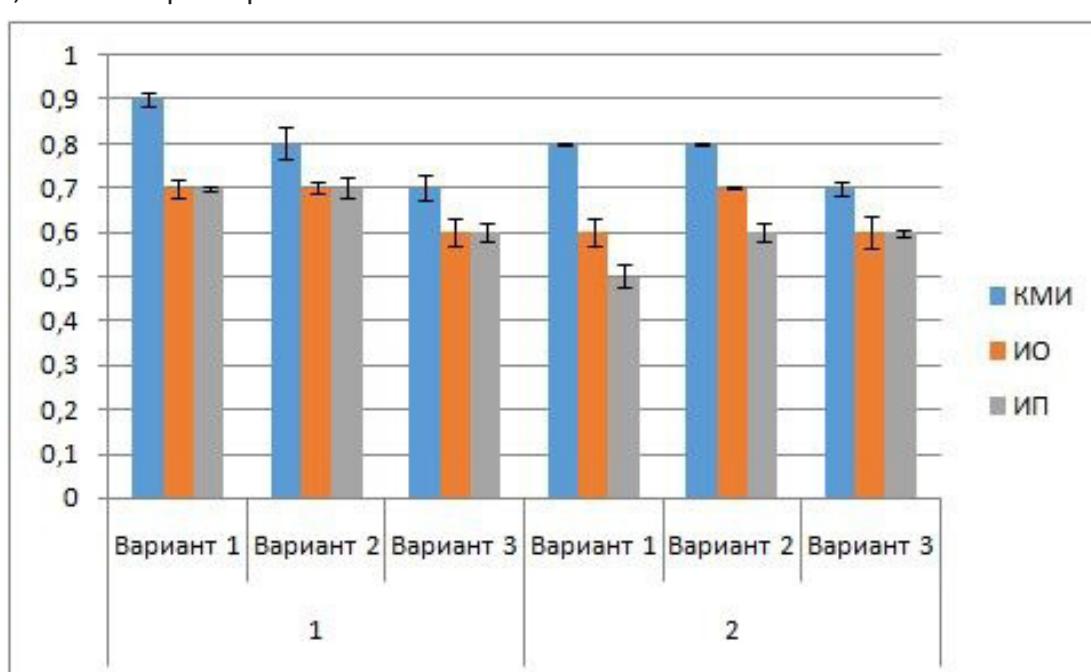


Рис. 2. Значения эколого-трофических индексов. КМИ – коэффициент минерализации по Мишустину, ИО – индекс олиготрофности, ИП – индекс педотрофности в ризосфере сортов: 1 – Таврическая, 2 – Мария на подвое ВА 29. Вариант 1 – контроль без БП, вариант 2 – АБ, вариант 3 – МБК (среднее и стандартное отклонение)

Fig. 2. Values of ecological and trophic indices. CMI - mineralization coefficient according to Mishustin, IO – oligotrophy index, IP – pedotrophy index. Variant 1 – control without BP, variant 2 – AB, variant 3 – MBC (mean and standard deviation)

Индекс олиготрофности показывает активность олиготрофной части микробоценоза почвы. В целом он был невысоким и мало изменялся под действием БП. Существенное увеличение этого индекса ($p \leq 0.05$) наблюдалось только при применении АБ (вариант 2) на сорте Мария (см. рис. 2). Увеличение индекса может свидетельствовать о замедлении процессов деструкции органического вещества почвы и переходе биоценоза в более устойчивое состояние (Титова, Козлов, 2012).

Индекс педотрофности показывает степень развития микроорганизмов, как относящихся к автохтонной части почвы, так и участвующих в образовании гумусовых соединений. В контроле под обоими сортами груши этот индекс был низким, что свидетельствует о высоком антропогенном влиянии в подавлении автохтонной микробиоты. Применение БП на сорте Таврическая либо не изменяло его значения (вариант 2), либо снижало (вариант 3). На сорте Мария применение БП вызывало достоверное увеличение этого индекса, что показывает стабилизацию агроценоза и образование гумусо-подобных органических веществ в почве.

Заключение

Установлено, что применение БП как биоудобрений в плодовом питомнике груши способствовало увеличению приживаемости окулянтов и их зимостойкости, максимально на сорте Мария под действием АБ на 9–11 % относительно контроля. Применение БП стимулировало рост саженцев груши, в большей мере АБ на сорте Мария, привитом на обоих подвоях на 23–26 %. Все это приводило к увеличению выхода саженцев груши в питомнике. Максимальная прибавка числа полученных саженцев на обоих сортах получена на подвое КА 53 при применении АБ: на сорте Мария – 15 (21 %), на сорте Таврическая – 8.5 тыс. шт./га (10 %) по сравнению с контролем. МБК способствовал получению дополнительно 14 тыс. саженцев (19 %) с 1 га на сорте Мария, привитом на КА 53.

Применение БП в агроценозе питомника груши приводило к изменению плодородия почвы. Под действием БП содержание гумуса под саженцами в основном оставалось стабильным или увеличивалось, максимально в варианте с КМП на саженцах сорта

Мария (подвой КА 53). Если саженцы были привиты на КА 53, где наблюдалось значительное увеличение выхода саженцев под действием БП, происходило обеднение почвы элементами питания, особенно на сорте Мария (более сильнорослом), особенно при применении МБК, что требует внесения дополнительного количества минеральных удобрений. На саженцах, привитых на подвое ВА 29, при применении БП содержание подвижных форм элементов питания в почве оставалось стабильным или увеличивалось на 5–24 %, в большей степени при применении АБ на сорте Мария.

Установлено, что применение БП в плодовом питомнике груши, привитой на подвое ВА 29, положительно повлияло на численность бактерий основных эколого-трофических групп, участвующих в трансформации органического вещества почвы, на 15–50 %, в большей степени и достоверно при применении АБ на сорте Таврическая. На сорте Мария абсолютные величины всех групп микроорганизмов были ниже, но увеличение их численности под действием АБ для большинства групп было более значительным (20–56 % от контроля). Расчет эколого-трофических индексов показал, что применение АБ на сорте Мария свидетельствует о сбалансированности процессов минерализации гумусовых веществ чернозема, улучшении азотного питания растений, а также способствует повышению устойчивости агроценоза к негативным факторам окружающей среды (Титова, Козлов, 2012). На сорте Таврическая при применении БП эти индексы либо оставались неизменными, либо снижались, что отражает усиление деструкции органического вещества, снижение устойчивости агроценоза и необходимость пополнения запаса органического вещества почвы за счет органических удобрений. Таким образом, бактеризация оказалась более эффективной на сорте Мария при применении АБ. Если груша была привита на подвое КА 53, этот препарат обеспечивал наибольший выход саженцев при стабильном состоянии агроценоза; прививка на ВА 29 обеспечивала достоверное повышение продуктивности питомника на уровне 10 % от контроля при увеличении содержания элементов питания в почве.

Библиография

- Гридасова О. В., Верховцева Н. В., Проценко А. А., Проценко Е. П., Савченко Л. А., Неведров Н. П. Особенности микробных сукцессий в вегетационной и многолетней динамике в черноземах заповедной луговой степи и черного пара // Проблемы агрохимии и экологии. 2015. № 4. С. 37–44.
- Гурин А. Г. Физиологические аспекты применения минеральных удобрений в плодово-декоративном питомнике // RJOAS. 2016. № 3 (51). С. 92–98. DOI: 10.18551/rjoas.2016-03.10
- Доспехов Б. А. Методика полевого опыта (с основами статистической обработки результатов исследований) . 4-е изд., перераб. и доп. М.: Колос, 1985. 416 с.
- Иванченко В. И., Зотиков А. Ю. Комплексное влияние новых микробных препаратов на развитие привитых черенков винограда во время открытой стратификации // Виноградарство и виноделие. 2020. Т. 49. С. 157–160.
- Клименко Н. И., Клименко О. Е., Попов А. И. Экологизация выращивания саженцев яблони // Бюллетень Государственного Никитского ботанического сада. 2020. Вып. 134. С. 72–80. DOI: 10.36305/0513-1634-2020-134-72-80
- Клименко Н. Н. Оценка влияния микробных препаратов на укореняемость черенков винограда подвойного сорта Шасла х Берландieri 41 Б // Проблемы развития АПК региона. 2019. № 3 (39). С. 74–79.
- Клименко О. Е., Клименко Н. И., Каменева И. А., Клименко Н. Н. Изменения в микробном ценозе ризосфера саженцев персика под влиянием комплекса микробных препаратов // Труды КубГАУ. 2016. Вып. 3 (60). С. 113–117.
- Коломиец Э. И. Инновационные биотехнологии в экономике Республики Беларусь // Микробные биотехнологии. Фундаментальные и прикладные аспекты: Сб. науч. тр. 2011. Т. 3. С. 7–19.
- Крыжко А. В., Смаглий Н. Н. Влияние штаммов *Bacillus thuringiensis* на ростовые и метаболические процессы в проростках *Pisum sativum* L. // Известия вузов. Прикладная химия и биотехнология. 2022. Т. 12, № 4. С. 557–565. DOI: 10.21285/2227-2925-2022-12-4-557-565.
- Кузнецова А. П., Тыщенко Е. Л. Тенденции развития отечественного питомниководства на современном этапе // Труды КубГАУ. 2015. Вып. 4 (55). С. 124–128.
- Кулагина В. И., Сунгатуллина Л. М., Тагиров Р. М., Рязанов С. С., Хисамова А. М. Выбор микробиологических показателей для выполнения интегральной эколого-биологической оценки почв при переувлажнении // Принципы экологии. 2019. № 4. С. 45–56.
- Мишустин Е. Н. Микроорганизмы и плодородие почвы . М.: Изд-во АН СССР, 1956. 342 с.
- Программа и методика сортоизучения плодовых, ягодных и орехоплодных культур / Под ред. Е. Н. Седова, Т. П. Огольцовой. Орел, 1999. 608 с.
- Рябцева Т. В., Липская С. Л., Камзолова О. И. Влияние биологических и минеральных удобрений на биохимический состав плодов, листьев и агрохимические показатели почвы в саду яблони // Плодоводство. Самохваловичи, 2005. Т. 17, ч. 1. С. 166–171.
- Сергеев Д. В., Исаев Р. Д. Влияние минеральных удобрений на биометрические показатели подвоев и однолетних саженцев груши в питомнике // Вестник МичГАУ. 2012. № 3. С. 102–105.
- Теппер Е. З., Шильникова В. К., Переверзева Г. И. Практикум по микробиологии / Под ред. В. К. Шильниковой. 5-е изд., перераб. и доп. М.: Дрофа, 2004. 256 с.
- Титова, В. И., Козлов А. В. Методы оценки функционирования микробоценоза почвы, участвующего в трансформации органического вещества: Научно-методическое пособие . Нижний Новгород, 2012. 64 с.
- Тихонович И. А., Проворов Н. А. Симбиозы растений и микроорганизмов: молекулярная генетика агросистем будущего . СПб.: Изд-во Санкт-Петербургского ун-та, 2009. 209 с.
- Формы микробных препаратов для сельского хозяйства / Т. Н. Мельничук, И. А. Каменева, Л. Ю. Гритчина . Симферополь: КГФУКЦ, 2007. 8 с.
- Чайковская Л. А., Ключенко В. В., Баранская М. И., Овсиенко О. Л. Фосфатмобилизующие бактерии в агроценозах Крыма . Симферополь: ИТ «Ариал», 2018. 156 с.
- Шапошников А. И., Белимов А. А., Кравченко Л. В., Виванко Д. М. Взаимодействие ризосферных бактерий с растениями: механизмы образования и факторы эффективности ассоциативных симбиозов (обзор) // Сельскохозяйственная биология. 2011. № 3. С. 16–22.
- Aslantas R., Cakmakci R., Sahin F. Effect of plant growth promoting rhizobacteria on young apple tree growth fruit yield under orchard condition // Scientia Horticulture. 2007. Vol. 11, № 4. P. 371–377.
- Grzyb Z. S., Piotrowski W., Bielicki P., Sas Paszt L., Malusà E. Effect of different fertilizers and amendments on the growth of apple and sour cherry rootstocks in an organic nursery // Journal of Fruit and Ornamental Plant Research. 2012. Vol. 20, № 1. P. 43–53.
- Hassani M. A., Durán P., Hacquard S. Microbial interactions within the plant holobiont // Microbiome. 2018. № 6. P. 58. DOI: 10.1186/s40168-018-0445-0.
- Klymenko O., Klymenko M., Kartyzhova L., Alechenkova Z. Cultivation of sweet cherry (*Cerasusavium* (L.)

- Moench) seedlings with using of phosphate-mobilizing microorganisms // Agronomy Research (Special Issue III). 2010. № 8. Р. 633–636.
- Liu M., Liu X., Cheng B.-S., Ma X.-L., Lyu X.-T., Zhao X.-F., Ju Y.-L., Min Z., Fang Y.-L. Selection and evaluation of phosphate-solubilizing bacteria from grapevine rhizospheres for use as biofertilizers // Spanish Journal of Agricultural Research. 2016. № 14 (4). e1106. DOI: 10.5424/sjar/2016144-9714.
- Nazari M., Smith D. L. A PGPR-produced bacteriocin for sustainable agriculture: a review of thuricin 17 characteristics and applications // Frontiers in Plant Science. 2020. Vol. 11. P. 916. DOI: 10.3389/fpls.2020.00916.
- Raheem A., Shaposhnikov A., Belimov A. A., Dodd I. C., Ali B. Auxin production by rhizobacteria was associated with improved yield of wheat (*Triticum aestivum* L.) under drought stress // Archives of Agronomy and Soil Science. 2018. Vol. 64. P. 574–587. DOI: 10.1080/03650340.2017.1362105.
- Vyas P., Kaur R. Culturable stress-tolerant plant growth-promoting bacterial endophytes associated with *Adhatoda vasica* // Journal of Soil Science and Plant Nutrition. 2019. Vol. 19. P. 290–298. DOI: 10.1007/s42729-019-00028-9.

Благодарности

Работа выполнена в рамках госзадания Никитского ботанического сада FNNS-2022-0005 «Принципы и технологии создания экологически ориентированных, ресурсо- и почвосберегающих высокопродуктивных агроэкосистем (плодовых насаждений) для почвенно-климатических условий Крыма и юга России».

BIOPREPARATIONS AS A METHOD TO BIOLOGIZE THE AGROCOENOSIS OF THE PEAR NURSERY

KLIMENKO
Olga Evgenevna

D.Dc., The State Nikita Botanical Garden, olga.gnbs@mail.ru

YAKUSHEVA
Nina Nikolaevna

Ph D, Research Institute of Agriculture of Crimea, ninaklymenko@yandex.ru

KLIMENKO
Nikolay Ivanovich

Ph D, The State Nikita Botanical Garden, klymenko.gnbs@mail.ru

POPOV
Anatoliy Ivanovich

The State Nikita Botanical Garden, sadovodstvo.koss@mail.ru

STEPOVENKO
Viktor

The State Nikita Botanical Garden, stepovenko14@mail.ru

Keywords:
pear nursery
agrocoenosis
biopreparations
plant condition and
nursery productivity
fertility
rhizosphere biological
activity

Summary: In the agrocoenosis of a fruit nursery, a significant amount of nutrients is consumed. It requires the introduction of large doses of mineral fertilizers, which leads to environmental pollution. The use of biopreparations (BP) can increase the productivity of agrocoenosis, soil fertility and its biological activity while reducing the chemical load. The aim was to study the influence of BP on the state and productivity of the agrocoenosis, as well as elements of fertility and biological activity of the soil. The article presents data from field experiments on the use of biopreparations Azotobacterin-Agro (AB) and Microbiocom-Agro (MBC) in the pear nursery. BP was applied to the root system of quince rootstocks of VA 29 and KA 53 before planting; inoculation was carried out by the varieties of Tavricheskaya and Maria. The repetition of the experiment was threefold. The soil was the southern carbonate chernozem of the Crimea. In the soil (depth 0–40 cm), the content of humus, mobile forms of nutrients and the number of seven ecological and trophic groups of microorganisms were determined. It was found that BP had little effect on the survival rate of rootstocks, but they increased the survival rate and winter hardiness of the graft by 6–11 % and the growth rates of seedlings by 14–26%. The use of AB led to an increase in the yield of pear seedlings on the Tavricheskaya variety by 6–10 %, on the Maria variety by 10–21 %, depending on the rootstock. Under the influence of BP, the humus content remained stable or increased by 0.03–0.20 %. On a more intensive rootstock of KA 53, there was a depletion of the soil with nutrients, especially on the Maria variety (growing stronger). In the rhizosphere of plants grafted on VA 29, BP contributed to an increase in the content of nutrients by 5–24 % to a greater extent under the action of AB. In this case, there was an increase in the number of bacteria of the main ecological and trophic groups by 20–56 %, more significantly of autochthonous microbiota. An increase in the values of ecological and trophic indices when using AB on the Maria variety indicates an improvement in nitrogen nutrition, accumulation of humus, as well as stabilization of agrocoenosis.

Received on: 17 February 2023

Published on: 10 April 2023

References

- Aslantas R., Cakmakci R., Sahin F. Effect of plant growth promoting rhizobacteria on young apple tree growth fruit yield under orchard condition, *Scientia Horticulture*. 2007. Vol. 11, No. 4. P. 371–377.
Chaykovskaya L. A. Klyuchenko V. V. Baranskaya M. I. Ovsienko O. L. Phosphate-mobilizing bacteria in agrocoenoses of Crimea. Simferopol': IT «Arial», 2018. 156 p.
Dospelov B. A. Methodology of field experiment (with the basics of statistical processing of research

- results). 4-e izd., pererab. i dop. M.: Kolos, 1985. 416 p.
- Gridasova O. V. Verhovceva N. V. Procenko A. A. Procenko E. P. Savchenko L. A. Nevedrov N. P. Features of microbial successions in the seasonal and long-term dynamics in chernozems of the reserved meadow steppe and black fallow, Problemy agrohimii i ekologii. 2015. No. 4. P. 37–44.
- Grzyb Z. S., Piotrowski W., Bielicki P., Sas Paszt L., Malusà E. Effect of different fertilizers and amendments on the growth of apple and sour cherry rootstocks in an organic nursery, Journal of Fruit and Ornamental Plant Research. 2012. Vol. 20, No. 1. P. 43–53.
- Gurin A. G. Physiological aspects of mineral fertilizers' application in fruit and decorative nursery-garden, RJOAS. 2016. No. 3 (51). P. 92–98. DOI: 10.18551/rjoas.2016-03.10
- Hassani M. A., Durán P., Hacquard S. Microbial interactions within the plant holobiont, Microbiome. 2018. No. 6. P. 58. DOI: 10.1186/s40168-018-0445-0.
- Ivanchenko V. I. Zotikov A. Yu. The complex effect of new microbial preparations on the development of grafted grape cuttings during open stratification, Vinogradarstvo i vinodelie. 2020. T. 49. P. 157–160.
- Klimenko N. I. Klimenko O. E. Popov A. I. Ecologization of apple seedlings cultivation, Byulleten' Gosudarstvennogo Nikitskogo botanicheskogo sada. 2020. Vyp. 134. P. 72–80. DOI: 10.36305/0513-1634-2020-134-72–80
- Klimenko N. N. Evaluation of the effect of microbial preparations on the rootability of cuttings of grapes of the rootstock variety Shasla x Berlandieri 41 B, Problemy razvitiya APK regiona. 2019. No. 3 (39). P. 74–79.
- Klimenko O. E. Klimenko N. I. Kameneva I. A. Klimenko N. N. Changes in microbiocenosis of peach seedlings rhizosphere under the influence of complex of microbial preparations, Trudy KubGAU. 2016. Vyp. 3 (60). P. 113–117.
- Klymenko O., Klymenko M., Kartyzhova L., Alechenkova Z. Cultivation of sweet cherry (*Cerasusavium* (L.) Moench) seedlings with using of phosphate-mobilizing microorganisms, Agronomy Research (Special Issue III). 2010. No. 8. P. 633–636.
- Kolomiec E. I. Innovative biotechnologies in the economy of the Republic of Belarus, Mikrobyne biotekhnologii. Fundamental'nye i prikladnye aspekty: Sb. nauch. tr. 2011. T. 3. P. 7–19.
- Kozlov A. V. Methods for assessing the functioning of soil microbiocenosis involved in the transformation of organic matter: Scientific and methodological manual. Nizhniy Novgorod, 2012. 64 p.
- Kryzhko A. V. Smagly N. N. Effect of *Bacillus thuringiensis* strains on growth and metabolic processes in *Pisum sativum* L. sprouts, Izvestiya vuzov. Prikladnaya himiya i biotekhnologiya. 2022. T. 12, No. 4. P. 557–565. DOI: 10.21285/2227-2925-2022-12-4-557-565.
- Kulagina V. I. Sungatullina L. M. Tagirov R. M. Ryazanov S. S. Hisamova A. M. Selection of microbiological indicators to perform an integrated ecological-and-biological assessment of waterlogged soils, Principy ekologii. 2019. No. 4. P. 45–56.
- Kuznecova A. P. Tyschenko E. L. Trends in the development of modern nursery breeding at the present stage, Trudy KubGAU. 2015. Vyp. 4 (55). P. 124–128.
- Liu M., Liu X., Cheng B. S., Ma X. L., Lyu X. T., Zhao X. F., Ju Y. L., Min Z., Fang Y. L. Selection and evaluation of phosphate-solubilizing bacteria from grapevine rhizospheres for use as biofertilizers, Spanish Journal of Agricultural Research. 2016. No. 14 (4). e1106. DOI: 10.5424/sjar/2016144-9714.
- Mishustin E. N. Microorganisms and soil fertility. M.: Izd-vo AN SSSR, 1956. 342 p.
- Nazari M., Smith D. L. A PGPR-produced bacteriocin for sustainable agriculture: a review of thuricin 17 characteristics and applications, Frontiers in Plant Science. 2020. Vol. 11. P. 916. DOI: 10.3389/fpls.2020.00916.
- Program and methodology of variety study of fruit, berry and nut crops, Pod red. E. N. Sedova, T. P. Ogol'covoy. Orel, 1999. 608 p.
- Raheem A., Shaposhnikov A., Belimov A. A., Dodd I. C., Ali B. Auxin production by rhizobacteria was associated with improved yield of wheat (*Triticum aestivum* L.) under drought stress, Archives of Agronomy and Soil Science. 2018. Vol. 64. P. 574–587. DOI: 10.1080/03650340.2017.1362105.
- Ryabceva T. V. Lipskaya S. L. Kamzolova O. I. The influence of biological and mineral fertilizers on the biochemical composition of fruits, leaves and agrochemical soil parameters in the apple orchard, Plodovodstvo. Samohvalovich, 2005. T. 17, ch. 1. P. 166–171.
- Sergeev D. V. Isaev R. D. The effect of mineral fertilizers on biometric indexes of pear rootstocks and one-year-old transplants in nursery, Vestnik MichGAU. 2012. No. 3. P. 102–105.
- Shaposhnikov A. I. Belimov A. A. Kravchenko L. V. Vivanko D. M. Interaction of rhizosphere bacteria with plants: mechanisms of formation and factors of efficiency in associative symbiosis (review), Sel'skohozyaystvennaya biologiya. 2011. No. 3. P. 16–22.
- Tepper E. Z. Shil'nikova V. K. Pereverzeva G. I. Practicum on microbiology, Pod red. V. K. Shil'nikovoy. 5-e izd., pererab. i dop. M.: Drofa, 2004. 256 p.
- Tihonovich I. A. Provorov N. A. Symbioses of plants and microorganisms: molecular genetics of agricultural

systems of the future. SPb.: Izd-vo Sankt-Peterburgskogo un-ta, 2009. 209 p.
Vyas P., Kaur R. Culturable stress-tolerant plant growth-promoting bacterial endophytes associated with *Adhatoda vasica*, Journal of Soil Science and Plant Nutrition. 2019. Vol. 19. P. 290–298. DOI: 10.1007/s42729-019-00028-9.



УДК УДК 575.033 : 597.8

ИОНЫ ХРОМА (VI) ИНДУЦИРУЮТ МИКРОЯДРА И ЯДЕРНЫЕ АНОМАЛИИ В ЭРИТРОЦИТАХ АМФИБИЙ

КРЮКОВ

Владимир Иванович

доктор биологических наук, Орловский государственный аграрный университет, esogenet@mail.ru

ЖУЧКОВ

Сергей Александрович

кандидат медицинских наук, Орловский государственный аграрный университет, iniic@orelsau.ru

ЛАЗАРЕВА

Татьяна Николаевна

кандидат технических наук, Орловский государственный аграрный университет, iniic@orelsau.ru

Ключевые слова:

земноводные
жабы
хром (VI)
мутагенность
микроядра
ядерные аномалии

Аннотация: Хром является одним из тяжелых металлов, интенсивно загрязняющих окружающую среду в результате хозяйственной деятельности человека. Токсичность, канцерогенность и мутагенность хрома (VI) хорошо изучены в тестах на рыбах и млекопитающих, в меньшей степени – на птицах. Значительно слабее изучена генетическая опасность хрома (VI) для пресмыкающихся и амфибий. Амфибии являются важным компонентом биоценозов. Поэтому риск воздействия хрома как антропогенного загрязнителя должен быть оценен для представителей этого класса позвоночных животных. Целью работы был анализ частоты образования микроядер и ядерных аномалий в эритроцитах личинок *Bufo viridis* после воздействия ионов хрома (VI) в концентрациях 0.025, 0.050, 0.125, 0.250, 0.375 и 0.500 мг/л в течение 6, 12, 18 и 24 часов. Условия эксперимента моделировали ситуацию разового сброса в водоемы промышленных сточных вод до конечных концентраций, равных 0.5, 1.0, 2.5, 5.0, 7.5 и 10 ПДК ионов хрома (VI). В результате эксперимента установлено, что ионы хрома в концентрации 0.025 и 0.050 мг/л не вызывали статистически достоверного увеличения суммарных частот микроядер и ядерных аномалий во всех четырех вариантах продолжительности воздействия. При концентрациях 0.125 мг/л и выше увеличение суммарных частот анализируемых аномалий было статистически достоверным. Следовательно, даже небольшие превышения ПДК (VI) хрома в водоемах могут увеличивать нестабильность геномов земноводных.

© Петрозаводский государственный университет

Рецензент: В. А. Илюха

Получена: 02 февраля 2023 года

Подписана к печати: 10 апреля 2023 года

Введение

Тяжелые металлы стали в настоящее время наиболее мощным загрязнителем окружающей среды, отодвинув на второй план риски загрязнения среды пестицидами. Интенсивное загрязнение экосистем тяжелыми металлами обусловлено активной добычей

и переработкой различных металлических руд, а также широким использованием солей и окислов тяжелых металлов в различных отраслях промышленности и сельскохозяйственного производства. Неизбежно образующиеся производственные отходы промышленных предприятий попадают в окру-

жающую среду. По этой причине во многих регионах России и других стран сформировались геохимические аномалии, оказывающие сильное негативное воздействие на здоровье человека и состояние экосистем (Блоков, 2018; Черногаева и др., 2019).

Одним из широко распространенных загрязнителей окружающей среды является хром. Как химическое вещество хром стабилен, но в элементарном состоянии в природе обычно не встречается. Он имеет несколько степеней окисления в диапазоне от -2 до +6. Из них трехвалентный Cr (III) и шестивалентный Cr (VI) являются наиболее распространенными стабильными формами. Основными источниками антропогенного поступления хрома в окружающую среду являются добыча и переработка рудного сырья, metallургия, гальваническое, лакокрасочное, кожевенное и текстильное производство, химическая индустрия. Производственная деятельность человека на протяжении последнего столетия привела к широкомасштабной и интенсивной эмиссии соединений хрома в окружающую среду. Это, в свою очередь, существенно повысило доступность хрома для живых организмов.

Хром в малых количествах необходим организмам. Он взаимодействует с инсулином в процессах углеводного обмена и с трипсином при его расщеплении белков до аминокислот, участвует в синтезе и функционировании нуклеиновых кислот, а также в метаболизме липидов и гормонов. Именно поэтому органические и неорганические соединения хрома, добавляемые в небольших (0.3 мг/кг) дозах в корма рыб, интенсифицируют их рост (Asad et al., 2019). Вместе с тем избыточное количество хрома в организме нарушает процессы биологического окисления, угнетает активность ферментов, иммунную реактивность и увеличивает частоту мутаций. Шестивалентный хром легко проникает в клетку через клеточную мембранны. Проникший в клетки Cr (VI) претерпевает метаболическое восстановление до трехвалентного хрома. В ходе этого процесса образуются активные формы кислорода (АФК), которые инициируют каскад негативных клеточных процессов (Sharma et al., 2022). Проникновение Cr (VI) в наземные организмы происходит в основном при вдыхании и, в меньшей степени, при приеме внутрь с пищей и питьем, а также при всасывании через кожу. Люди и дикие животные могут подвергаться воздействию хрома всеми тремя путями, а в организмы гидробион-

тов он поступает с пищей и через кожные покровы. По этой причине загрязнение водных экосистем хромом может сильно влиять на рыб, а также обитающих в воде амфибий.

Благодаря высокой чувствительности к химическим мутагенам ряд видов амфибий используют в качестве лабораторных тест-организмов и ранних биоиндикаторов загрязнения водоемов. Поскольку анализ частот микроядер и ядерных аномалий в эритроцитах амфибий широко используется для контроля антропогенного загрязнения экосистем (Udroiu et al., 2015; Рябчикова и др., 2019; Michalová et al., 2020), то желательно понимать закономерности индукции мутаций наиболее часто встречающимися загрязнителями среды, в т. ч. и хромом.

Целью данной работы являлось изучение мутагенного действия ионов хрома (VI) на соматические клетки личинок амфибий. Выполненный эксперимент моделировал ситуацию залпового сброса в поверхностный водоем сточных промышленных вод в объемах, обуславливающих конечную концентрацию хрома (VI) в воде от 0.5 до 10 ПДК.

Материалы

Объектом исследования служили эритроциты личинок *Bufo viridis* на 46-й и 47-й стадиях развития (Дабаян, Слепцова, 1975), выловленных из водоема, не загрязняемого промышленными и сельскохозяйственными стоками. Для адаптации к лабораторным условиям отловленных личинок в течение 3 суток содержали в аквариумах с чистой водой. Во время адаптации и в ходе эксперимента личинок кормили коммерческим кормом для растительноядных рыб. По окончании адаптационного периода личинок разделили на 25 групп по 7 экземпляров. Одна группа служила контролем. Остальные 24 группы подвергали воздействию ионов хрома. Источником хрома (VI) в эксперименте служил бихромат калия ($K_2Cr_2O_7$) квалификации «х. ч.».

Методы

Предельно допустимая концентрация (ПДК) хрома (VI) в воде рыбохозяйственных водоемов составляет 0.02 мг/л. Для поверхностных водоемов и питьевой воды она несколько выше – 0.05 мг/л. Расчет концентраций соли выполняли по действующему веществу – Cr (VI). Личинок помещали на 6, 12, 18 и 24 ч в аквариумы с водой, содержащей ионы хрома в концентрациях 0.025, 0.050, 0.125, 0.250, 0.375, 0.500 мг/л. Эти концен-

трации соответствовали 0.5, 1.0, 2.5, 5.0, 7.5 и 10 ПДК ионов хрома в воде поверхностных водоемов.

После окончания периода воздействия ионов металла на личинок их пересаживали в чистую воду на 24 часа для реализации мутаций. Мазки крови приготавливали от 5 личинок, случайно выбранных из каждой экспериментальной группы. Для каждой особи в разных участках мазков анализировали по 2000 нормальных эритроцитов, фиксируя при этом (дополнительно к числу нормальных клеток) число эритроцитов с

изолированными микроядрами и ядерными аномалиями. Таким образом, мутагенный эффект в каждом варианте опыта оценивали после анализа более 10 тысяч эритроцитов. Для оценки мутагенного эффекта хрома использовали микроядерный тест, учитывая микроядра и изолированные фрагменты хроматина (рис. 1), описанные в работе (Жулев, Дубинин, 1994). Анализ выполняли с использованием микроскопа Laboval 4 (Carl Zeiss, Jena) при увеличении $10 \times 100 \times 1.5$ (окуляр \times объектив \times увеличение бинокулярной насадки).

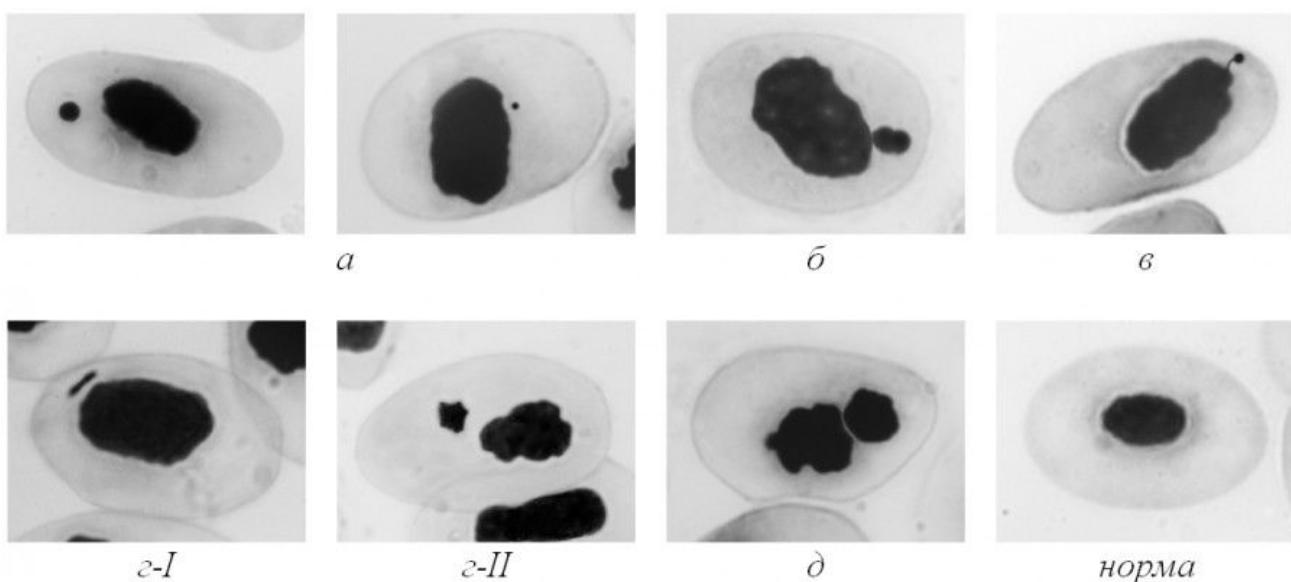


Рис. 1. Микроядра и фрагменты хроматина, учитываемые в эритроцитах головастиков *B. viridis*: *a* – два эритроцита с изолированными микроядрами разной величины; *б* – микроядро, примыкающее к ядру; *в* – микроядро, прикрепленное к ядру хроматиновой нитью; *г* – неоформленный ядерный материал в виде палочек (*I*) и клубков (*II*); *д* – округлое образование ядерного материала довольно больших размеров

Fig. 1. Micronuclei and chromatin fragments counted in erythrocytes of *B. viridis* tadpoles: *a* – two erythrocytes with isolated micronuclei of different sizes; *b* – micronucleus adjacent to the nucleus; *v* – micronucleus attached to the nucleus by a chromatin filament; *g* – unformed nuclear material in the form of rods (*I*) and tangles (*II*); *д* – rounded formation of nuclear material, quite large

Частоты аномалий в каждом из вариантов опыта сравнивали после их ϕ -преобразования, используя *u*-критерий Фишера (Урбах, 1975, с. 156–169). Дисперсионный анализ и интерполяцию закономерностей изменения частот аномалий при изменении силы и длительности воздействия факторов выполняли, используя пакет программ StaDia 4.0.

Результаты

Частоты обнаруженных в эритроцитах аномалий различных типов в каждом из вариантов опыта приведены в табл. 1. Динамика частот изолированных и примыкающих микроядер (типы *a* и *б*) не обнаружила четко

выраженной зависимости от концентрации. Однако общая тенденция роста частоты с увеличением концентрации хрома для каждого из этих типов микроядер просматривается достаточно явно. Явных закономерностей в изменении частот микроядер (типы *в–д*) также не было обнаружено. Сравнение частот этих аномалий показывает, что с увеличением длительности воздействия Cr (VI) происходит заметное увеличение доли клеток с микроядрами типа *г-II* и крупными фрагментами ядерного материала (тип *д*). Рост частот этих типов нарушений идет в основном за счет сокращения доли прикрепленных микроядер.

Таблица 1. Частоты (%) микроядер и ядерных аномалий различных типов в эритроцитах личинок *B. viridis*, индуцированные ионами хрома (VI) при различных концентрациях и длительности воздействия

Время действия, часы	Концентрация Cr ⁶⁺ , мг/л	Исследовано клеток	Частоты микроядер и ядерных аномалий, %					
			<i>a</i>	<i>б</i>	<i>в</i>	<i>г-I</i>	<i>г-II</i>	<i>δ</i>
6	Контроль	10043	0.17	0.25	—	—	—	—
	0.025	10046	0.28	0.17	—	—	—	0.02
	0.050	10057	0.22	0.25	0.02	0.03	—	0.05
	0.125	10071	0.25	0.19	0.12	—	0.02	0.02
	0.250	10088	0.36	0.24	0.07	0.01	—	0.01
	0.375	10086	0.28	0.33	0.15	0.02	0.06	0.02
	0.500	10087	0.29	0.41	0.08	—	0.01	0.07
	0.025	10053	0.17	0.22	0.08	—	0.04	0.02
	0.050	10059	0.21	0.15	0.17	—	0.03	0.03
	0.125	10081	0.31	0.22	0.04	0.02	0.02	0.05
12	0.250	10096	0.17	0.35	0.11	—	0.03	0.08
	0.375	10095	0.29	0.26	0.07	—	0.05	0.11
	0.500	10105	0.36	0.44	0.13	—	0.06	0.06
	0.025	10060	0.19	0.23	0.05	0.01	0.02	0.10
	0.050	10061	0.19	0.29	0.06	—	0.02	0.05
	0.125	10085	0.23	0.28	0.13	—	0.01	0.05
	0.250	10098	0.21	0.29	0.15	0.03	0.07	0.06
	0.375	10103	0.38	0.33	0.18	0.01	0.06	0.07
	0.500	10108	0.30	0.49	0.16	—	0.09	0.04
	0.025	10062	0.19	0.21	0.11	0.01	0.04	0.06
18	0.050	10064	0.28	0.18	0.14	—	—	0.04
	0.125	10085	0.39	0.27	0.13	0.01	0.01	0.04
	0.250	10108	0.33	0.41	0.19	—	0.07	0.06
	0.375	10112	0.29	0.48	0.24	—	0.03	0.08
	0.500	10127	0.34	0.52	0.19	0.01	0.09	0.11
	0.025	10062	0.19	0.21	0.11	0.01	0.04	0.06
	0.050	10064	0.28	0.18	0.14	—	—	0.04
	0.125	10085	0.39	0.27	0.13	0.01	0.01	0.04
	0.250	10108	0.33	0.41	0.19	—	0.07	0.06
	0.375	10112	0.29	0.48	0.24	—	0.03	0.08
24	0.500	10127	0.34	0.52	0.19	0.01	0.09	0.11

Обнаружена зависимость суммарных частот всех аномалий от концентрации и времени воздействия ионов хрома (рис. 2). Результаты статистического анализа показали, что самые низкие концентрации Cr (VI), равные 0.025 и 0.05 мг/л, увеличивают суммарные частоты аномалий при всех четырех исследованных экспозициях, но рост этих частот не приводит к статистически достоверным различиям (см. рис. 2). Повышение концентрации до 0.125 мг/л увеличивало частоту аномалий в ядрах до статистически достоверного уровня при $P \leq 0.05$ в варианте с 6-часовой экспозицией и при $P \leq 0.001$ в вариантах с длительностью воздействия 12, 18 и 24 часов. Концентрации хрома 0.250, 0.375 и 0.500 мг/л вызывали статистически достоверное ($P \leq 0.001$) увеличение частоты ано-

малий ядер даже при 6-часовой экспозиции.

Для определения силы влияния концентраций хрома и длительности его экспозиции на частоту индуцируемых микроядер и ядерных аномалий был проведен двухфакторный параметрический дисперсионный анализ. Его результаты показали наличие статистически достоверного влияния обоих исследуемых факторов на частоту индуцируемых аномалий.

Зависимость частоты микроядер и ядерных аномалий в эритроцитах личинок *B. viridis* от концентрации Cr (VI) при различных по длительности экспозициях воздействия удовлетворительно интерполируется уравнением $y = a + b^{1/2}$ со следующими величинами коэффициентов (табл. 2).

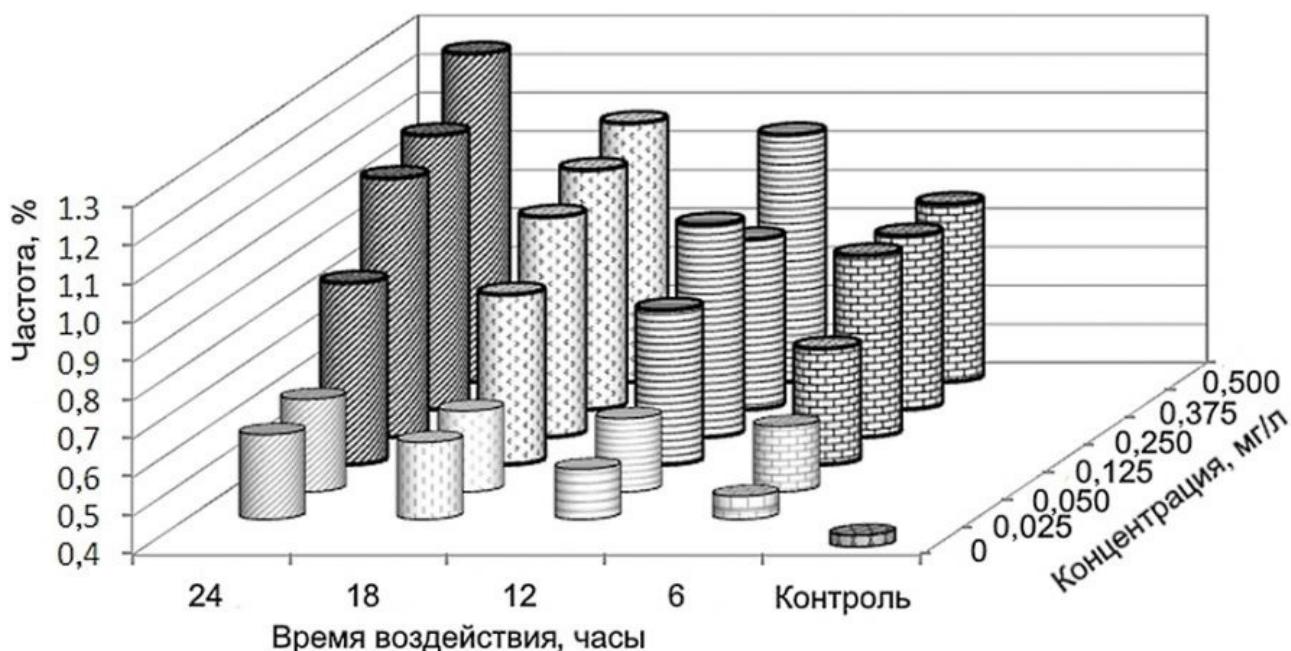


Рис. 2. Зависимость суммарных частот ядерных аномалий в эритроцитах личинок *B. viridis* от концентрации Cr (VI) и продолжительности его воздействия; величины, статистически достоверно отличающиеся от контроля, обведены темным контуром

Fig. 2. Dependence of the total frequencies of nuclear anomalies in erythrocytes of *B. viridis* tadpoles on the concentration of Cr (VI) and the duration of its exposure; values that have statistically significant differences from the control are marked with a dark outline

Таблица 2. Величины коэффициентов уравнения $y = a + b^{1/2}$, интерполирующего зависимость частоты микроядер и ядерных аномалий в эритроцитах личинок *B. viridis* от концентрации Cr (VI) при различном времени его воздействия

Длительность экспозиции, ч	Коэффициент		Статистический показатель		
	<i>a</i>	<i>b</i>	R	F	P
6	0.415	0.220	0.974	72.6	1.00×10^{-4}
12	0.421	0.288	0.980	97.9	1.00×10^{-4}
18	0.445	0.300	0.985	131.9	1.00×10^{-4}
24	0.427	0.372	0.993	278.9	1.00×10^{-4}

Примечание. R – множественный коэффициент корреляции; F – значение критерия Фишера; P – уровень значимости нулевой гипотезы.

Обсуждение

Амфибии играют важную роль в наземных экосистемах, в т. ч. и агроэкосистемах. Значительная доля земноводных вынуждена размножаться в водоемах, подверженных антропогенному загрязнению, что неизбежно приводит к дестабилизации геномов у животных (Mitkovska et al., 2021). Проблема осложняется еще и тем, что одновременное воздействие нескольких или многих загрязнителей может оказывать синергетический эффект, усиливая мутагенность отдельно действующих факторов (Luís et al.,

2015; Fagbenro et al., 2019). Следует отметить, что при анализе многокомпонентных смесей солей металлов и образцов сточных вод микроядерный тест с использованием амфибий оказался более чувствительным, чем тест Эймса (Godet, Vasseur, 1994; Ferrier et al., 2018).

Одними из самых интенсивных загрязнителей антропогенных экосистем являются тяжелые металлы, в т. ч. хром. Токсичности соединений хрома посвящено большое количество исследований. Опубликованы результаты многих исследований мутагенности Cr (VI) для рыб и млекопитающих. Экс-

периментальных свидетельств мутагенности Cr (VI) для амфибий очень немного. Принимая во внимание ПДК Cr (VI) для вод поверхностных водоемов, а также его высокую мутагенность для позвоночных, мы ограничили верхний предел исследуемой концентрации 10 ПДК.

Полученные нами результаты позволяют предположить, что залповые сбросы в водоемы хромсодержащих сточных вод, приводящие к возникновению в водоеме на протяжении 6 и более часов конечной концентрации, превышающей ПДК в 2.5 раза и более, могут вызывать генетические нарушения в соматических клетках личинок бесхвостых амфибий. Так как генеративные клетки амфибий и многих других гидробионтов выводятся из организмов родителей в воду, можно предположить возможность индуцирования такими залповыми сбросами хромсодержащих сточных вод мутаций и в гаметах.

Разные виды бесхвостых амфибий имеют разную чувствительность к мутагенному и токсическому действию тяжелых металлов (Gonçalves et al., 2019). Сравнительный анализ мутагенеза у личинок двух хвостатых

амфибий – иглистого тритона (*Pleurodeles waltli*) и шпорцевой лягушки (*Xenopus laevis*) – показал, что хромат калия был мутагенным для головастиков шпорцевой лягушки, но не вызывал мутаций у личинок тритона (Zoll-Moreux, Ferrier, 1999). Это доказывает необходимость исследования мутагенности ионов тяжелых металлов для разных видов земноводных (а также других гидробионтов) и целесообразность нормирования солей тяжелых металлов в природных водоемах с учетом наиболее чувствительных видов.

Заключение

Действие ионов Cr (VI) в течение 6, 12, 18 и 24 часов при концентрациях 0.025 и 0.050 мг/л несколько увеличивает частоту микроядер и ядерных аномалий в эритроцитах личинок *Bufo viridis*, но этот рост частот статистически недостоверен. Ионы Cr (VI) в концентрациях 0.125, 0.250, 0.375 и 0.500 мг/л статистически достоверно увеличивают частоту аномалий ядер в эритроцитах при всех исследованных экспозициях. Следовательно, даже краткосрочные воздействия хромсодержащих сточных вод могут приводить к дестабилизации геномов амфибий.

Библиография

- Блоков И. П. Окружающая среда и ее охрана в России. Изменения за 25 лет . М.: ОМННО «Совет Гринпис», 2018. 422 с.
- Дабагян Н. В., Слепцова Л. А. Травяная лягушка *Rana temporaria* L. . // Объекты биологии развития. М.: Наука, 1975. С. 442–462.
- Жулева Л. Ю., Дубинин Н. П. Использование микроядерного теста для оценки экологической обстановки в районах Астраханской области // Генетика. 1994. Т. 30, № 7. С. 999–1004.
- Рябчикова Т. Н., Дробот Г. П., Свинин А. О., Ведерников А. А., Сидушкина М. Н. Оценка цитогенетического гомеостаза зеленых лягушек, населяющих местообитания с разной антропогенной нагрузкой // Современные проблемы медицины и естественных наук. 2019. № 8. С. 156–157.
- Урбах В. Ю. Статистический анализ в биологических и медицинских исследованиях . М.: Медицина, 1975. 295 с.
- Черногаева Г. М., Жадановская Е. А., Журавлева Л. Р., Малеванов Ю. А. Загрязнение окружающей среды в регионах России в начале XXI века . М.: ООО «Полиграф-Плюс», 2019. 232 с.
- Asad F., Mubarik M. S., Ali T., Zahoor M. K., Ashrad R., Qamer S. Effect of organic and in-organic chromium supplementation on growth performance and genotoxicity of *Labeo rohita* // Saudi Journal of Biological Sciences. 2019. Vol. 26. P. 1140–1145.
- Fagbenro O. S., Alimba C. G., Bakare A. A. Experimental modeling of the acute toxicity and cytogenotoxic fate of composite mixtures of chromate, copper and arsenate oxides associated with CCA preservative using *Clarias gariepinus* (Burchell 1822). // Environ. Anal. Health. Toxicol. 2019. Vol. 34, № 3. e2019010. URL: <https://www.eaht.org/m/journal/view.php?number=832> (accessed: 4.10.2022).
- Ferrier V., Gauthier L., Zoll-Moreux C., L'Haridon J. Genotoxicity Tests in Amphibians – A Review // Microscale Testing in Aquatic Toxicology: Advances, Techniques, and Practice / Edited by Peter G. Wells, Kenneth Lee, Christisn Blaise. CRC Press, 2018. P. 507–519.
- Godet F., Vasseur P. Evaluation de lagenotoxicité des effluents. Etude comparative des tests d'Ames et micronoyaux Triton. Document réalisé sous la direction des Agences de l'Eau et du Ministère de l'Environnement Chargé d'étude: Centre des sciences de l'environnement. 1994. 184 p. URL: <http://oai.eauetbiodiversite.fr/entreportsOAI/EIA/B7655.pdf> (accessed: 4.10.2022).
- Gonçalves M. W., de Campos C. B. M., Godoy F. R. Assessing genotoxicity and mutagenicity of three common amphibian species inhabiting agroecosystem environment. // Arch. Environ. Contam. Toxicol. 2019. Vol. 77. P. 409–420. URL: <https://doi.org/10.1007/s00244-019-00647-4> (accessed: 14.12.2022).

- Luís L. G., Ferreira P., Fonte E., Oliveira M., Guilhermino L. Does the presence of microplastics influence the acute toxicity of chromium (VI) to early juveniles of the common goby (*Pomatoschistus microps*)? A study with juveniles from two wild estuarine populations // Aquatic Toxicology. 2015. Vol. 164, № 7. P. 163–174.
- Michalová V., Galdíková M., Holečková B., Koleničová S., Schwarzbacherová V. Micronucleus assay in environmental biomonitoring // Folia Veterinaria. 2020. Vol. 64, № 2. P. 20–28.
- Mitkovska V. I., Dimitrov H. A., Chassovnikarova T. G. Chronic exposure to heavy metals induces nuclear abnormalities and micronuclei in erythrocytes of the marsh frog (*Pelophylax ridibundus* Pallas, 1771) // Ecologia Balkanica. 2021. Special Edition 4. P. 97–108.
- Sharma P., Singh S. P., Parakh S. K., Tong Y. W. Health hazards of hexavalent chromium (Cr (VI)) and its microbial reduction. // Bioengineered. 2022. Vol. 13, № 3. P. 4923–4938.
- Udroiu I., Sgura A., Vignoli L., Bologna M. A., D'Amen M., Salvi D., Ruzza A., Antoccia A., Tanzarella C. Micronucleus test on *Triturus carnifex* as a tool for environmental biomonitoring // Environmental and Molecular Mutagenesis. 2015. Vol. 56, № 4. P. 412–417.
- Zoll-Moreux C., Ferrier V. The Jaylet test (newt micronucleus test) and the micronucleus test in *Xenopus*: two in vivo tests on amphibia evaluation of the genotoxicity of five environmental pollutants and of five effluents // Water Research. 1999. Vol. 33, № 10. P. 2301–2314.

CHROMIUM (VI) IONS INDUCE MICRONUCLEI AND NUCLEAR ABNORMALITIES IN AMPHIBIAN ERYTHROCYTES

KRYUKOV
Vladimir Ivanovich

D.Sc., Orel State Agrarian University, ecogenet@mail.ru

ZHUCHKOV
Sergey Aleksandrovich

Ph.D., Orel State Agrarian University, iniic@orelsau.ru

LAZAREVA
Tatyana Nikolaevna

Ph.D., Orel State Agrarian University, iniic@orelsau.ru

Keywords:
amphibians
toads
chromium (VI)
mutagenicity
micronuclei
nuclear anomalies

Summary: Chromium, which is one of the heavy metals, intensively pollutes the environment as a result of human activities. The toxicity, carcinogenicity and mutagenicity of chromium (VI) have been well studied in tests on fish and mammals, and to a lesser extent on birds. The genetic hazard of chromium (VI) for reptiles and amphibians is much less studied. However, amphibians are an important component of biocenoses. Therefore, the risk of exposure to chromium as an anthropogenic pollutant should be assessed for representatives of this class of vertebrates. The aim of the work was to analyze the frequency of micronuclei formation and nuclear anomalies in erythrocytes of *Bufo viridis* tadpoles after exposure to chromium (VI) ions. We used concentrations of 0.025, 0.050, 0.125, 0.250, 0.375 and 0.500 mg/l and the duration of exposure 6, 12, 18 and 24 hours. Experimental conditions simulated the situation of a single discharge of industrial wastewater into water bodies to final concentrations equal to 0.5, 1.0, 2.5, 5.0, 7.5 and 10 MPC of chromium (VI) ions. As a result of the experiment, it was found that chromium ions at concentrations of 0.025 and 0.050 mg/l did not cause a statistically significant increase in the total frequencies of micronuclei and nuclear anomalies in all four variants of the duration of exposure. At concentrations of 0.125 mg/l and above, the increase in the total frequencies of the analyzed anomalies was statistically significant. Consequently, even small excess of the MPC for chromium (VI) in water bodies can increase the instability of amphibian genomes.

Reviewer: V. A. Iluha

Received on: 02 February 2023

Published on: 10 April 2023

References

- Luís L.G., Ferreira P., Fonte E., Oliveira M., Guilhermino L. Does the presence of microplastics influence the acute toxicity of chromium (VI) to early juveniles of the common goby (*Pomatoschistus microps*)? A study with juveniles from two wild estuarine populations., Aquatic Toxicology. 2015. No. 7. Vol. 164. P. 163-174.
- Asad F., Mubarik M.S., Ali T., Zahoor M. K., Ashrad R., Qamer S. Effect of organic and in-organic chromium supplementation on growth performance and genotoxicity of *Labeo rohita*., Saudi Journal of Biological Sciences. 2019. Vol. 26. P. 1140–1145.
- Blokov I.P. Environment and its protection in Russia. Changes over 25 years. M.: OMNNO «Sovet Grinpis», 2018. 422 p.
- Chernogaeva G.M. Zhadanovskaya E.A. Zhuravleva L.R. Malevanov Yu.A. Environmental pollution in the regions of Russia at the beginning of the 21st century. M.: OOO «Poligraf-Plyus», 2019. 232 p.
- Dabagyan N.V. Slepcova L.A. Common frog *Rana temporaria* L., Ob'ekty biologii razvitiya. M.: Nauka, 1975. P. 442-462.
- Fagbenro O.S., Alimba C.G., Bakare A.A. Experimental modeling of the acute toxicity and cytogenotoxic fate of composite mixtures of chromate, copper and arsenate oxides associated with CCA preservative using *Clarias gariepinus* (Burchell 1822)., Environ. Anal. Health. Toxicol. 2019. Vol. 34. No. 3.

- e2019010. URL: <https://www.eaht.org/m/journal/view.php?number=832> (accessed: 4.10.2022)
- Ferrier V., Gauthier L., Zoll-Moreux C., L'Haridon J. Genotoxicity Tests in Amphibians – A Review., In «Microscale Testing in Aquatic Toxicology: Advances, Techniques, and Practice» Edited by Peter G. Wells, Kenneth Lee, Christisn Blaise. –CRC Press. 2018. 720 p. (P. 507-519).
- Godet F., Vasseur P. Evaluation de lagenotoxicité des effluents. Etude comparative des tests d'Ames et micronoyaux Triton. Document réalisé sous la direction des Agences de l'Eau et du Ministère de l'Environnement Chargé d'étude : Centre des sciences de l'environnement. 1994. 184 p. URL: <http://oai.eauetbiodiversite.fr/entreportsOAI/EIA/B7655.pdf> (accessed: 4.10.2022).
- Gonçalves, M.W., de Campos, C.B.M., Godoy, F.R. Assessing genotoxicity and mutagenicity of three common amphibian species inhabiting agroecosystem environment., Arch. Environ. Contam. Toxicol. 2019. Vol. 77. P. 409-420. URL: <https://doi.org/10.1007/s00244-019-00647-4> (accessed: 14.12.2022)
- Michalová V., Galdíková M., Holečková B., Koleničová S., Schwarzbacherová V. Micronucleus assay in environmental biomonitoring., Folia Veterinaria. 2020. Vol. 64. No. 2. P. 20-28.
- Mitkovska V.I., Dimitrov H.A., Chassovnikarova T.G. Chronic exposure to heavy metals induces nuclear abnormalities and micronuclei in erythrocytes of the marsh frog (*Pelophylax ridibundus* Pallas, 1771)., Ecologia Balkanica. 2021. Special Edition 4. –P. 97-108.
- Ryabchikova T.N. Drobot G.P. Svinin A.O. Vedernikov A.A. Sidushkina M.N. Evaluation of the cytogenetic homeostasis of green frogs living in habitats with different anthropogenic pressure., Sovremennye problemy mediciny i estestvennyh nauk. 2019. No. 8. P. 156-157.
- Sharma P., Singh S.P., Parakh S.K., Tong Y.W. Health hazards of hexavalent chromium (Cr (VI)) and its microbial reduction., Bioengineered. 2022. Vol. 13. No. 3. P. 4923-4938.
- Udroiu I., Sgura A. , Vignoli L., Bologna M.A., D'Amen M., Salvi D., Ruzza A., Antoccia A., Tanzarella C. Micronucleus test on *Triturus carnifex* as a tool for environmental biomonitoring., Environmental and Molecular Mutagenesis. 2015. Vol. 56. No. 4. P.412-417.
- Urbah V.Yu. Statistical analysis in biological and medical research. M.: Medicina. 1975. 295 p.
- Zhuleva L.Yu. Dubinin N.P. Using the micronucleus test to assess the environmental situation in the districts of the Astrakhan region., Genetika. –1994. T. 30, No. 7. –P. 999-1004.
- Zoll-Moreux C., Ferrier V. The Jaylet test (newt micronucleus test) and the micronucleus test in *Xenopus*: two in vivo tests on amphibia evaluation of the genotoxicity of five environmental pollutants and of five effluents., Water Research. 1999. Vol. 33, No. 10. P. 2301-2314.

УДК УДК 591.5

К ВОПРОСУ О ПОВЕДЕНИИ БУРОГО МЕДВЕДЯ В НЕВОЛЕ

МОИСЕЕВА
Татьяна Алексеевна

к.б.н., ФГБОУ Петрозаводский государственный университет,
timat3909@rambler.ru

Ключевые слова:
бурый медведь
зоопарк
поведение
бюджет времени
метод временных срезов
обогащение среды

Аннотация: Описано наблюдение за поведением бурых медведей в условиях зоопарка с помощью метода временных срезов. В процессе предварительного наблюдения за животными были выявлены поведенческие паттерны, наиболее свойственные данным медведям, на основе чего составлены этограммы. Затем для каждого из двух медведей (взрослых самца и самки, отдельно в утреннее и вечернее время) были определены бюджеты времени, представлен их подробный анализ. Проведенное обогащение среды с помощью подвешенной на цепи шины привело к изменению видов активности медведей. При этом самец был более увлечен новым предметом, чем самка. Также наблюдалось повышение двигательной активности обоих медведей, что говорит об эффективности проведенного обогащения среды с помощью шины. С помощью индекса Шеннона было оценено разнообразие поведения подопытных медведей, делается вывод о повышении разнообразия поведения животных в зоопарке с возрастом при правильном содержании и уходе.

© Петрозаводский государственный университет

Подписана к печати: 21 апреля 2023 года

Получена: 08 февраля 2023 года

Введение

В течение последних десятилетий понимание того, какие условия содержания животных в неволе соответствуют их потребностям, сильно изменилось. Когда-то было достаточно просто демонстрировать животных публике, но сегодня животные экспонируются в условиях, воспроизводящих их природную среду, им предоставляется множество возможностей взаимодействия с разнообразными предметами и объектами, которые должны стимулировать их естественное поведение и умственную деятельность. В основу зоопарковской биологии (Zoo biology) был положен главный принцип – улучшить жизнь животного в неволе возможно, изменив его окружение. Реализация этой идеи легла в основу подхода обогащения среды (environmental enrichment), который был создан на базе практики по нормализации поведения животных в зоопарке. К настоящему времени в рамках обогащения среды решаются такие задачи, как повышение

разнообразия естественных форм поведения и общей двигательной активности, снижение патологического поведения и увеличение площади использования доступного пространства. Выполнение вышеуперечисленных задач направлено на повышение благополучия животных, изучение которого (в сельском хозяйстве, лаборатории и зоопарках) сформировало новую научную дисциплину – науку о благополучии (Animal welfare science). Результаты исследований благополучия оказывают существенное влияние на законодательство и практику содержания животных в неволе, а также формируют облик современного зоопарка. Задачами зоологических парков стали: создание надлежащих условий содержания, поддержание высокого благополучия животных и изучение механизмов поддержания благополучия в неволе (Подтуркин, 2013).

Агонистические факторы окружающей среды, которые влияют на физиологию и психологию животных, описываются как стрессоры. Голод, жажда, недоедание, бо-

лезни, паразиты, враждебные контакты и неблагоприятные погодные условия – это естественные стрессоры. Эти факторы могут быть ограничены в случае медведей, содержащихся в неволе под опекой человека (отметим, что вследствие этого большинство видов животных в зоопарках живет значительно дольше, чем в естественных условиях). Однако животные в неволе сталкиваются с другими стресс-факторами: недостаток активности, посетители, работники зоопарка, искусственные рационы, неестественность суточного режима на ежедневной основе. Боль и голод – это факторы физического стресса, тогда как страх, паника, печаль, сенсорный стресс из-за громких шумов, климат, давление, социальный стресс из-за избытка животных в вольере, болезней, отравлений, социальных структур – это психологические факторы стресса (Кнёпфер, 2015).

Медведи – группа хищных млекопитающих, которым свойственно проявлять в условиях неволи высокий уровень патологического поведения, что делает этих животных удобным объектом для исследования причин нежелательного поведения диких животных в зоопарках (Подтуркин и др., 2015).

Цель настоящей работы заключается в выявлении особенностей поведенческой активности бурых медведей (*Ursus arctos*) в условиях зоопарка.

Материалы

Материал для исследования собирался на базе зоопарка «Зоолесье» (г. Петрозаводск) в июне – июле 2021 г. Также в статье использованы аналогичные данные двух-

летней давности (2019 г.).

Объекты исследования – два бурых медведя:

1) взрослый самец по кличке Барни, возраст 5 лет. В экопарк «Зоолесье» прибыл в возрасте 1 года в 2017 г.

2) взрослая самка по кличке Топтыжка, возраст 2 года (в 2019 г. она была еще медвежонком).

Площадь вольера самца 40 м², самки – около 50 м². Вольеры и у самки, и у самца разделены на две части, с помощью запирающихся ворот медведей кормят и чистят вольер. Питание Барни и Топтыжки двухразовое: утром в 11 и вечером в 18 часов.

Методы

Этограмма – это перечень поведенческих паттернов – двигательных актов и фиксируемых положений тела, свойственных данному животному (Попов, Ильченко, 2008). В процессе предварительного наблюдения за животными мы выявили поведенческие паттерны, наиболее свойственные данным медведям, и на основе этого составили этограммы, которые отражают всю последовательность поведенческих актов у подопытных медведей, что дает возможность досконально изучить их поведенческий репертуар (табл. 1). Как видно из табл. 1, медведям, живущим в экопарке «Зоолесье», свойственны как нормальные для данного вида животных формы поведения, так и несвойственные медведям в дикой природе формы активности – «просит корм стоя и дует в трубу», «ходит по кругу» (пэйсинг).

Таблица 1. Этограммы медведей (самца и самки)

Формы поведения	Поведенческие паттерны	
	Самец	Самка
Нет двигательной активности	1. Сидит-наблюдает; 2. Стоит-наблюдает (на четырех лапах); 3. Лежит	1. Сидит-наблюдает; 2. Стоит-наблюдает (на четырех лапах); 3. Лежит
Нормальная двигательная активность	4. Ходит туда-сюда; 5. Стоит на задних лапах; 6. Переходит из одной клетки в другую; 7. Чешется	4. Ходит туда-сюда; 5. Стоит на задних лапах; 6. Переходит из одной клетки в другую; 7. Чешется
Двигательные стереотипы	8. Ходит по кругу (пэйсинг)	8. Ходит по кругу (пэйсинг)
Подкорм и другие контакты с посетителями	9. Просит корм стоя (смотрит на посетителей и тянется к ним); 10. Дует в трубу	9. Дует в трубу
Активность при обогащении среды шиной	11. Держит шину; 12. Грызет шину; 13. Качает шину	10. Держит шину; 11. Грызет шину; 12. Качает шину

Далее мы провели эксперимент по наблюдению за поведением бурых медведей в условиях зоопарка с помощью метода временных срезов. Суть этого метода – в «точечных» или «мгновенных» описаниях состояния наблюдаемого объекта, производимых через равные промежутки времени (Попов, Ильченко, 2008).

Мы проводили измерения в течение 30 дней в вечернее и утреннее время до кормления животного, по 2 измерения в день (са-

мец и самка). Каждое измерение – в течение 30 минут с промежутком через 1 минуту. Из них 10 дней измерения проводили в вечернее время, 10 дней – в утреннее, 10 дней – в вечернее время с обогащением «подвешенная на цепях шина». Всего проведено 60 сессий, по результатам измерений составлено 30 регистрационных таблиц поведенческих паттернов медведей (в каждой таблице – самец и самка). Пример представлен в табл. 2 (за 21 июня).

Таблица 2. Регистрационная таблица поведенческих паттернов самки (красный крестик) и самца (голубой крестик) бурого медведя. 21.06.2021, вечер

Время (мин.)	Ходит туда-сюда	Дует в трубу	Стоит-наблюдает	Стоит на задних лапах	Перешли в другую клетку	Чешется	Сидит-наблюдает	Ходит по круту	Всего
1	+	+							
2	+							+	
3	+				+				
4	+			+					
5	+	+							
6	+					+			
7	++								
8									
9		+	+						
10			+	+					
11	+		+						
12	+				+				
13					+				
14			+			+			
15					++				
16			+				+		
17	+						+		
18	+							+	
19	+				+				
20	+				+				
21	+						+		
22							++		
23							++		
24					++				
25	+				+				
26		+		+					
27							++		
28			+					+	
29			+					+	
30	+				+				
Всего:	1;16	4;0	2;5	2;1	9;2	1;1	6;3	4;0	30
Доля	0,0333	0,1333	0,0666	0,0666	0,3	0,0333	0,2	0,1333	
%	3,53	13,0	7,17	7,3	30,7	3,3	20,10	13,0	100

Полученные в работе результаты обработаны статистически с помощью U-критерия. Для оценки разнообразия поведения мы применили индекс разнообразия Шеннона. Этот индекс обычно используется для оценок видового разнообразия в экологических

исследованиях; однако с его помощью можно оценить и разнообразие поведения. Индекс подсчитывают по формуле: $H = -\sum p_i * \ln(p_i)$, где p_i – доля данной формы поведения в бюджете времени.

Результаты

На основе полученных данных для каждого из двух медведей мы определили бюджеты времени – системы показателей, характеризующие распределение затрат времени по видам его использования, и вывели по

ним сравнительные характеристики. Для подсчета бюджета времени использовали доли регистраций соответствующей формы поведения в числе всех регистраций (срезов) (Попов, Ильченко, 2008). Результаты представлены на рис. 1, 2, 3, 4.

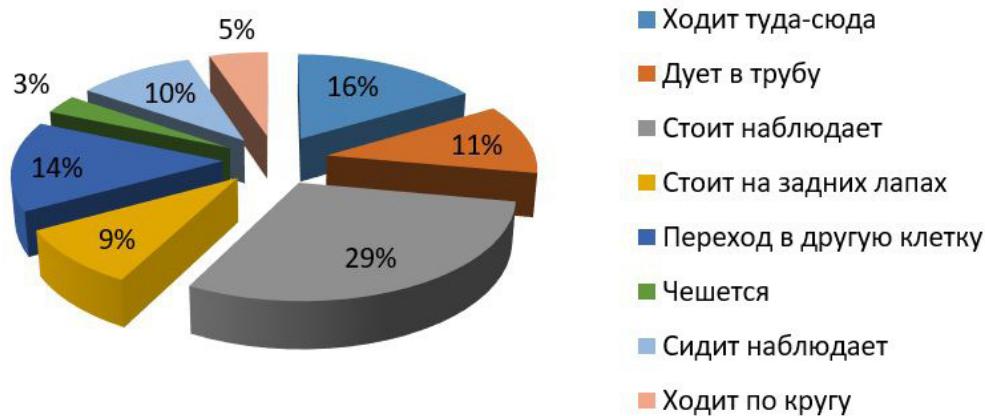


Рис. 1. Бюджет времени самца бурого медведя (вечер)

Fig. 1. Time budget of the male brown bear (evening)

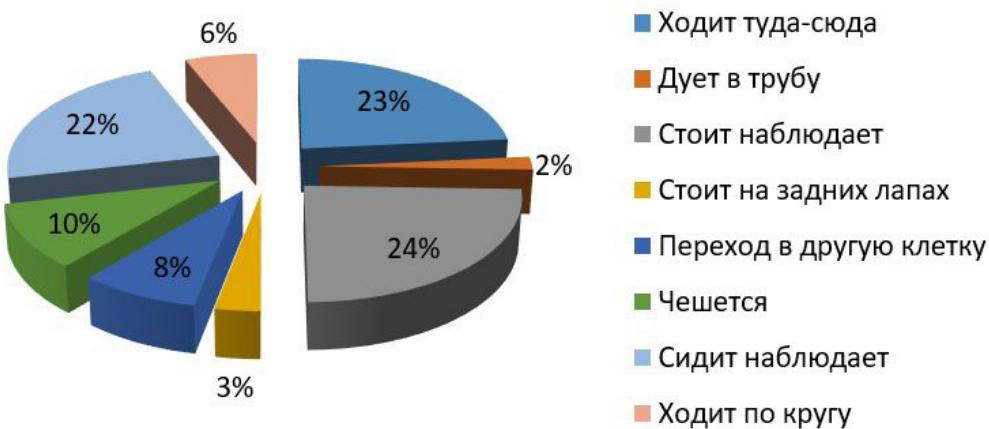


Рис. 2. Бюджет времени самца бурого медведя (утро)

Fig. 2. Time budget of the male brown bear (morning)

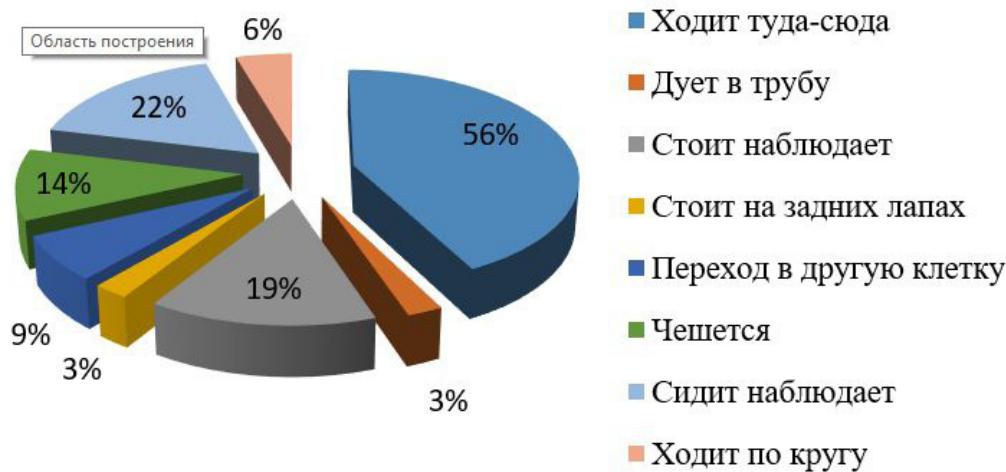


Рис. 3. Бюджет времени самки бурого медведя (вечер)

Fig. 3. Time budget of the female brown bear (evening)

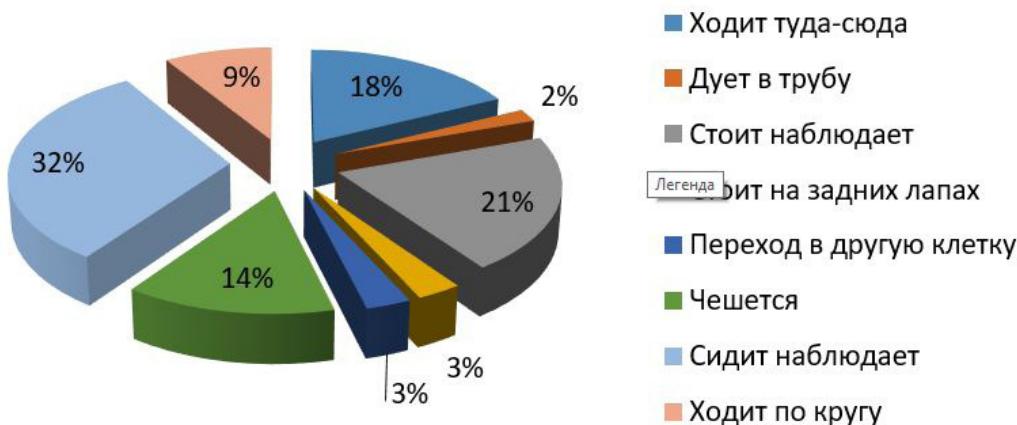


Рис. 4. Бюджет времени самки бурого медведя (утро)

Fig. 4. Time budget of the female brown bear (morning)

Как видно из рис. 1–4, у самца вечером наибольшее количество времени приходится на наблюдения и составляет примерно 29 %. Медведица вечером больше половины времени тратит на ходьбу в разные стороны клетки, 41 % – на наблюдения стоя или сидя. В основном и самец, и самка наблюдают за посетителями зоопарка, отвлекаются на посторонние звуки, такие как плач детей, пение птиц, шум машин. У самца 14 % приходится на попрошайничество (дует в трубу) и 3 % на чесание об решетку. У самки 3 % приходится на попрошайничество, 14 % на чесание (чесание может быть связано с меткой территории или зудом от укуса комаров).

Утром большую часть времени самец отдыхает и наблюдает – около 46 % (из них стоит-наблюдает 24 %, сидит-наблюдает 22 %), однако довольно много времени двигается

– 23 %. Самка утром менее активна: стоит 21 %, сидит 32 % от общего бюджета времени. Скорее всего, это связано с тем, что ее клетка находится на солнечной стороне, тень не такая большая, как в клетке у самца. И самка, и самец по утрам тратят лишь по 2 % времени на попрошайничество (возможно, это связано с отсутствием посетителей зоопарка по утрам). На чесания приходится 14 % у самки и 10 % у самца.

Проведя анализ четырех диаграмм (см. рис. 1, 2, 3, 4), мы составили общие диаграммы сравнительной характеристики бюджета времени для самки и самца в утреннее (рис. 5) и вечернее время (рис. 6); для самки в утреннее и вечернее время (рис. 7) и для самца в утреннее и вечернее время (рис. 8). Результаты обработаны статистически с помощью *U*-критерия.

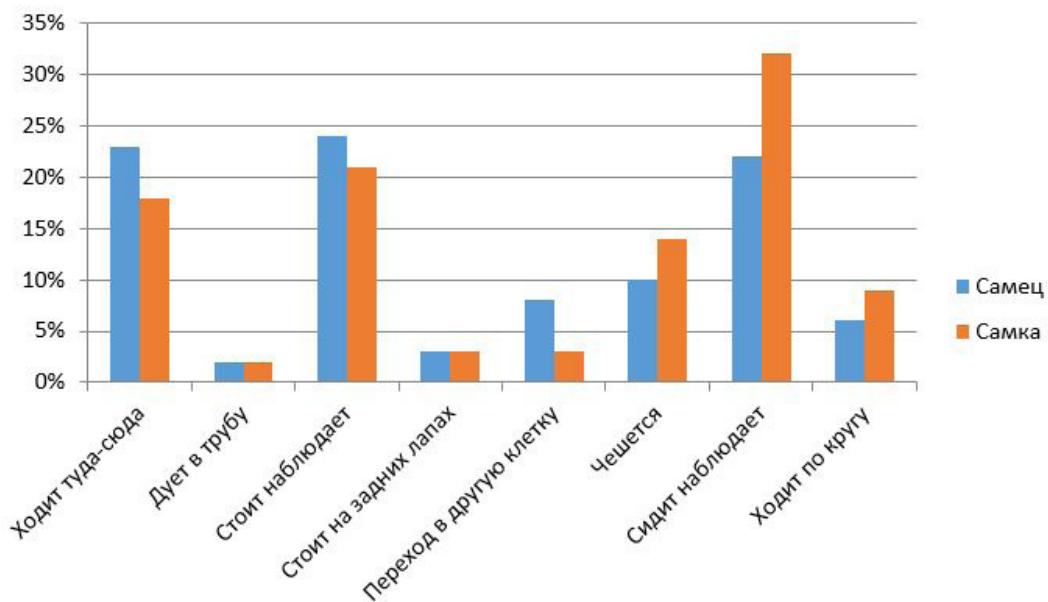


Рис. 5. Сравнительная характеристика бюджетов времени самки и самца в утреннее время
Fig. 5. Comparative characteristics of the time budgets of the female and male in the morning

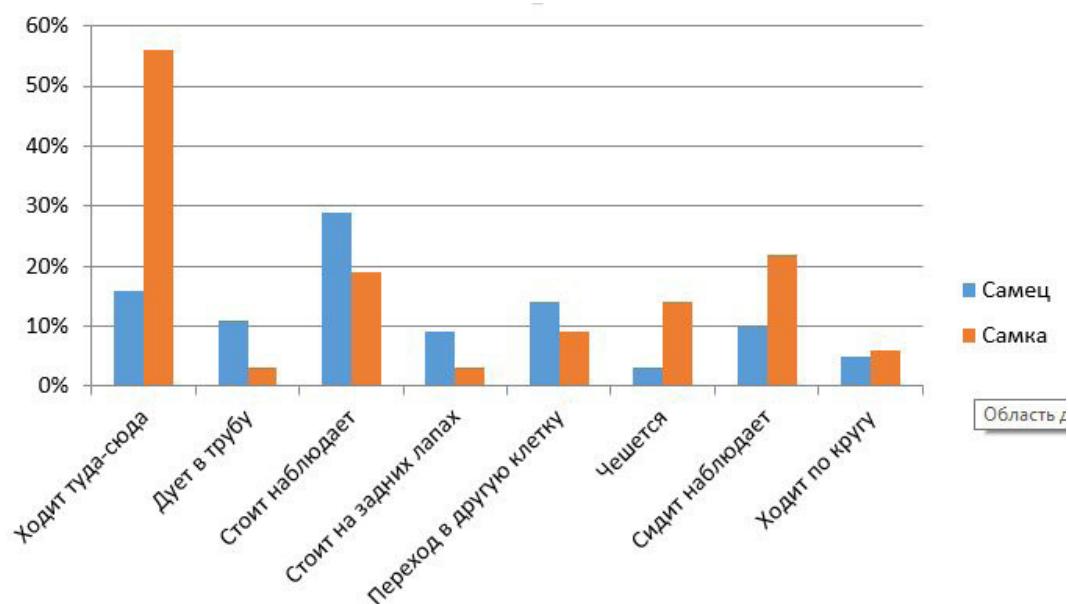


Рис. 6. Сравнительная характеристика бюджетов времени самки и самца в вечернее время
Fig. 6. Comparative characteristics of the time budgets of the female and male in the evening

Из рис. 5 и 6 видно, что нормальная активность самца бурого медведя, к которой следует относить ходьбу по сторонам клетки, чесание об решетку и наблюдения стоя либо сидя, составляет 79 % утром и 52 % вечером, т. е. самец более активен утром, чем вечером (различия недостоверны). У самки нормальная активность составляет 85 % утром и 11 % вечером. На нежелательную

активность, к которой относим подуть в трубу, стояние на задних лапах и круговую ходьбу, в процентном соотношении большее количество времени тратит самец, примерно 30 %, а самка – около 20 %.

По рис. 7 видно, что в вечернее время самка активнее, чем утром. Преобладающим показателем является ходьба по сторонам.

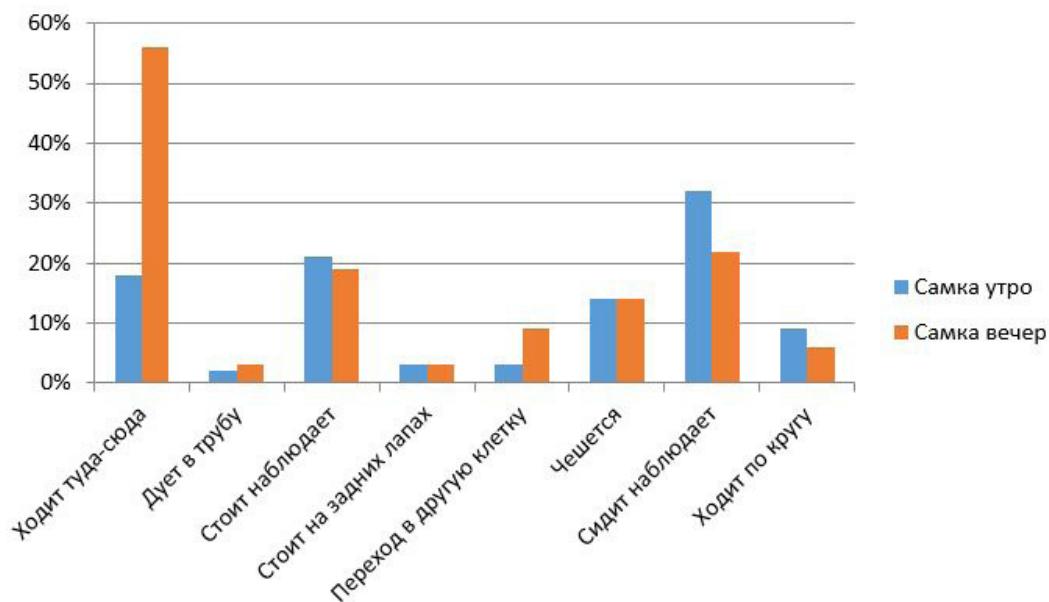


Рис. 7. Сравнительная характеристика бюджетов времени самки в утреннее и вечернее время
Fig. 7. Comparative characteristics of the time budgets of the female in the morning and in the evening

На рис. 8 видно, что вечером у самца преобладают наблюдение стоя, ходьба по сторонам и переход из клетки в клетку. А утром он больше всего ходит по сторонам, наблю-

дает и сидя, и стоя. Вечером у самца возрастает показатель попрошайничества (дует в трубу). Мы связываем это с приростом посетителей зоопарка.

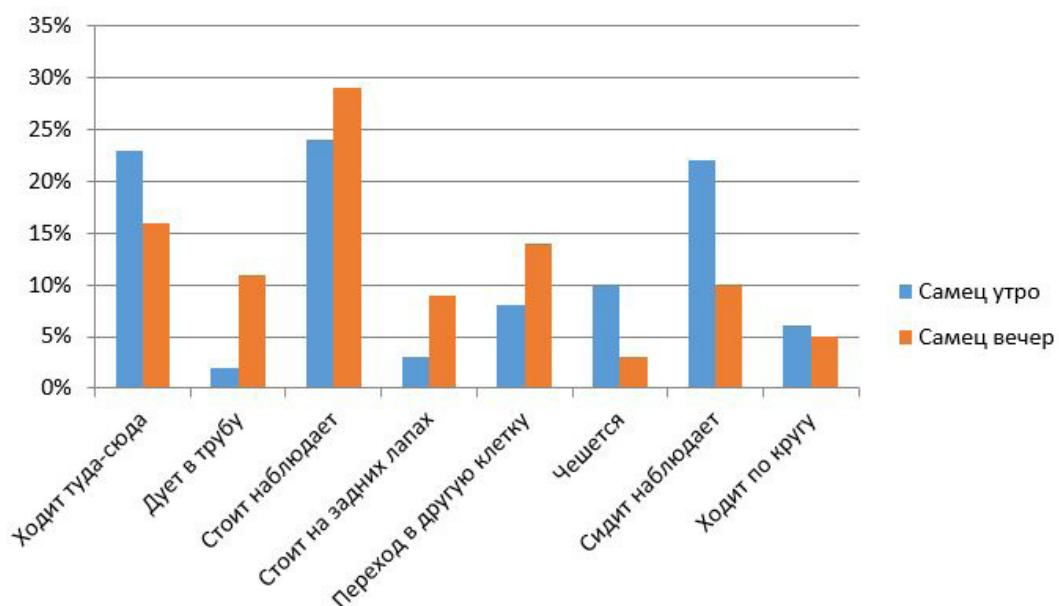


Рис. 8. Сравнительная характеристика бюджетов времени самца в утреннее и вечернее время
Fig. 8. Comparative characteristics of the time budgets of the male in the morning and in the evening

Вторая серия опытов была направлена на исследование изменения поведенческой активности медведей при часто применяемом в зоопарках предметном обогащении среды в виде подвешенной на цепях шины (рис. 9,

10). Так как замеры активности медведей сшиной проводились в вечернее время, то для контроля мы взяли вечерние замеры активности медведей без шины.

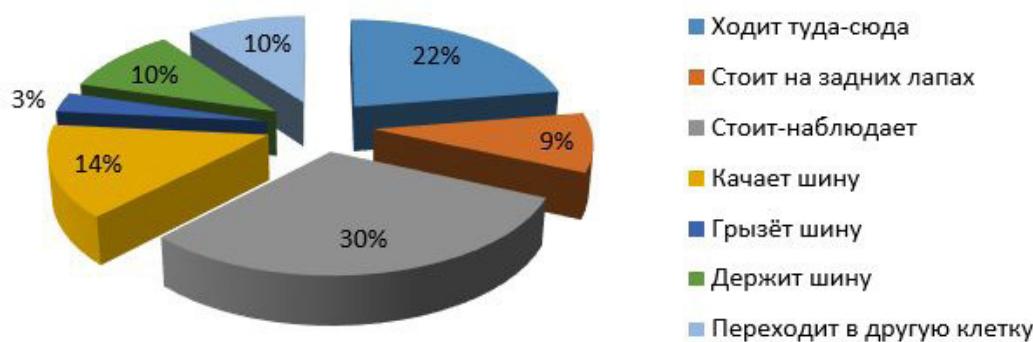


Рис. 9. Бюджет времени самки бурого медведя при обогащении среды подвешенной на цепях шиной

Fig. 9. Time budget of the female brown bear when enriching the environment with a tire suspended on chains

На рис. 9 видно, что большую часть бюджета времени самка Топтыжка наблюдала стоя (30 %), чуть меньше времени тратила на ходьбу по сторонам (22 %). Около 27 % от бюджета времени самка была увлечена ши-

ной, а именно – качала шину (14 %), грызла шину (3 %) и держала шину (10 %). Около 10 % времени медведица потратила на переход из одной клетки в другую.

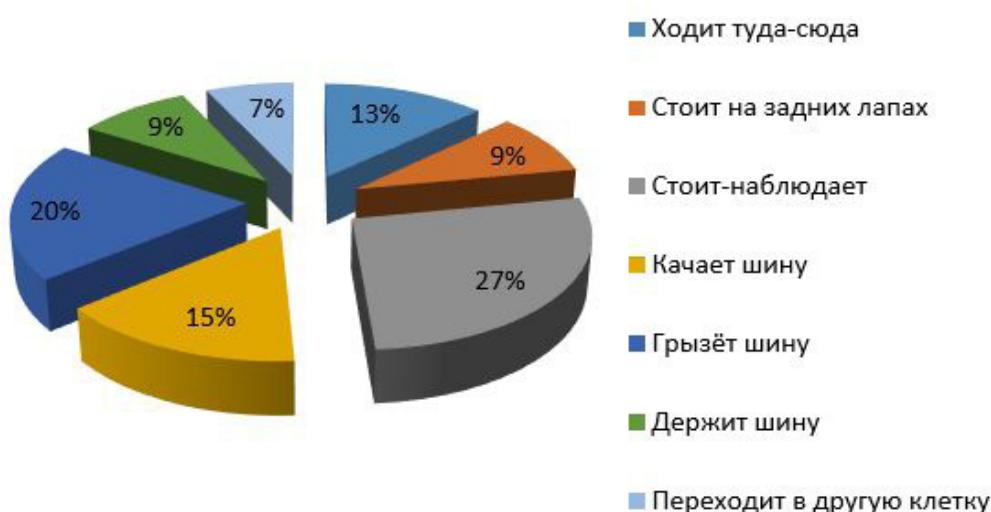


Рис. 10. Бюджет времени самца бурого медведя при обогащении среды подвешенной на цепях шиной

Fig. 10. The time budget of the male brown bear when enriching the environment with a tire suspended on chains

При обогащении среды шиной (см. рис. 10) почти треть времени (27 %) самец Барни тратил не на шину, а на наблюдения за окружающей обстановкой, примерно столько же времени (35 %) был отвлечен на шину: 20 % от бюджета времени грыз шину и 15 % качал шину. Остальное время он ходил по сторонам (13 %), переходил из клетки в клетку (7 %) и стоял на задних лапах (9 %).

С появлением шины и у самки, и у самца изменились виды активностей (рис. 11, 12). А именно такие активности, как дуть в трубу, чесаться, сидеть-наблюдать и ходить по кругу, перестали появляться. Возникли новые виды активностей – качать шину, грызть шину, держать шину.

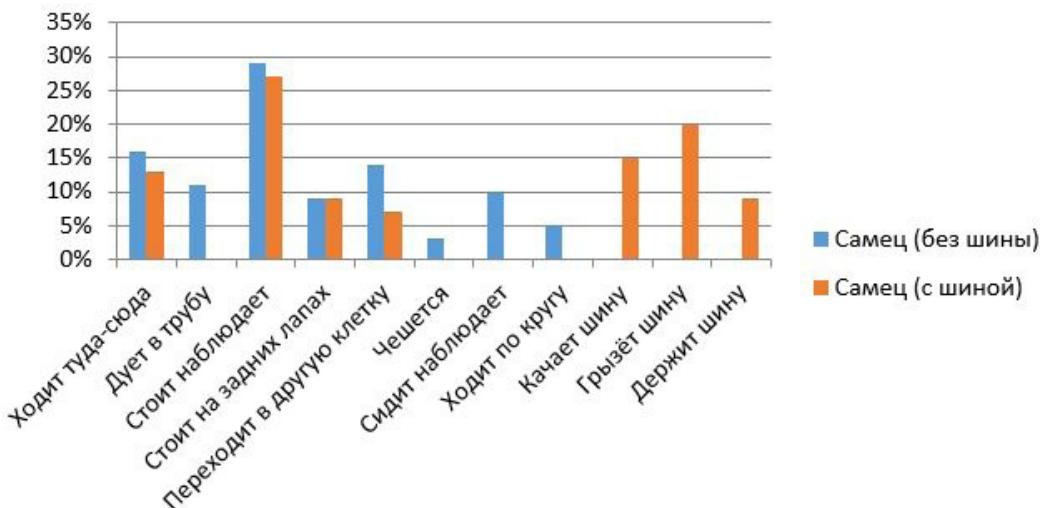


Рис. 11. Сравнительная характеристика бюджетов времени для самца в вечернее время (с шиной и без шины)

Fig. 11. Comparative characteristics of the time budgets of the male in the evening (with a tire and without it)

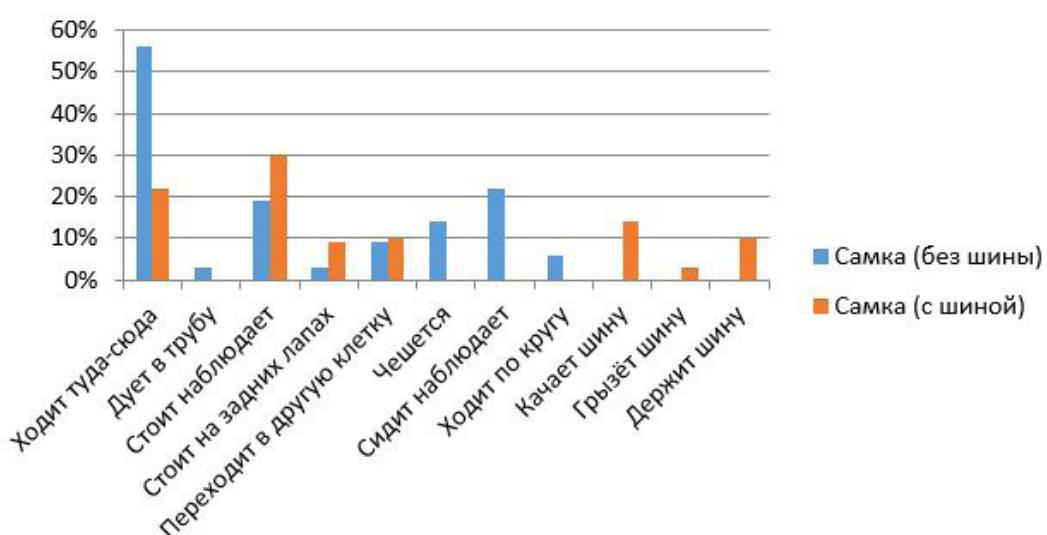


Рис. 12. Сравнительная характеристика бюджетов времени для самки в вечернее время (с шиной и без шины)

Fig. 12. Comparative characteristics of the time budgets for the female in the evening (with a tire and without it)

Для оценки разнообразия поведения мы применили индекс Шеннона. Как видно из рис. 13, 14, полученные в нашем исследовании коэффициенты разнообразия поведения медведей практически не отличаются – у самцов – самок и при сравнении показателей утро – вечер, что говорит о достаточ-

но постоянном поведении на протяжении измеряемого периода. При этом коэффициенты вариации достаточно высокие, они лежат в промежутке от 2 до 3, что указывает на сравнительно большое разнообразие поведения медведей.

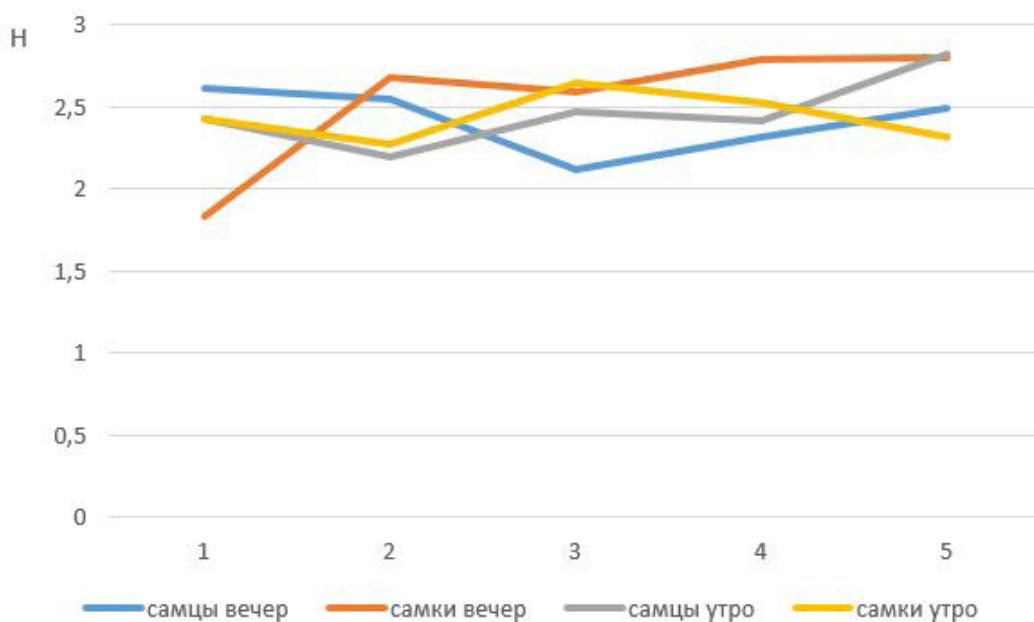


Рис. 13. Сравнение разнообразия поведения медведей с помощью коэффициента Шеннона (2022 г.)
Fig. 13. Comparison of the diversity of bear behavior using the Shannon's coefficient (2022)

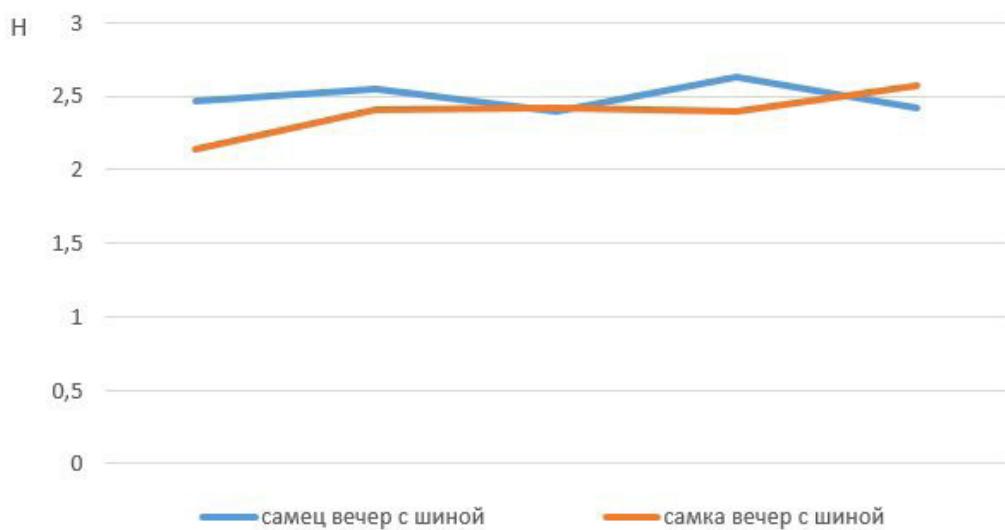


Рис. 14. Сравнение разнообразия поведения медведей с помощью коэффициента Шеннона при обогащении среды подвешенной на цепях шиной (2022 г.)
Fig. 14. Comparison of the diversity of bear behavior using the Shannon's coefficient when enriching the environment with a tire suspended on chains (2022)

Также мы сравнили результаты с ранее полученными коэффициентами вариации поведения данных медведей (двухлетней давности, лето 2019 г. (Moiseeva, 2021)). При сравнении диаграмм выяснилось, что ранее полученные коэффициенты вариации

для Барни и медведицы были существенно ниже. Вероятно, можно говорить о повышении разнообразия поведения с возрастом (при сравнении данных самки с разницей в два года); разнообразие поведения Барни также повысилось.

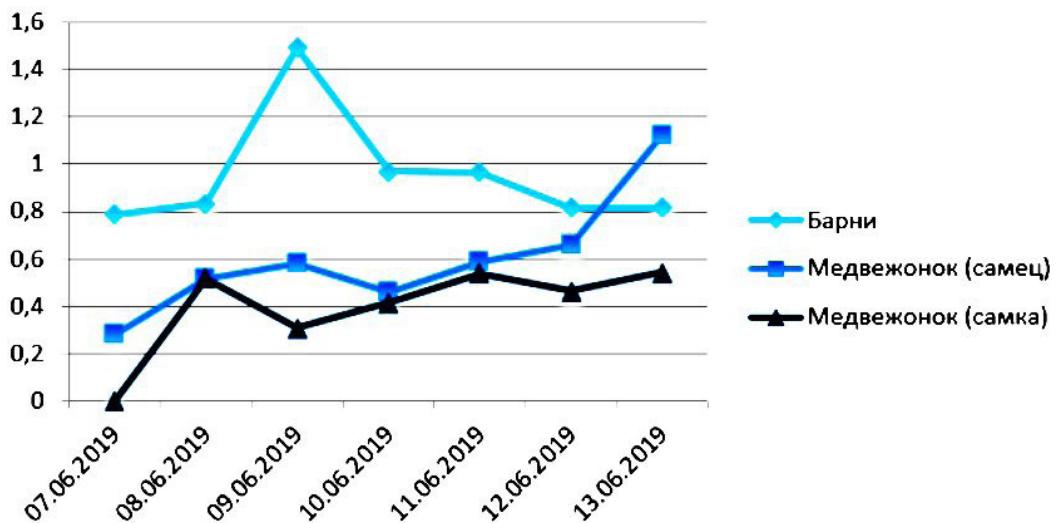


Рис. 15. Сравнение разнообразия поведения медведей с помощью коэффициента Шеннона (2019 г.)
Fig. 15. Comparison of the diversity of bear behavior using the Shannon's coefficient (2019)

Обсуждение

В бюджетах времени у обоих медведей при наблюдении без предметного обогащения преобладают две формы поведенческих активностей:

- ходьба по сторонам, являющаяся формой нежелательного поведения медведей и одновременно способом адаптации к условиям зоопарка, средством выплеснуть накопившуюся энергию;
- стояние на месте / наблюдение – отсутствие двигательной активности.

В утреннее время преобладают:

- ходьба по сторонам (больше у самца);
- наблюдения стоя и сидя.

В вечернее время также преобладают:

- ходьба по сторонам (больше у самки);
- наблюдения стоя и сидя.

Таким образом, утром активнее Барни, а вечером – Топтыжка. Преобладающим показателем активности самки является ходьба по сторонам. Мы предполагаем, что это связано с количеством посетителей в зоопарке (вечером их больше), а также с необходимостью выплеска энергии. Утром самка большее количество времени сидит и стоит-наблюдает – возможно, это связано с утренней жарой. Может быть, роль здесь играет также то, что вольер самки, в отличие от вольера самца, находится на солнечной стороне, и спастись от жары самка в период

наших наблюдений могла лишь в одном из углов вольера. При сравнении показателей поведенческой активности утром и вечером достоверные отличия получены для самца по паттернам «дует в трубу» и «сидит-наблюдает», для самки – «стоит-наблюдает».

Другие формы двигательной активности, свойственные бурым медведям (вставание на задние лапы, попрошайничество, пэй-синг, чесание об решетку), представлены у исследуемых нами медведей из экопарка в меньшей степени (20–30 %).

В дикой природе бурые медведи встают на задние лапы в случаях возникновения опасности. В процессе наших наблюдений при появлении посторонних звуков, таких как сильный ветер или дождь, сигналы машин, оба медведя вставали на задние лапы, самка отводила на это 3 % своего времени, а самец – 9 %, но самец делал это также при виде людей для попрошайничества. То есть у самки вставание на задние лапы было связано только с реакцией на опасность и является нормальной двигательной активностью, а самец, который живет в зоопарке дольше самки, использует вставание на задние лапы для попрошайничества, что, вероятно, можно считать адаптацией к содержанию в неволе.

При детальном изучении попрошайничества у пары медведей-губачей в Москов-

ском зоопарке показано, что поведение выпрашивания не является исключительно способом получения еды, т. к. только половина подачек съедалась или обследовалась животными, а к остальным звери просто не приближались. Медведи научились манипулировать поведением посетителей, изменяя свое поведение в зависимости от числа людей перед вольером и их действий. Они развивали различные по эффективности поведенческие стратегии, позволяющие минимизировать усилия при выпрашивании (например, не начинали выпрашивать, если около вольера было меньше 5 человек) (Не-принцева, Вощенова, 2009).

По наблюдениям Зубчаниновой, Попова (2010), поведение «выпрашивания» у изучаемого ими медведя-губача в Московском зоопарке было связано обратной зависимостью с проявлениями стереотипии: чем больше медведь выпрашивал подкормку у посетителей (и чем больше посетителей собирались у вольера), тем реже он проявлял стереотипные формы поведения. По мнению этих авторов, существенная доля патологических форм поведения в бюджетах времени указывает на наличие стресс-факторов и перенапряжение нервной системы медведя. Такими факторами могут быть в первую очередь невозможность проявить естественное пищедобывательное поведение при общепринятых способах кормления, а также отсутствие положительных социальных контактов с партнерами. В многолетних наблюдениях этих авторов за медведем-губачом (2003–2008 гг.) доля патологических форм поведения в бюджетах времени существенно менялась от 4 до 55 %. Так, резкое снижение стереотипии в поведении медведя происходило после подселения самки в смежную с ним клетку после ее реконструкции (2005 г. – 42 %, 2006 г. – 38 %, 2007 г. – 14 %, 2008 г. – 4 %). Также в эти годы сотрудники зоопарка активно осуществляли кормовое и предметное обогащение, стимулировали игровое поведение медведя.

Отметим, что бывает достаточно сложно отличить нормальное поведение от патологического и попрошайничества, зачастую эти формы поведения могут иметь сходства. В частности, ходьба по сторонам с точки зрения психологии животных является показателем необходимости выплеска энергии, точно так же можно рассматривать ходьбу по кругу (пэйсинг), хотя пэйсинг обычно трактуют как типично патологическую форму поведения, свидетельствующую о том,

что медведю не хватает двигательной активности. Постоянное или достаточно частое хождение по кругу свидетельствует о стремлении медведя оказаться на обширном пространстве с возможностью выплеска своей энергии. У исследуемых нами бурых медведей на пэйсинг отводится не так много времени (5–9 %).

В последние годы обогащение среды входит в практику содержания животных в зоопарках как обязательная составляющая (Подтуркин, Попов, 2012; Буянов и др., 2020). Однако, несмотря на широкое распространение внесения в вольеры различного рода «игрушек», имеется острый дефицит документированных исследований эффектов такого рода манипуляций (Подтуркин, Попов, 2010). Так, в Московском зоопарке взрослой медведице на протяжении полутора месяцев ежедневно предоставляли не менее трех способов обогащения среды из разных категорий: предметное, кормовое, когнитивное, запаховое, что привело к росту показателя разнообразия нормальной активности животного (Подтуркин, Сальникова, 2018). При этом сравнение рутинного (фон) и экспериментального обогащения среды показало большую эффективность последнего. Предоставление гепардам игрушки достоверно повышало их подвижность за счет снижения времени лежания, однако не имело долговременного сохранения (Подтуркин и др., 2008).

Эффективность обогащения среды принято оценивать по стандартным показателям: повышение разнообразия нормальной активности и снижение патологического поведения животного. В нашем эксперименте с появлением шины и у самки, и у самца изменились виды активностей. А именно такие активности, как дуть в трубу, чесаться, сидеть-наблюдать и ходить по кругу, перестали появляться, вместо них возникли новые виды активностей: качать шину, грызть шину, держать шину. У обоих медведей при появлении шины повысилась двигательная активность (самец 49 % и 66 %, самка – 86 % и 89%, но самец был более увлечен новым предметом, чем самка). Например, самец достоверно чаще самки грыз шину, а самка в период обогащения среды с помощью шины достоверно больше ходила туда-сюда.

Разнообразие поведения в процессе наших наблюдений и у самца, и у самки почти не менялось. Коэффициенты вариации достаточно высокие – лежат в промежутке от 2 до 3, что указывает на сравнительно

большое разнообразие поведения медведей в данных условиях зоокомплекса. Мы склонны объяснить эти результаты достаточно благополучным окружением изучаемых нами медведей.

В заключение отметим, что нам представляется интересным проследить динамику поведения медведей по отношению к новым предметам (шина и другие предметы), т. к. очевидно, что достаточно высокий интерес к этому объекту был обусловлен новизной, и по прошествии времени произойдут изменения поведения.

Заключение

Таким образом, согласно нашим наблюдениям, двигательная активность самца бурого медведя не изменялась в течение дня, медведица же была значительно активнее вечером, чем утром. Вечером по сравнению с утром у самца достоверно возрастает прошайничество, у самки не изменяется.

Проведенное нами обогащение среды с помощью подвешенной на цепи шины привело к изменению видов активностей медведей. Такие активности, как дуть в трубу,

чесаться, сидеть-наблюдать и ходить по кругу, перестали появляться, вместо них возникли новые виды активностей, такие как качать шину, грызть шину, держать шину. При этом самец был более увлечен новым предметом, чем самка. Также наблюдалось повышение двигательной активности обоих медведей, что говорит об эффективности проведенного обогащения среды с помощью шины.

Коэффициенты разнообразия поведения медведей на протяжении измеряемого периода мало отличаются, что говорит о постоянном поведении обоих медведей. Коэффициенты вариации высокие, что указывает на достаточно большое разнообразие их поведения.

При сравнении коэффициентов разнообразия поведения медведей с полученными нами аналогичными показателями 2-летней давности для этих же медведей можно видеть, что разнообразие поведения и самца, и самки повысилось. Вероятно, это свидетельствует о повышении разнообразия поведения животных в зоопарке с возрастом при правильном содержании и уходе.

Библиография

- Буянов И. Ю., Шушакова М. М., Третинникова Т. Н., Некипелова Е. О. Обогащение среды для семейства медвежьи в парке «Роев ручей» // Вестник КрасГАУ. 2020. № 3. С. 95–104.
- Зубчанинова Е. В., Попов С. В. Мониторинг поведения медведя-губача (*Melursus ursinus inornatus*) в Московском зоопарке // Научные исследования в зоологических парках: Сборник научных статей. Вып. 26. М.: Московский зоопарк, 2010. С. 52–70.
- Кнёпфер Ш. Рекомендации по содержанию бурого медведя (*Ursus arctos*) в неволе – обогащение и создание оптимальной среды . Австрия, FOUR PAWS, Центр спасения и реабилитации медведей, 2015. URL: <https://kldzoo.ru/upload/medialibrary/493/obogashchenie-medvedey-ot-four-paws-perevod-na-russkiy-yazyk.pdf> (дата обращения: 19.01.2023).
- Непринцева Е. С., Вощенова И. П. Стратегии «попрошайничества» медведей-губачей в Московском зоопарке // Поведение и поведенческая экология млекопитающих: Материалы 2-й науч. конф. 9–12 ноября 2009 г., г. Черноголовка. М.: Тов-во научных изданий КМК, 2009. С. 88.
- Подтуркин А. А., Попов С. В. Теоретические подходы к обогащению среды // Харьковский зоопарк. 2010. Вып. 5. С. 171–174.
- Подтуркин А. А., Попов С. В. Влияние характеристик лабораторной среды обитания на исследовательское поведение полуденных песчанок (*Meriones meridianus*) // Зоологический журнал. 2012. Т. 91, № 2. С. 202–207.
- Подтуркин А. А. Оптимизация среды обитания как способ повышения благополучия млекопитающих в условиях зоопарка : Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2013. 26 с. URL: https://new-dissert.ru/_avtoreferats/01006733842.pdf (дата обращения: 29.01.2023).
- Подтуркин А. А., Вощенова И. П., Непринцева Е. С. Выпрашивать нельзя, расхаживать – способы адаптации медведей к условиям неволи // От истоков к современности: 130 лет организации психологического общества при Московском университете: Юбилейная конференция. М., 2015. Вып. 5. С. 430–432.
- Подтуркин А. А., Попов С. В., Непринцева Е. С. Опыт обогащения среды двух гепардов (*Acinonyx jubatus*) в Московском зоопарке // Научные исследования в зоологических парках. 2008. Вып. 24. С. 45–52.
- Подтуркин А. А., Сальникова Т. Ю. Оценка эффективности обогащения среды самки бурого медведя (*Ursus arctos beringianus*) в Московском зоопарке // Научные исследования в зоологических парках. 2018. Вып. 33. С. 32–43.
- Попов С. В., Ильченко О. Г. Методические рекомендации по этологическим наблюдениям за млекопитающими в неволе // Руководство по научным исследованиям в зоопарках. М.: Евроазиатская региональная ассоциация зоопарков и аквариумов: Московский зоопарк, 2008. С. 3–66.

Благодарности

Выражаем благодарность научному сотруднику Московского зоопарка, кандидату биологических наук Подтуркину Алексею Александровичу за ценные консультации, а также руководству и сотрудникам экопарка «Зоолесье» (г. Петрозаводск) за возможность проведения исследований.

TO THE QUESTION OF THE BEHAVIOR OF THE BROWN BEAR IN CAPTIVITY

MOISEEVA
Tatyana Alekseevna

PhD, PetrSU, *tima3909@rambler.ru*

Keywords:
brown bear
zoo
behavior
time budget
time slice method
environmental enrichment

Summary: The article deals with the observation of the behavior of brown bears in a zoo using the method of time slices. In the process of preliminary observation of the animals, the behavioral patterns most characteristic of these bears were identified. On their basis, ethograms were compiled. Then, time budgets for each of the two bears (adult male and female, separately in the morning and evening), were determined and their detailed analysis was presented. The enrichment of the environment with the help of a tire suspended on a chain led to a change in the types of bear activities. At the same time, the male was more enthusiastic about the new object than the female. There was also an increase in the motor activity of both bears, which indicates the effectiveness of the changes made in the environment. Using the Shannon index, the diversity of the behavior of experimental bears was assessed. It is concluded that the diversity of animal behavior in the zoo increases with age provided proper maintenance and care.

Received on: 08 February 2023

Published on: 21 April 2023

References

- Buyanov I.Yu. Shushakova M.M. Tretinnikova T.N. Nekipelova E.O. Enrichment of the environment for the bear family in the park Roev Ruchey, Vestnik KrasGAU. 2020. No.3. P. 95-104.
- Neprinceva E.S. Voschanova I.P. Strategies for «begging» of sloth bears in the Moscow Zoo, Povedenie i povedencheskaya ekologiya mlekopitayuschih: M-ly 2-y nauch. konf. 9-12 noyabrya 2009 g., g. Chernogolovka. M.: Tov-vo nauchnyh izdaniy KMK, 2009. P. 88.
- Podturkin A.A. Popov S.V. Neprinceva E.S. Experience of enriching the environment of two cheetahs (*Acinonyx jubatus*) in the Moscow Zoo, Nauchnye issledovaniya v zoologicheskikh parkah. Moskovskiy zoopark. 2008. Vyp. 24. P. 45-52.
- Podturkin A.A. Popov S.V. Influence of laboratory habitat characteristics on the exploratory behavior of midday gerbils (*Meriones meridianus*), Zoologicheskiy zhurnal. 2012. Tom 91. No. 2. P. 202-207.
- Podturkin A.A. Popov S.V. Theoretical approaches to environmental enrichment, Har'kovskiy zoopark. 2010. Vyp. 5. P. 171-174.
- Podturkin A.A. Sal'nikova T.Yu. Evaluation of the effectiveness of environmental enrichment of a female brown bear in the Moscow Zoo, Nauchnye issledovaniya v zoologicheskikh parkah. Moskovskiy zoopark. 2018. Vyp. 33. P. 32-43.
- Podturkin A.A. Voschanova I.P. Neprinceva E.S. Begging is not allowed, pacing - ways of adapting bears to conditions of captivity, Yubileynaya konferenciya «Ot istokov k sovremennosti» 130 let organizacii psihologicheskogo obschestva pri Moskovskom universitete 29.09-01.10.2015 g. v g. Moskva. 2015. Vyp.5. P. 430-432.
- Podturkin A.A. Habitat optimization as a way to improve the welfare of mammals in a zoo setting. Avtoreferat dissertacii na soiskanie uchenoy stepeni kandidata biologicheskikh nauk. Special'nost' 03.02.04 – zoologiya. M., 2013. URL: https://new-disser.ru/_avtoreferats/01006733842.pdf (data obrascheniya: 29.01.2023).
- Popov S.V. Il'chenko O.G. Guidelines for ethological observations of mammals in captivity, Rukovodstvo po nauchnym issledovaniyam v zooparkah. M.: Evroaziatskaya regional'naya associaciya zooparkov i akvariumov, Moskovskiy zoopark, 2008. P. 3-66.
- Recommendations for keeping the brown bear (*Ursus arctos*) in captivity - enrichment and creation of an optimal environment. Avstriya, FOUR PAWS, Centr spaseniya i reabilitacii medvedey, 2015. URL: <https://kldzoo.ru/upload/medialibrary/493/obogashchenie-medvedey-ot-four-paws-perevod-na-russkiy-yazyk.pdf> (data obrascheniya: 19.01.2023).
- Zubchaninova E.V. Popov S.V. Monitoring the behavior of the sloth bear (*Melursus ursinus inornatus*) in the Moscow Zoo, Nauchnye issledovaniya v zoologicheskikh parkah. Sbornik nauchnyh statey. Vypusk 26. M.: Moskovskiy zoopark, 2010. P. 52-70.

УДК УДК 631.81

ЖИВОТНОВОДЧЕСКИЕ КОМПЛЕКСЫ КАК ИСТОЧНИКИ ЗАГРЯЗНЕНИЯ ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЫ ТЯЖЕЛЫМИ МЕТАЛЛАМИ (CU, ZN)

ПИЛИП
Лариса Валентиновна

кандидат ветеринарных наук, ФГБОУ ВО Вятский государственный агротехнологический университет, pilip_larisa@mail.ru

СЫРЧИНА
Надежда Викторовна

кандидат химических наук, ФГБОУ ВО Вятский государственный университет, nvms1956@mail.ru

КУЗНЕЦОВ
Дмитрий Алексеевич

аспирант, ФГБОУ ВО Вятский государственный университет, dimzaaa@gmail.com

Ключевые слова:
побочные продукты
животноводства
почвы
микроэлементы
медь
цинк
тяжелые металлы
загрязнение окружающей
среды

Аннотация: Микроэлементы Zn и Cu широко используются в составе витаминно-минеральных комплексов для животных. Около 1/3 содержащихся в рационе микроэлементов переходит в навоз – побочный продукт животноводства (ППЖ). Поступление Zn и Cu в окружающую среду в составе ППЖ от небольшой фермы на 500 коров может достигнуть 42.7 и 6.4 кг в год соответственно, при этом основная доля ППЖ вносится в пашню, расположенную вблизи от мест содержания животных. Исследования влияния навоза крупного рогатого скота на содержание Zn и Cu выполняли на территории, примыкающей к лагунам для обезвреживания жидкой фракции навозных стоков. В результате исследований установлено, что в удобляемой ППЖ пашне (почва глинистая) по сравнению с контролем наблюдается накопление валовых форм Cu и Zn (в 7 и 2.3 раза соответственно). Содержание подвижной Cu в пашне по сравнению с контролем увеличилось в 16 раз, содержание подвижного Zn практически не изменилось. Выявленный уровень микроэлементов в почве не превышает установленных норм, однако накопление валовых форм Zn и Cu свидетельствует о том, что поступление соответствующих элементов с ППЖ (даже при использовании органических удобрений в агрохимически обоснованных нормах) превышает их вынос с урожаем кормовых культур. Результаты исследований дают основания предположить, что основной вклад в процессы мобилизации / иммобилизации Cu вносит комплексообразование с органическими лигандами, а для Zn его связывание на отрицательно заряженной поверхности глинистых частиц. Для предотвращения возможности загрязнения примыкающих к животноводческим предприятиям территорий Zn и Cu необходимо контролировать динамику поступления и актуального содержания этих элементов в почве.

© Петрозаводский государственный университет
Рецензент: В. И. Кулагина

Получена: 02 декабря 2022 года

Подписана к печати: 15 апреля 2023 года

Введение

28 июня 2022 г. Государственной Думой был принят Федеральный закон от 14 июля 2022 г. № 248-ФЗ «О побочных продуктах животноводства и о внесении изменений в отдельные законодательные акты Российской Федерации». Целью принятого закона является повышение эффективности использования навоза, помета, стоков, подстилки, которые ранее относились к категории отходов производства. После вступления закона в силу (с 1 марта 2023 г.) при условии соблюдения всех предъявляемых к ним требований соответствующие материалы получат статус побочных продуктов животноводства (ППЖ) и могут быть использованы в качестве органических удобрений в сельскохозяйственном производстве. Важнейшим требованием закона является недопущение загрязнения окружающей среды. Соблюдение указанного требования сопряжено с определенными трудностями, поскольку в ППЖ содержатся не только агрохимически ценные компоненты, но и широкий спектр составляющих, которые представляют существенную экологическую опасность (тяжелые металлы (ТМ), антибиотики, патогенные микроорганизмы и др.) (Пилип, Сырчина, 2019; Сырчина и др., 2022). Для минимизации негативных последствий ППЖ перед использованием подвергают специальной обработке (обезвреживанию), которая обычно включает разделение навоза и навозных стоков на жидкую (ЖФ) и твердую фракции (ТФ) с последующим выдерживанием ЖФ в лагунах, а ТФ на оборудованных площадках. Соответствующая обработка способствует уничтожению патогенных микроорганизмов, яиц гельминтов и семян сорных растений. Обезвреженные ППЖ могут быть использованы в качестве органических удобрений.

Особенностью ЖФ является высокая влажность и низкое содержание питательных веществ, что снижает экономическую целесообразность транспортировки этого продукта на значительные расстояния. В связи с этим ЖФ из лагун вносятся в пашню, расположенную на незначительном расстоянии (до 5 км) от животноводческих предприятий. Внесение больших объемов органических удобрений на ограниченных площадях оказывает существенное влияние на агрохимические характеристики агроземов: уровень кислотности, содержание органического вещества, подвижность фосфора, калия, биодоступность агрохимически ценных

микроэлементов и опасных тяжелых металлов (Пилип и др., 2020, 2021). Следует отметить, что многие микроэлементы, включая Zn и Cu, относятся к группе ТМ. Потребность живых организмов в этих элементах ограничена определенными физиологическими пределами, при превышении которых микроэлементы начинают проявлять токсичные свойства. Согласно ГОСТ 17.4.1.0283, Zn относится к первому, а Cu ко второму классу опасности. Содержание этих элементов в почве подлежит нормированию.

Сбалансированный рацион для коров должен включать 695 мг Zn и 105 мг Cu (Позывайло и др., 2016). Примерно треть потребленных микроэлементов переходит в навоз (Андреев и др., 2022). Простые расчеты показывают, что поступление Zn и Cu в окружающую среду в составе ППЖ от небольшой фермы на 500 коров составят 42.7 и 6.4 кг в год соответственно. Содержащиеся в навозе органические соединения (карбоновые кислоты, мочевина, фенолы, гетероциклы, биогенные амины и др.), способные образовывать растворимые комплексы с ионами ТМ, могут повысить подвижность и биодоступность микроэлементов в почве до опасного для окружающей среды уровня. В условиях чрезмерного накопления подвижных форм микроэлементов почвы утрачивают свое плодородие.

Цель настоящей работы состояла в изучении влияния обезвреженной жидкой фракции навоза крупного рогатого скота на содержание валовой и подвижной форм микроэлементов (Zn, Cu) в пашне.

Материалы

Исследования проводили в октябре 2021 г. в Кировской области вблизи крупного молочного комплекса. В хозяйстве предусмотрено кормление животных полнорационными кормосмесями (монокорм), которые состоят из сilage, сена (сенная резка), концентратов и кормовых добавок. Система содержания животных – круглогодовая стойловая.

Образующийся навоз сепарируют на фракции. После аэробной обработки в биореакторах ТФ возвращают на фермы и используют в качестве подстилки, а ЖФ направляют в лагуны. После периода обезвреживания ЖФ откачивают из лагун и вносят в пашню с помощью буксируемой шланговой системы. Нормы внесения рассчитывает агрохимическая служба предприятия.

Для проведения исследований было вы-

брано примыкающее к лагунам пахотное поле площадью 30 га (эксперимент). Почвы глинистые, дерново-подзолистые. В период с 2019 по 2021 г. в пашню ежегодно вносили ЖФ в норме 200 ± 20 т/га. В более ранний период в качестве удобрений использовали подстилочный и бесподстилочный навоз КРС. Минеральные удобрения последние 6 лет не применяли. Поле использовали в кормовом севообороте. В год отбора почвенных проб на поле выращивали кукурузу на силос.

Контрольные пробы (контроль) отбирали на заросших травой и кустарником участках, расположенных на расстоянии не менее 300 м от границ пашни. Почва контрольных участков дерново-подзолистая, механический состав идентичен пахотному полю.

Объединенные пробы почвы массой по 500 г составляли из точечных, отобранных методом конверта. Точечные пробы почвы отбирали на глубину пахотного горизонта тростевым буром. Было отобрано по 80 точечных проб с опытного и контрольного участков, из которых было составлено по 4 объединенные пробы (контроль и эксперимент). Отбор проб проводили согласно ГОСТ Р 58595-2019. Пробоподготовку и химический анализ выполняли через 3 дня после отбора проб.

Методы

Содержание Zn и Cu определяли атомно-абсорбционным методом на спектрометре AAC «Спектр-5-4» по ФР 1.31.2018.31189 «Методика измерений массовых долей токсичных металлов в пробах почв атомно-абсорбционным методом». Подвижные формы металлов в почвах извлекали ацетатно-аммонийным буферным раствором с pH = 4.8. Отношение массы почвы к объему рас-

твора 1:10, время воздействия экстрагента 1 час при взвешивании на ротаторе.

Для определения валовой формы к 10 г измельченной и просеянной воздушно-сухой почвы добавляли 50 см³ HNO₃ (1:1), кипятили на медленном огне 10 мин, добавляли 10 см³ концентрированной H₂O₂, кипятили 10 мин, суспензию фильтровали, к осадку добавляли 40 см³ раствора HNO₃ (1 моль/дм³), кипятили 30 мин, фильтровали, осадок на фильтре промывали горячим раствором HNO₃ (1 моль/дм³).

Кроме Zn и Cu в отобранных пробах определяли кислотность (pH_{KCl} – по ГОСТ Р 58594-2019; pH_{H2O} – по ГОСТ 26423-85) и органическое вещество (ГОСТ 23740-2016 методом прокаливания до постоянной массы), поскольку эти показатели оказывают существенное влияние на подвижность микроэлементов (Fijałkowski et al., 2012; Маркина и др., 2016).

Статистическую значимость различий средних величин оценивали по t-критерию Стьюдента (использовали гетероскедастический двусторонний тест TTEST из статистического пакета Microsoft Excel).

Результаты

В результате проведенных исследований было выявлено, что экспериментальные пробы почвы отличались более высоким содержанием органического вещества и более низким уровнем кислотности по сравнению с контрольными пробами и средневзвешенными показателями (СВП) пахотных почв Кировской области (данные агрохимического обследования сельскохозяйственных угодий предоставлены ФГБУ ГЦАС «Кировский» за 2018 г.), характерными для пахотных почв соответствующей территории (табл. 1).

Таблица 1. Содержание органического вещества и кислотность почвы

№ п/п	Показатель	Значение		
		контроль	эксперимент	СВП
1	Содержание органического вещества, % масс.	4.2 ± 0.2	6.0 ± 0.4	2.1
2	Обменная кислотность (pH _{KCl}), единиц pH	4.0 ± 0.2	7.7 ± 0.3	5.1
3	pH водной вытяжки (pH _{H2O}), единиц pH	5.7 ± 0.3	8.1 ± 0.3	Данные отсутствуют

Примечание. Жирным шрифтом в таблицах выделены статистически значимые различия между контрольными и экспериментальными пробами ($P > 0.95$).

Выявленное в ходе эксперимента накопление органического вещества и снижение уровня кислотности пашни под влиянием многолетнего внесения навоза КРС хорошо согласуется с результатами других экспери-

ментальных исследований (Васбиева, 2021).

В табл. 2 приведены результаты эксперимента, характеризующие содержание подвижных и валовых форм микроэлементов в отобранных образцах почвы.

Таблица 2. Содержание меди и цинка в почве

№ п/п	Показа- тель	Содержание, мг/кг					
		валовое содержание			подвижная форма		
		контроль	эксперимент	СВП	контроль	эксперимент	СВП
1	Cu	2.8 ± 0.6	19.3 ± 4.4	9.2	0.08 ± 0.02	1.2 ± 0.3	2.9
2	Zn	7.3 ± 2.4	16.8 ± 5.5	24.8	5.3 ± 1.4	5.4 ± 1.8	1.2

Обсуждение

Полученные результаты свидетельствуют о том, что в удобряемой навозом пашне по сравнению с контролем наблюдается накопление валовых форм Cu и Zn (в 7 и 2.3 раза соответственно). Содержание подвижной Cu в пашне по сравнению с контролем увеличилось в 16 раз. Подвижность Zn в контрольных и опытных пробах была практически одинаковой.

Выявленное в ходе эксперимента содержание подвижного Zn в пашне, согласно принятым в агрохимической службе градациям для дерново-подзолистых и серых лесных почв, приближается к высокой обеспеченности (более 5.0 мг/кг). Содержание подвижной Cu соответствует низкой обеспеченности (менее 1.5 мг/кг), однако существенно превышает соответствующий уровень, выявленный для контрольных проб.

В нейтральной, богатой органическим веществом пашне доля подвижной Cu превышает 6 % от валового уровня, в кислой почве контрольных участков этот показатель не достигает 3 %. Можно предположить, что в пашне переход Cu в подвижную форму обусловлен образованием мобильных органоминеральных комплексов, например комплексов с карбоксильными или фенольными соединениями, источником которых является навоз. Данные о выраженной органофильности Cu приведены в различных исследованиях (Sims, 1986; McBride, 1989). Увеличение pH приводит к депротонированию карбоксильных и фенольных групп, в результате чего связывание катионов TM в комплексах облегчается. Соответствующий эффект будет проявляться более отчетливо в условиях известкования, поскольку снижение кислотности способствует депротониро-

ванию органических лигандов и повышению устойчивости комплексных соединений.

Для Zn выявлена противоположная зависимость: в пашне содержание подвижного Zn составляет 32 % от валового, в контроле – 73 %. Соответствующая зависимость может быть обусловлена сродством Zn к слоистым силикатам (Garcia-Mina, 2006; Водяницкий, 2008), поверхность которых благодаря наружным силенольным группам несет отрицательный заряд (Malandrino et al., 2006). В кислой среде ионы H⁺ вытесняют катионы Zn²⁺ с поверхности силикатов, в результате чего относительное содержание подвижных форм этого металла увеличивается. Снижение кислотности почвы под влиянием навоза приводит к депротонированию силенольных групп и увеличению отрицательного заряда на поверхности глинистых частиц, что способствует иммобилизации Zn.

Следует отметить, что Zn и Cu относятся к опасным экотоксикантам, содержание которых в почве населенных мест и сельскохозяйственных угодий нормируется Сан-Пин 1.2.3685-21. Согласно этому документу, ориентировочно допустимая концентрация (ОДК) валовых форм Cu в кислых глинистых и суглинистых почвах составляет 66.0 мг/кг, в близких к нейтральным и нейтральным суглинистых и глинистых – 132.0 мг/кг. Для Zn соответствующие показатели установлены на уровне 110 и 220 мг/кг соответственно. Предельно допустимая концентрация (ПДК) подвижной Cu в почве – 3.0 мг/кг, подвижного Zn – 23.0 мг/кг. Сопоставление соответствующих нормативов с результатами выполненных исследований (см. табл. 2) показывает, что долговременное внесение навоза и ЖФ навоза КРС не привело к повышению уровня подвижных и валовых форм Zn и Cu в пашне выше допустимого, при этом

содержание доступных для растений форм дефицитных микроэлементов в агроземе по сравнению с бедными дерново-подзолистыми почвами увеличилось. Накопление валовых форм Zn и Cu свидетельствует о том, что поступление соответствующих элементов в пашню с навозом и ЖФ навоза (даже при использовании органических удобрений в агрохимически обоснованных нормах) превышает уровень выноса микроэлементов с урожаем кормовых культур.

Заключение

Систематическое внесение навоза, навозных стоков и продуктов их переработки (в частности, жидкой фракции навозных стоков) приводит к накоплению в пашне валовых форм Zn и Cu, входящих в состав витаминно-минеральных комплексов для животных. Соответствующий процесс имеет большое значение для обеспечения плодородия бедных микроэлементами дерново-подзолистых почв.

Внесение навоза в загрязненные медью почвы может привести к негативным экологическим последствиям, поскольку это удобрение способствует переходу Cu в под-

вижную форму за счет образования растворимых комплексов с органическими лигандами.

Влияние навоза на подвижность Zn обусловлено сочетанным действием двух противоположных процессов: переходом Zn в мобильную форму за счет образования комплексов с органическими веществами и иммобилизацией катионов Zn^{2+} на отрицательно заряженной поверхности слоистых силикатов (глинистых минералов). Снижение кислотности под влиянием навоза приводит к интенсификации обоих процессов, но в разной степени. Согласно результатам эксперимента, основное влияние на подвижность Zn оказывают процессы мобилизации-иммобилизации этого элемента на поверхности глинистых материалов, поэтому доля подвижного цинка в кислых почвах выше, чем в нейтральных.

Для предотвращения возможности загрязнения примыкающих к животноводческим предприятиям территорий цинком и медью необходимо контролировать динамику поступления и актуального содержания этих элементов в почве.

Библиография

- Андреев А. И., Менькова А. А., Костромкина Н. В. Усвоение марганца, меди и цинка при сенажном типе кормления ремонтных телок // Известия ОГАУ. 2022. № 4 (96). С. 290–293. URL: <https://cyberleninka.ru/article/n/usvoenie-margantsa-medi-i-tsinka-pri-senazhnom-tipe-kormleniya-remontnyh-tyolok> (дата обращения: 21.11.2022).
- Васбиева М. Т. Изменение агрохимических показателей дерново-подзолистой почвы Предуралья при длительном применении удобрений // Почвоведение. 2021. № 1. С. 90–99. DOI: 10.31857/S0032180X21010135.
- Водяницкий Ю. Н. Сродство тяжелых металлов и металлоидов к фазам-носителям в почвах // Агрохимия. 2008. № 9. С. 87–94.
- Маркина Е. О., Григорьев В. В., Сырчина Н. В. Влияние различных добавок на подвижность тяжелых металлов в почвах // Экология родного края: проблемы и пути решения: Материалы Всерос. научно-практич. конф. с междунар. участием. Киров: ООО «Радуга-ПРЕСС», 2016. С. 87–90.
- Пилип Л. В., Сырчина Н. В. Экологическая проблема отрасли свиноводства // Аграрная наука – сельскому хозяйству: Сборник материалов XIV Междунар. научно-практич. конф. Кн. 2. Барнаул: Алтайский государственный аграрный университет, 2019. С. 193–196.
- Пилип Л. В., Козвонин В. А., Сырчина Н. В., Колеватых Е. П., Ашихмина Т. Я. Влияние подкисления навозных стоков на их микробиологические характеристики // Теоретическая и прикладная экология. 2020. № 3. С. 161–167. DOI: 10.25750/1995-4301-2020-3-161-167.
- Пилип Л. В., Сырчина Н. В., Ашихмина Т. Я. Промышленные свинокомплексы как источники загрязнения окружающей среды тяжелыми металлами // Известия Коми научного центра УрО РАН. 2021. № 5 (51). С. 88–91.
- Позывайло О. П., Котович И. В., Копать Н. В., Зайцев С. Ю. Динамика показателей минерального обмена у коров-первотелок в течение лактационного периода // Весник МДПУ ім. І. П. Шамякіна. 2016. № 1 (47). С. 68–75. URL: <https://cyberleninka.ru/article/n/dinamika-pokazateley-mineralnogo-obmena-u-korov-pervotelok-v-techenie-laktatsionnogo-perioda> (дата обращения: 23.11.2022).
- Сырчина Н. В., Пилип Л. В., Ашихмина Т. Я. Химическая деградация земель под воздействием отходов животноводства // Теоретическая и прикладная экология. 2022. № 3. Р. 219–225. DOI: 10.25750/1995-4301-2022-3-219-225.
- Fijałkowski K., Kacprzak M., Grobelak A., Placek A. The influence of selected soil parameters on the mobility of heavy metals in soil // Inżynieria i Ochrona Środowiska. 2012. Vol. 15. No 1. P. 81–92.

- URL: https://www.researchgate.net/publication/282734701_The_influence_of_selected_soil_parameters_on_the_mobility_of_heavy_metals_in_soil (дата обращения: 22.11.2022).
- Garcia-Mina J. M. Stability, solubility and maximum metal binding capacity in metal-humic complexes involving humic substances extracted from peat and organic compost // Organic Geochemistry. 2006. Vol. 37. No 12. P. 1960–1972. DOI: 10.1016/j.orggeochem.2006.07.027.
- Malandrino M., Abollino O., Giacomino A., Aceto M., Mentasti E. Adsorption of heavy metals on vermiculite: influence of pH and organic ligands // Journal of Colloid and Interface Science. 2006. Vol. 299. No 2. P. 537–546. DOI: 10.1016/j.jcis.2006.03.011.
- McBride M. B. Reactions controlling heavy metal solubility in soils // Adv. Soil Sci. 1989. Vol. 10. P. 1–56. DOI: 10.1007/978-1-4613-8847-0_1.
- Sims J. T. Soil pH effects on the distribution and plant availability of manganese, copper, and zinc // Soil Science Society of America Journal. 1986. Vol. 50. No 2. P. 367–373.

Благодарности

Авторы выражают благодарность за информационную поддержку руководителю ФГБУ ГЦАС «Кировский» Молодкину Владимиру Николаевичу.

LIVESTOCK COMPLEXES AS SOURCES OF ENVIRONMENTAL POLLUTION WITH HEAVY METALS (CU, ZN)

PILIP
Larisa Valentinovna

Ph.D., Vyatka State Agrotechnological University, pilip_larisa@mail.ru

SYRCHINA
Nadezhda Victorovna

Ph.D., Vyatka State University, nvms1956@mail.ru

KUZNETSOV
Dmitriy Alekseevich

postgraduate student, Vyatka State University, dimzaaa@gmail.com

Keywords:
animal industry by-products
soil
trace elements
copper
zinc
heavy metals
environmental pollution

Summary: Trace elements Zn and Cu are widely used as part of vitamin-mineral complexes for animals. About 1/3 of the trace elements of the animal diet goes into manure – a by-product of animal industry (BPA). The intake of Zn and Cu into the environment as part of the BPA from a small farm for 500 cows can reach 42.7 and 6.4 kg per year, respectively. At that, most of the BPA goes into arable land, next to animal farms. Studies of the effect of cattle manure on the content of Zn and Cu were carried out on the territory adjacent to the lagoons for the neutralization of the liquid fraction of manure effluents. It was found that in the arable land fertilized by BPA (clay soil), there was an accumulation of total forms of Si and Zn by 7 and 2.3 times, respectively, in comparison with the control. The content of mobile Cu in arable land increased by 16 times compared to the control, and the content of mobile Zn practically did not change. The detected level of trace elements in the soil did not exceed the established norms. However, the accumulation of total forms of Zn and Cu indicates that the intake of the corresponding elements from the BPA (even when using organic fertilizers in agrochemically-sound rate) exceeds their removal with the harvest of forage crops. The results of the research give reason to assume that the main contribution to the processes of mobilization /immobilization of Cu is a complex formation with organic ligands, as for Zn, it is binding on the negatively charged surface of clay particles. To prevent the possibility of contamination of territories adjacent to livestock enterprises with Zn and Cu, it is necessary to monitor the dynamics of the intake and current content of these elements in the soil.

Reviewer: V. I. Kulagina

Received on: 02 December 2023

Published on: 15 April 2023

References

- Andreev A. I. Men'kova A. A. Kostromkina N. V. Assimilation of manganese, copper and zinc during the haylage type of feeding of heifer replacement, Izvestiya OGAU. 2022. N 4 (96). P. 290–293.
URL: <https://cyberleninka.ru/article/n/usvoenie-margantsa-medi-i-tsinka-pri-senazhnom-tipe-kormleniya-remontnyh-tyolok> (data obrascheniya: 21.11.2022).
- Fijałkowski K., Kacprzak M., Grobelak A., Placek A. The influence of selected soil parameters on the mobility of heavy metals in soil, Inżynieria i Ochrona Środowiska. 2012. Vol. 15. No 1. R. 81–92.
URL: https://www.researchgate.net/publication/282734701_The_influence_of_selected_soil_parameters_on_the_mobility_of_heavy_metals_in_soil (data obrascheniya: 22.11.2022).
- Garcia-Mina J. M. Stability, solubility and maximum metal binding capacity in metal-humic complexes involving humic substances extracted from peat and organic compost, Organic Geochemistry. 2006. Vol. 37. No 12. P. 1960–1972. DOI: 10.1016/j.orggeochem.2006.07.027.
- Malandrino M., Abollino O., Giacomino A., Aceto M., Mentasti E. Adsorption of heavy metals on vermiculite: influence of pH and organic ligands, Journal of Colloid and Interface Science. 2006. Vol. 299. No 2. P. 537–546. DOI: 10.1016/j.jcis.2006.03.011.
- Markina E. O. Grigor'ev V. V. Syrchnina N. V. Influence of various additives on the mobility of heavy metals in

- soils, Ekologiya rodnogo kraja: problemy i puti resheniya: Materialy Vserop. nauchno-prakticheskoy konf.s mezhdunar.uchastiem. Kirov: OOO «Raduga-PRESS», 2016. P. 87–90.
- McBride M. B. Reactions controlling heavy metal solubility in soils, Adv. Soil Sci. 1989. Vol. 10. P. 1–56. DOI: 10.1007/978-1-4613-8847-0_1.
- Pilip L. V. Kozvonin V. A. Syrchina N. V. Kolevatyh E. P. Ashihmina T. Ya. The effect of acidifying of manure effluent on their microbiological characteristics, Teoreticheskaya i prikladnaya ekologiya. 2020. N 3. P. 161–167. DOI: 10.25750/1995-4301-2020-3-161-167.
- Pilip L. V. Syrchina N. V. Ashihmina T. Ya. Industrial pig farms as sources of environmental pollution with heavy metals, Izvestiya Komi nauchnogo centra UrO RAN. 2021. N 5 (51). P. 88–91.
- Pilip L. V. Syrchina N. V. Environmental problem of the pig industry, Agrarnaya nauka - sel'skomu hozyaystvu: Sbornik materialov XIV Mezhdunarodnoy nauchno-prakticheskoy konferencii. Kniga 2. Barnaul: Altayskiy gosudarstvennyy agrarnyy universitet. 2019. P. 193–196.
- Pozyvaylo O. P. Kotovich I. V. Kopat' N. V. Zaycev S. Yu. Dynamics of mineral metabolism indicators in first-calf heifers during the lactation period, Vesnik MDPU imya I. P. Shamyakina. 2016. N 1 (47). P. 68–75. URL: <https://cyberleninka.ru/article/n/dinamika-pokazateley-mineralnogo-obmena-u-korov-pervotelok-v-techenie-laktatsionnogo-perioda> (data obrascheniya: 23.11.2022).
- Sims J. T. Soil pH effects on the distribution and plant availability of manganese, copper, and zinc, Soil Science Society of America Journal. 1986. Vol. 50. No 2. P. 367–373.
- Syrchina N. V. Pilip L. V. Ashihmina T. Ya. Chemical land degradation under the influence of animal husbandry waste, Teoreticheskaya i prikladnaya ekologiya. 2022. No 3. P. 219–225. DOI: 10.25750/1995-4301-2022-3-219-225.
- Vasbieva M. T. Change of agrochemical properties in soddy-podzolic soil owing to long-term application of fertilizers, Pochvovedenie. 2021. N 1. P. 90–99. DOI: 10.31857/S0032180X21010135.
- Vodyanickiy Yu. N. Affinity of heavy metals and metalloids for phase-carriers in soils, Agrohimiya. 2008. N 9. P. 87–94.

КНИГА, ПРЕДОПРЕДЕЛИВШАЯ ЖИЗНЬ

КОРОСОВ
Андрей Викторович

*д. б. н., Петрозаводский государственный университет,
korosov@psu.karelia.ru*

Подписана к печати: 10 апреля 2023 года

Не раз приходилось читать, что интерес к тому или иному роду деятельности сложился у человека в детстве благодаря случаю. Иногда это бывает встреча с интересной личностью, иногда – с завлекающей книгой или интригующим явлением природы. Нечто аналогичное произошло со мной дважды. Первый раз – когда отец принес и показал мне гадюку, на всю жизнь заинтриговавшую меня своей грацией и опасностью. Второй раз – уже после окончания университета, когда нужно было утверждаться на своем пути в научной деятельности. Это было в 1981 г. в Институте экологической токсикологии (г. Байкальск). Покупая научную литературу (Интернета тогда не было), среди прочих биологических изданий случайно приобрел небольшую книжку с интригующим названием «Введение в системный анализ: применение в экологии», которая как будто обещала тренинг по логике. Быстро пролистав, я увидел таблицы, текст и очень мало формул, которые меня не напугали (в университете высшая математика давалась с трудом), и купил ее. Роль этих событий в моей жизни можно оценить по названию моей докторской диссертации «Развитие системного подхода к изучению островных популяций животных (на примере обыкновенной гадюки)».

Книга Дж. Джефферса «Введение в системный анализ: применение в экологии» (1981) написана блестательно. Оказалось, что она о математике, но именно для биологов.

Во-первых, всегда превалирует постановка биологической проблемы. Через при-

зму собственной эрудиции читатель видит спектр возможностей, которые открывает математическая обработка. Автор никогда не пугает математическими заклинаниями «положим, что...», но всегда конкретен: «Газуэ выращивал два вида дрожжей...». Шаг за шагом ненавязчиво вводится формализация задачи, объясняется метод решения (уже с помощью формул), далее идут расчеты (иногда и программы на Basic) и конкретные выводы.

Во-вторых, великолепен подбор рассмотренных методов – многомерные методы (дискриминантный, компонентный, кластерный, канонический анализ), методы моделирования (стохастическое, матричное, математическое, детерминистическое и пр.) и др.

В-третьих, изложение четко структурировано, доступно, наглядно и при этом очень компактно. Самое важное состоит в том, что раскрывается полный цикл количественного исследования биологического явления – подбор данных, обработка числового материала, формы представления результатов, биологическая интерпретация, выводы и постановка новых вопросов.

Почему же я пишу о книге спустя 40 лет после ее издания? Просто опять понадобилось уточнить фразеологию при описании расчета канонических корреляций. Эта книга много раз служила мне образцом для описания методов применения математики в собственных статьях и учебниках по биометрии.

Абсолютно уверен: она до сих пор актуальна и нужна биологам.



Библиография

Джефферс Дж. [Введение в системный анализ: применение в экологии](#). М.: Мир, 1981. 256 с.

THE BOOK THAT PREDETERMINED LIFE

KOROSOV
Andrey Victorovich

DSc, Petrozavodsk State University, korosov@psu.karelia.ru

Published on: 10 April 2023

References

Jeffers J. Introduction to system analysis: application in ecology. M.: Mir, 1981. 256 p.

MAXENT В EXCEL

КОРОСОВ
Андрей Викторович

д. б. н., Петрозаводский государственный университет,
korosov@psu.karelia.ru

Получена: 16 февраля 2023 года

Подписана к печати: 24 февраля 2023 года

В последние годы появилось множество публикаций с результатами изучения пространственного распределения видов и реконструкции локальных ареалов с помощью метода максимальной энтропии (ММЭ). Широкое распространение получила обработка данных с помощью программы MaxEnt (https://biodiversityinformatics.amnh.org/open_source/maxent/), описание которой можно найти на разных сайтах (например, <https://gis-lab.info/qa/maxent.html>).

К сожалению, руководства к использованию этой программы ни в коей мере не объясняют теоретические основы этого оригинального метода. Более того, сама программа реализует большое количество алгоритмов, не имеющих никакого отношения собственно к ММЭ. В этой программе есть блоки чтения исходных данных с сайтов интернета, блоки ввода данных наблюдений по встречам видов, блок подготовки этих данных для анализа, блок расчета логистической регрессии, блок презентации результатов в форме весовых нагрузок предикторов, блок назначения вероятностной границы и построения карты ареала, блок ROC-анализа, блок ресамплинга, блок верификации полученных результатов, блоки статистической и информационной оценки. Собственно сам ММЭ применяется только в процедуре настройки параметров множественной логистической регрессии, и в этом смысле не вполне понятно, почему вся эта замечательная технология пространственного анализа получила однобокое название MaxEnt (maximum entropy).

К сожалению, теоретические основы ММЭ, изложенные в различных учебниках математическим языком, достаточно сложны для специалистов по зоологии или ботанике, которые используют метод MaxEnt. Если исследователи не вполне разбирают-

ся в тонкостях применяемой технологии, то можно ли избежать недоразумений при интерпретации ее результатов? В частности, практически в каждой работе используются кривые ROC-анализа, ориентируясь на которые авторы оценивают свои результаты (обычно положительно). И вот что интересно: авторы не обращают внимание на то, что ROC-анализ оперирует понятием «доля истинно отрицательных случаев», под которым в исследованиях распространения видов подразумевается ситуация, когда вида в данной местности наверняка нет. Однако сама технология максента учитывает только те точки, где вид был встречен, ориентирована только на факт «вид есть», поскольку факта «вид отсутствует» просто нет, есть утверждение «вид не был обнаружен», что не эквивалентно факту отсутствия вида и не имеет никакого отношения к его распространению. Таким образом, когда исходные данные не несут информации о том, что где-то «вид отсутствует», невозможно вычислить «долю истинно отрицательных случаев», следовательно, невозможно построить ROC-кривую и делать какие-либо выводы на ее основе. А они делаются. И таких нюансов – не один.

Очевидно, пользователям программы MaxEnt нужно лучше разбираться во всех вычислительных процедурах. Не отрицая необходимости читать специальную литературу (например, Philips et al., 2006, [PDF](#); <https://stok1946.blogspot.com/2020/11/sdm.html>, [PDF](#)), можно предложить и дополнительный путь – проанализировать ход всех вычислительных процедур в среде Excel. Книга Excel со всеми такими вычислениями выложена на сайте Microsoft (<https://www.microsoft.com/en-us/download/details.aspx?id=52427> (отметим, что файл MESDMT.xlsx грузится только из браузера Microsoft Edge) ([XLSX](#)). Об

этой работе упомянула Ю. Фёдорова в своем докладе «Моделирование ареалов растений в MaxEnt – преимущества и недостатки» на конференции «Цифровые геотехнологии» (14.12.2019) (<https://www.youtube.com/watch?v=HrIkYDT3lbc>) и любезно подсказала

ссылку на этот ресурс.

Понимая структуру ссылок в формулах и блоки промежуточных результатов математических расчетов, можно во всех деталях разобраться с этой технологией.

Maximum-Entropy Species-Distribution Modeling Tutorial

The screenshot shows a web page with a light gray header bar. Inside the bar, there is a message: "Important! Selecting a language below will dynamically change the complete page content to that language." Below this message, there is a "Language:" dropdown menu set to "English". To the right of the dropdown is a red rectangular button with the word "Download" in white text. The main content area of the page contains text about the tutorial, followed by three expandable sections with plus signs and labels: "Details", "System Requirements", and "Install Instructions".

Our tutorial, written in Excel 2010, is designed to familiarize users with a commonly used approach in species-distribution modeling—the maximum-entropy approach. Last published: September 17, 2010.

Details

System Requirements

Install Instructions

Библиография

Philips S. J., Anderson R. P., Schapire R. E. Maximum entropy modeling of species geographic distributions // Ecological Modelling. 2006. Vol. 190. P. 231–259.

MAXENT IN THE EXCEL

KOROSOV
Andrey Victorovich

DSc, Petrozavodsk State University, korosov@psu.karelia.ru

Received on: 16 February 2023

Published on: 24 February 2023

References

Philips S. J., Anderson R. P., Schapire R. E. Maximum entropy modeling of species geographic distributions, Ecological Modelling. 2006. Vol. 190. P. 231–259.