

Мишустин Станислав Сергеевич

**Динамика структуры популяций ящериц в полупустынях юго-восточной части
Нижнего Поволжья**

03.02.08 – Экология

Автореферат
диссертации на соискание учёной степени
кандидата биологических наук

Работа выполнена на кафедре системной экологии экологического факультета ФГАОУ ВО «Российский университет дружбы народов»

Научный руководитель: **Полынова Галина Вячеславовна**, доцент, кандидат биологических наук, доцент департамента рационального природопользования Института экологии ФГАОУ ВО «Российский университет дружбы народов»

Официальные оппоненты: **Черлин Владимир Александрович**, доктор биологических наук, профессор кафедры зоологии и физиологии биологического факультета ФГБОУ ВО «Дагестанский государственный университет»

Лотиев Константин Юрьевич, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник научного отдела ФГБУ «Сочинский национальный парк»

Ведущая организация: ФГБОУ ВО «Российский государственный аграрный университет – МСХА имени К.А. Тимирязева»

Защита диссертации состоится «13» апреля 2022 г. в 14:00 на заседании диссертационного совета ПДС 0800.001 в ФГАОУ ВО «Российский университет дружбы народов» по адресу: 117198, г. Москва, ул. Миклухо-Макляя, д. 6.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке ФГАОУ ВО «РУДН» по адресу: 117198, ул. Миклухо-Макляя, д.6.

Объявление о защите и текст автореферата размещены на официальном сайте Высшей аттестационной комиссии при Министерстве науки и высшего образования РФ (www.vak.ed.gov.ru) и на сайте <http://dissovet.rudn.ru>.

Автореферат разослан «___» _____ г.

Учёный секретарь
диссертационного совета 0800.001, доцент,
кандидат химических наук

Харламова М.Д.

I. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы исследования. Вымирание видов является естественным ходом событий, о чём писал ещё Ч. Дарвин (1935). Однако в XX веке влияние человека существенно изменяло «лик Земли», став «мощной геологической силой» (Вернадский, 1965). Одной из актуальных проблем XXI века стало снижение в мировом масштабе видового разнообразия, в том числе и по вине человека. Исследования данной проблемы становятся всё более востребованными. По данным Организации Объединённых Наций (2021) угроза вымирания не менее одного миллиона видов флоры и фауны из восьми становится всё более реалистичной. Безусловно, это относится и к земноводным, и к пресмыкающимся, которые успели расселиться по всей территории планеты за исключением полярных зон. По некоторым данным вымирание в ближайшее время может коснуться не менее шести тысяч видов этих классов позвоночных животных (Хейзен, 2015).

В рамках отмеченной проблемы особый интерес представляет состояние популяций трёх ключевых видов ящериц пустынных и полупустынных регионов России, о которых существует следующая информация из Красных книг:

- разноцветная ящурка (*Eremias arguta* Pall., 1773) внесена в Красную книгу Оренбургской, Саратовской областей со статусом – 3, редкий, в Красную книгу Самарской области со статусом – 1, находящийся под угрозой исчезновения;

- ушастая круглоголовка (*Phrynocephalus mystaceus* Pall., 1776) внесена в Красную книгу Астраханской области, Ставропольского края со статусом – 3, редкий, в Красную книгу Республики Дагестан со статусом – 2, сокращающийся в численности, в Красную книгу Республики Калмыкия со статусом – 1, находящийся под угрозой исчезновения;

- круглоголовка-вертихвостка (*Phrynocephalus guttatus* Gmel., 1789) внесена в Красную книгу Ставропольского края, Волгоградской, Оренбургской областей со статусом – 3, редкий, в Красную книгу Республики Калмыкия, Республики Дагестан со статусом – 2, сокращающийся в численности.

Роды (*Phrynocephalus*) и (*Eremias*) отряда Чешуйчатых (Squamata) являются основой палеарктической фауны засушливых территорий (Ананьева, Ванг, 2008). Разноцветная ящурка – эврибионт (Котенко, 2010; Зинякова, Руденко, 1984; Лукина, 1966; Яковлева, 1964), но при выборе биотопа зависит от почв (Табачишин и др., 2006; Шляхтин и др., 1997; Zavalov et al., 2000) и предпочитает песчаные полупустыни (Мельников, 2011; Сухов, 1927) разнотравно-злаковым степям (Тертышников, 1972).

Круглоголовка-вертихвостка – псаммофил, обитает в пустынях и полупустынях на закреплённых и слабо закреплённых песках (Ананьева и др., 1998; Банников, 1971, 1977;

Божанский, Польшова, 1992; Вершинин, 2007; Завьялов, Табачишин, 2000; Камалова, 1977; Старков, 1996; Чибилёв, 1995; Ananjeva, 1997).

Ушастая круглоголовка также является псаммофилом (Алекперов, 1978; Дебело, Чибилёв, 2013; Камалова, 1977; Martin et al., 2017). В отличие от предыдущего вида обитает только на открытых и слабо закреплённых песках с редкой травянистой и кустарниковой растительностью, отдавая предпочтение рыхлым и развеваемым пескам (Банников и др. 1977; Баскакова, Шакула, 2014; Батхиев, 2008; Брушко, 1995; Польшова, Лобачев, 1981).

Степень научной разработанности темы исследования. В ходе выполнения диссертационного исследования проведён широкий обзор литературы на русском языке, а также рассмотрены англоязычные труды учёных из Аргентины, Франции, Испании и др. стран.

В рамках фундаментальной основы диссертационного исследования использовались труды Д.Н. Кашкарова, Н.П. Наумова, С.С. Шварца, И.А. Шилова, В.Е. Флинта, А.В. Яблокова, Н.В. Тимофеева-Ресовского, А.М. Гилярова, Э. Пианки, Ю. Одума, Р. Даждо и др.

Среди работ, посвящённых непосредственному исследованию биологии и экологии ящериц, использованы труды Н.Н. Щербака, И.С. Даревского, А.Г. Банникова, З.К. Брушко, Н.Б. Ананьевой, Е.В. Завьялова, В.Г. Табачишина, Е.А. Дунаева, Н.М. Окуловой, И.Д. Яковлевой и др.

Проблемам популяционной экологии ящериц посвящены научные труды Д.В. Семенова, Г.В. Польшовой, Г.В. Еплановой, К.А. Роговина, М.В. Пестова, В.Г. Старкова, И.З. Хайрутдинова, З.П. Хонякиной, А.Ю. Целлариус, Е.Ю. Целлариус, Э.А. Галояна, Г.В. Шляхтина, К.Ю. Лотиева, А.А. Кидова, М. Халлой, Дж. К. Вэбба, Х.С. Видерхекера, Д. Баувенса, М. Бенабибу, М.А. Карретеро, Г.Р. Колли и др.

На данный момент, объём исследований, посвящённых популяционной экологии ящериц, не представлен исчерпывающим перечнем работ и носит разрозненный, отрывчатый характер. Настоящая диссертация направлена на дополнение и расширение знаний этого раздела экологии и посвящена популяционной структуре трёх фоновых видов ящериц в юго-восточной части Нижнего Поволжья.

Объект исследования – совместное поселение трёх фоновых видов ящериц герпетокомплекса полупустынь юго-восточной части Нижнего Поволжья.

Предмет исследования – динамика популяционной структуры данных видов под влиянием экологических изменений среды обитания.

Цель исследования – выяснить причины снижения численности ящериц герпетокомплекса полупустынь юго-восточной части Нижнего Поволжья и выявить популяционные механизмы адаптации видов к изменяющимся условиям среды обитания.

Для достижения вышеупомянутой цели в диссертации поставлены следующие **задачи:**

- изучить особенности многолетней динамики численности ящериц, входящих в герпетокомплекс полупустынь юго-восточной части Нижнего Поволжья;
- выявить причины изменения численности видов;
- детально изучить популяционную структуру видов, её половозрастной и пространственный компоненты, и их изменения во времени;
- провести сравнительный анализ популяционных структур ящериц в условиях изменений характерной полупустынной экосистемы;
- определить механизм адаптаций популяций к сокращению характерных местообитаний и схему процесса сокращения численности.

Основной материал собран на территории одного поселения на уровне внутрипопуляционных группировок совместно обитающих видов.

Научная новизна

Проведены многолетние детальные исследования популяций ящериц герпетокомплекса полупустынь юго-восточной части Нижнего Поволжья. Показаны особенности динамики численности, а также половозрастной и пространственной структуры популяций. Доказано, что основной причиной, приведшей к деградации популяций рассматриваемых видов, являются происходящие в экосистеме изменения – зарастание открытых песчаных массивов, которые привели к фрагментации характерных местообитаний. Описаны механизмы приспособления популяций к изменившимся условиям. Установлено и статистически доказано, что происходящие в экосистеме изменения связаны, главным образом, с увеличением общей суммы осадков на данной территории за последнее десятилетие. Поскольку рептилии действительно являются ключевым компонентом биоты аридных территорий, деградация их популяций служит индикатором серьёзных изменений экосистемы в целом.

Теоретическая значимость

Полученные данные по сукцессии аридных территорий, динамике численности трёх фоновых видов ящериц, их пространственной и половозрастной структуре, а также механизмам адаптаций рептилий к изменяющимся условиям среды представляют базовые знания в области экологии пустынных и полупустынных экосистем соответствующих географических регионов. Очевидно, что ящерицы являются эталонным объектом исследований, способствующих прогнозированию, уточнению и расширению известных концепций, помогая выделить дополнительные градации в адаптации организмов в конкретных условиях окружающей среды.

Практическая значимость

Результаты исследования являются основой для понимания процессов, происходящих в популяциях рептилий пустынных и полупустынных экосистем. Они служат научной базой для разработки мер по сохранению видового разнообразия пресмыкающихся соответствующих регионов России и сопредельных государств. Материалы диссертации используются при чтении лекций и проведении лабораторных работ дисциплин «Биология, зоология» и «Биоразнообразие» в Институте экологии РУДН.

Методология и методы исследования

Данное исследование проведено в рамках экосистемного и популяционного подходов. Основной акцент сделан на изучение динамики численности, взаимосвязи группировок с экосистемой и их распределение по территории с учётом особенностей половозрастной и пространственной структуры популяций.

В работе использован следующий комплекс методов: мечение временной и постоянной меткой; измерение длины тела с точностью до 1 мм и веса до 0,1 г; определение пола и возраста; картирование встреч и перемещений; осторожное преследование; тропление; определение оседлости; описание индивидуальных участков с помощью метода выпуклого многоугольника и их площади с помощью сервиса Конструктор карт Яндекс; визуальные наблюдения; геоботаническая оценка изменений биотопа; выявление пресса хищников; статистические методы: непараметрический U-критерий Манна-Уитни, Краскела-Уоллиса (H) и коэффициента ранговой корреляции Спирмена (R).

Основные положения, выносимые на защиту:

1. Увеличение общей суммы осадков является основным абиотическим фактором, влияющим на возрастание общего проективного покрытия и вызвавшим сукцессию в сторону степного фитоценоза в полупустынях юго-восточной части Нижнего Поволжья.

2. Сукцессионные процессы послужили непосредственной причиной сокращения численности ящериц. Сукцессия привела к изменению характерного биоценоза. В итоге зарастание территории снизило уровень контактов между животными, разделило их на отдельные структурные единицы. Это привело к снижению частоты половых контактов в брачный период и числа мигрантов.

3. Численность снижается у всех трёх видов ящериц: разноцветной ящурки (*Eremias arguta deserti* Gmel., 1788), круглоголовки-вертихвостки (*Phrynocephalus guttatus guttatus* Gmel., 1789) и ушастой круглоголовки (*Phrynocephalus mystaceus mystaceus* Pall., 1776). Этот процесс идёт, прежде всего, за счёт сокращения численности молодняка, свидетельствующего об общем снижении темпов размножения на данной территории.

4. Внутрипопуляционные группировки исследованных видов состоят из нескольких половозрастных групп. Соотношение полов меняется по сезонам, но чаще близко к единице. Соотношение возрастных групп изменяется в сторону снижения численности неполовозрелых особей.

5. Процесс сокращения численности и адаптация популяций к сокращению площади характерных местообитаний проходит следующие этапы: увеличение подвижности особей, переуплотнение оседлого населения, снижение репродуктивного усилия популяции, распад пространственной структуры и дальнейшее сокращение численности.

Степень достоверности и апробацию результатов

Результаты исследований были доложены на:

1. Международной конференции, посвящённой памяти Н.А. Зарудного, г. Оренбург, 9–13 октября 2017 г.
2. Всероссийской научно-практической конференции «Актуальные проблемы экологии и природопользования»: сборник научных трудов XVIII. Москва, 23–24 ноября 2017 г.
3. Международной научно-практической конференции «Актуальные проблемы экологии и природопользования» г. Москва, 26–28 сентября 2018 г.
4. Седьмом съезде Герпетологического общества «Современное состояние и перспективы изучения и сохранения биоразнообразия земноводных и пресмыкающихся Евразии», 8–12 октября 2018.
5. Международном молодёжном научном форуме «ЛОМОНОСОВ-2019», г. Москва, 8–12 апреля 2019 г.
6. Международной научно-практической конференции «Актуальные проблемы экологии и природопользования» г. Москва, 27 апреля 2019 г.
7. Всероссийской молодёжной научно-практической конференции с международным участием «ECO SAPIENS – экологическое сознание человека XXI века в науке, образовании и обществе = Eco Sapience-Ecological Consciousness of the 21st Century Human in Science, Education & Society», г. Москва, 18–19 ноября 2019 г.
8. Второй международной молодёжной конференции герпетологов России и сопредельных стран, посвящённой 100-летию отделения герпетологии Зоологического института РАН «Современная герпетология: проблемы и пути их решения» г. Санкт-Петербург, 25–27 ноября 2019 г.
9. XXI Международной научно-практической конференции «Актуальные проблемы экологии и природопользования» г. Москва, апрель-сентябрь 2020 г.

Личное участие автора. Автором проведён критический обзор литературных данных, сбор и обработка полевого материала 2016, 2017, 2018 и 2019 гг., обработка полевого материала экспедиции за период с 2010 по 2014 гг., расчёты и анализ данных пространственной и половозрастной структуры популяций изученных видов, подготовка публикаций.

Публикации

По теме диссертации опубликовано 13 печатных работ, из них 5 работ в рецензируемых журналах, входящих в Перечень РUDН и 2 статьи в изданиях, индексируемых базами Web of Science и Scopus.

Объем и структура диссертации

Диссертация состоит из введения, 8 глав, 57 рисунков, 23 таблиц, выводов и списка литературы. Общий обзор литературы составил 452 источника, из них 214 на иностранных языках. Общий объём диссертации составляет 180 страниц.

II. ОСНОВНЫЕ ПОЛОЖЕНИЯ И РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Глава 1. Обзор литературы

В данной главе освещены общетеоретические положения о популяции. Особое внимание уделено половозрастной и пространственной компонентам популяционной структуры рептилий и их роли в адаптации популяций к изменяющимся условиям окружающей среды.

Глава 2. Краткая физико-географическая характеристика района исследований

В разделе описано распространение полупустынных экосистем на территории Российской Федерации. Сделан очерк основных климатических показателей Астраханской области и её ландшафтов.

Глава 3. Материалы и методы исследования

Материалы. Полевые работы проходили в полупустынях Красноярского района Астраханской области на участке, расположенном на северо-востоке от п. Досанг (46°54'08.7264"N, 47° 54'52.5312"E). Исследуемая территория представляла собой полужакрепленные пески площадью 0,4 га и являлась многовидовым поселением характерной для экосистемы видов рептилий.

Период исследования охватывал весенние и осенние сезоны. Весной – первую (2010–2014 гг.) или две первых (2017–2019 гг.) декады мая; осенью – в конце августа – начале сентября 2011, 2016–2019 гг.

Всего в указанный период выловлено и помечено 189 особей разноцветной ящурки, 56 ушастой круглоголовки, 702 круглоголовки-вертихвостки и заложено 184 геоботанические площадки.

Методы. В процессе исследований осуществлялся отлов всех встреченных животных, на которых наносили временную и постоянную метки по схеме, использованной для ящериц Мэйхью, Тинкле и Вудвардом (Mayhew, 1963; Tinkle, Woodward, 1967). У помеченных животных измеряли длину тела и хвоста с точностью до 1 мм и вес с точностью до 0,1 г, затем особей выпускали в месте первоначального отлова. Для исследования пространственного распределения и определения оседлости использовали картирование встреч и перемещений, визуальные наблюдения, тропление и осторожное преследование (Полынова и др., 2012). При построении пространственной структуры группировок и оценке размера индивидуальных участков пользовались методом выпуклого многоугольника, построенного по точкам встреч особей (Rose, 1982; Waldschmidt, 1979).

Оценка степени оседлости проводилась следующим образом. Особь, встреченную несколько раз на одном и том же участке, считали оседлой, а встреченную всего один раз относили к мигрантам. Для ящериц, отмеченных в пределах небольшой площади только два раза, дополнительно проводились наблюдения за поведением, которые позволяли оценить степень знакомства особи с территорией. Оседлыми считали только животных хорошо знакомых с территорией и имеющих на ней знакомые убежища.

Для оценки изменений, происходящих в пределах биотопа населённого исследуемыми видами, использовали геоботанические методы: показатели проективного покрытия и видового разнообразия. Поскольку геоботаническое описание территории служило дополнительным компонентом исследования, его проводили по упрощённой схеме. Изначально исследуемую площадь поделили на три типа по степени зарастания: слабо закреплённые (выдел 1, площадью 0,12 га), полужакреплённые (выдел 2, площадью 0,22 га) и закреплённые песчаные участки (выдел 3, площадью 0,06 га). Подобная характеристика биотопа широко встречается в зоологических исследованиях. Слабо закреплённые пески в основном шли по гребням песчаных гряд и вокруг самой высокой части территории, песчаного бугра с кустом тамарикса (*Tamarix* sp.) на вершине. Полужакреплённые участки располагались главным образом по склонам песчаных гряд, а закреплённые – по межгрядовым понижениям. Границы этих участков нанесли на карту, и в пределах каждого из них заложили по 10 равномерно расположенных геоботанических площадок $1 \times 1 = 1 \text{ м}^2$. При описании площадок указывались степень проективного покрытия с точностью до 5% и видовой состав растительности (Воронов, 1973). За период исследований геоботаническое описание территории поселения проводилось 5 раз: в мае 2011, 2014, 2017, 2018 и 2019 гг.

Дополнительно оценивали пресс хищников на основе данных по аутомии хвоста разноцветной ящурки, а также особенности питания разноцветной ящурки и круглоголовки-вертихвостки.

Статистическая обработка данных проведена с помощью непараметрического U-критерия Манна-Уитни, Краскела-Уоллиса (H) и коэффициента ранговой корреляции Спирмена (P). Программное обеспечение: STATISTICA 12, Microsoft Office Excel, Microsoft Office Word, Adobe Illustrator и Конструктор карт Яндекса.

Глава 4. Динамика фитоценоза и герпетокомплекса исследованной территории

Биотоп исследуемой территории с помощью геоботанического описания разделили на несколько микростаций: закреплённый гребень песчаной гряды; слабо закреплённый гребень песчаной гряды; закреплённый склон песчаной гряды; слабо закреплённый склон песчаной гряды; закреплённое межбарханное понижение; слабо закреплённое межбарханное понижение (Полынова и др., 2017в; Полынова, Мишустин, 2018).

Анализ материалов, касающихся наблюдений за проективным покрытием, показал его достоверное увеличение. Данные свидетельствовали о зарастании территории, что в целом привело к изменению джужгунно-полынного сообщества в сторону джужгунно-разнотравного, т.е. наблюдались сукцессионные изменения полупустынного сообщества в сторону степного (Мишустин, Полынова, 2019б) (табл. 1).

Таблица 1 – Динамика общего проективного покрытия территории поселения

Сезон	Проективное покрытие (%) выдела 1, слабо закреплённые пески	Проективное покрытие (%) выдела 2, полужакреплённые пески	Проективное покрытие (%) выдела 3, закреплённые пески
Май 2011	2,2±0,6	12,5±2,1	29,5 ±2,2
Май 2014	5,5±0,5	23,0±2,8	43,0±3,0
Май 2017	9,0±0,7	47±3,9	67,0±6,7
Май 2018	8,2±2,2	35,0±2,2	68,0±5,2
Май 2019	17,0±2,9	52,0±3,9	80,0±5,2

С 2010 по 2017 гг. флора исследуемой территории оставалась стабильной и насчитывала 13 видов высших сосудистых растений. В 2018 и 2019 гг. к этому списку добавились ещё 10 видов. С 2018 года отмечено массовое усыхание песчаной полыни (*Artemisia arenaria*), которое также изменило биотоп территории. Дополнительной причиной наблюдаемых явлений могло стать изменение режима ветра. Так, в последние три года преобладали следующие направления ветра: восточное, западное и восточно-северо-восточное.

При исследовании основных климатических показателей установлено повышение суммы выпавших осадков за последнее десятилетие, которое коррелировало с увеличением проективного покрытия территории, т.е. в целом его определяло и являлось статистически значимым (рис. 1, 2, 3).

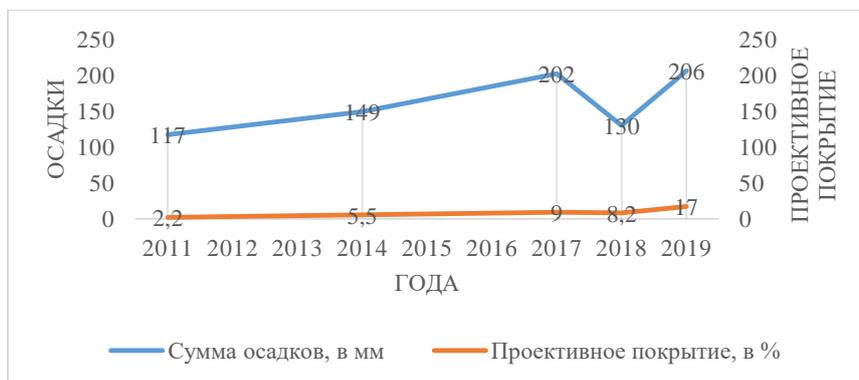


Рисунок 1 – Корреляция между показателями суммы осадков (мм) и проективным покрытием выдела 1 (%)

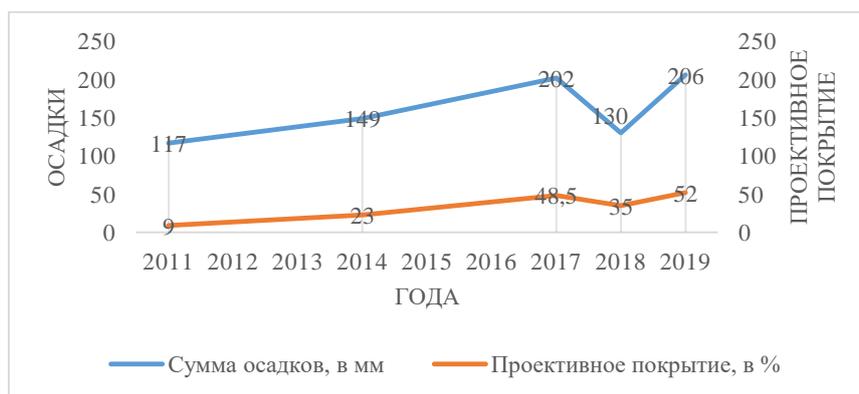


Рисунок 2 – Корреляция между показателями суммы осадков (мм) и проективным покрытием выдела 2 (%)

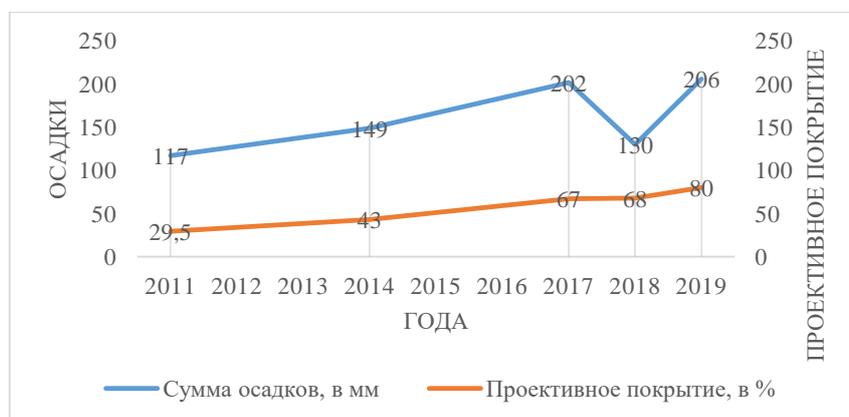


Рисунок 3 – Корреляция между показателями суммы осадков (мм) и проективным покрытием выдела 3 (%)

Среди представителей герпетофауны на исследуемой и прилегающей территории встречены следующие виды рептилий: круглоголовка-вертихвостка – *Phrynocephalus guttatus guttatus* Gmel., 1789; ушастая круглоголовка – *Phrynocephalus mystaceus mystaceus* Pall., 1776; разноцветная ящурка – *Eremias arguta deserti* Gmel., 1788; степная гадюка или восточная степная гадюка – *Vipera renardi* Christoph., 1861; желтобрюхий или каспийский полоз –

Dolichophis caspius Gmel., 1779; песчаный удавчик – *Eryx miliaris* Pall., 1773; болотная черепаха – *Emys orbicularis* L., 1758 (одна встреча).

Исследованное поселение включало три вида ящериц из представленного списка. Разноцветная ящурка и круглоголовка-вертихвостка встречались в течение всего периода наблюдений. Ушастая круглоголовка наблюдалась только в течение первых четырёх лет. Отмечены единичные встречи змей, которые являлись основными естественными врагами ящериц на данной территории, поскольку следов других возможных врагов, млекопитающих и птиц, не наблюдалось (Мишустин, Полынова, 2020). Полученные данные по числу встреч змей позволяют утверждать, что происходящие в экосистеме изменения отразились и на их численности.

Оценка влияния хищников на поселение ящериц проведена на основе расчёта коэффициента корреляции Спирмена ($P=0,675$) между общей численностью разноцветной ящурки и особями, реализовавшими аутономию ($p>0,05$). Показано отсутствие статистической значимости этих параметров. В свою очередь теснота связи по шкале Чеддока равна 3, заметная. На примере данного вида можно сказать, что хищник не оказывал значительного влияния на численность поселений всех рассматриваемых группировок.

Глава 5. Популяционная структура разноцветной ящурки (*Eremias arguta deserti* Gmel., 1789)

5.1. Половозрастная структура и размножение

В рамках исследований нами выделены следующие возрастные группы: 1) сеголетки или ювенильные особи осеннего сезона; 2) неполовозрелые или полувзрослые, перезимовавшие один раз; 3) половозрелые ящерицы (Полынова и др., 2020). Размерные различия достоверны на основе расчёта U-критерия Манна-Уитни (уровень статистической значимости $p>0,05$).

В сезон размножения неполовозрелые особи отсутствовали, что говорило о снижении репродуктивного усилия. Практически всегда присутствовала группа полувзрослых самцов и самок. Исключением стала весна 2019 года, в которой группы полувзрослых животных отсутствовали вовсе. Самой стабильной оказалась численность животных 2-ого года жизни, всегда присутствовавших в поселении.

В осенние сезоны в поселении всегда наблюдали группы сеголеток первой и второй кладки. Группа полувзрослых самок и самцов встречалась только осенью 2017 года, как и группа взрослых самцов.

В поселении встречались единичные особи трёхлетнего возраста, что может свидетельствовать о полной смене поколения в группировке в течение 2–3 лет.

Происходящая дигрессия, в конечном счёте, привела к тому, что оседлые самцы в брачный период 2019 года отсутствовали, что снижало успешность реализации сезона размножения.

5.2. Динамика численности и пространственная структура

Общая численность группировки разноцветной ящурки с начала наблюдений постепенно сокращалась. Численность самцов снижалась быстрее, чем самок (рис. 4).



Рисунок 4 – Динамика половозрастной структуры группировки разноцветной ящурки (*Eremias arguta deserti*), весна 2017–2019 гг.

Группировка представляла собой систему перекрывающихся индивидуальных участков оседлых особей и потока мигрантов, проходивших через территорию (рис. 5).

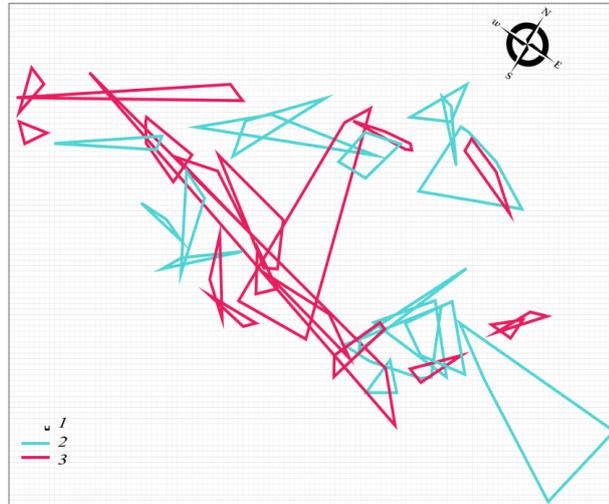


Рисунок 5 – Пространственная структура внутривидовой группировки разноцветной ящурки (*Eremias arguta deserti*), весна 2017 года

1 – масштаб, равный 1 м, 2 – граница участка самца, 3 – граница участка самки

Такая пространственная структура соответствовала мозаичному типу распределения особей по территории. Последующие наблюдения показали преобразование мозаичного типа распределения в случайное и отсутствие оседлых самцов (рис. 6).

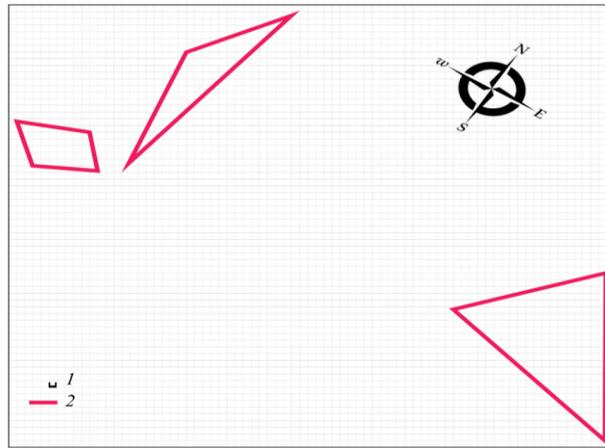


Рисунок 6 – Пространственная структура внутривидовой группировки разноцветной ящурки (*Eremias arguta deserti*), весна 2019 года

1 – масштаб, равный 1 м, 2 – граница участка самки

Поток мигрантов снижался от сезона к сезону с 2,1 ос/га в сутки весной 2017 года, до 0,5 ос/га в сутки весной 2019 года.

Значительную роль в быстром (в течение двух лет) преобразовании группировки сыграло не только зарастание территории, но и усыхание кустов песчаной полыни, которые необходимы данному виду как место охоты и убежище. Уменьшение ёмкости среды стало отправной точкой наблюдаемых изменений у группировки.

Глава 6. Популяционная структура ушастой круглоголовки (*Phrynocephalus mystaceus mystaceus* Pall., 1776)

6.1. Половозрастная структура и размножение

Основываясь на литературных данных и собственных материалах нами выделены две возрастные группы животных: 1) неполовозрелые особи, 2) половозрелые самцы и самки (Брушко, 1995; Хонякина, 1964).

Поскольку наблюдения за ушастой круглоголовкой проходили только весной, в наших материалах отсутствуют сеголетки. В первые два года исследований наблюдалось численное преобладание неполовозрелых животных над половозрелыми, что говорило об успешном прохождении предыдущего сезона размножения. В следующие годы соотношение изменилось. Взрослых оказалось больше, чем неполовозрелых (рис. 7).

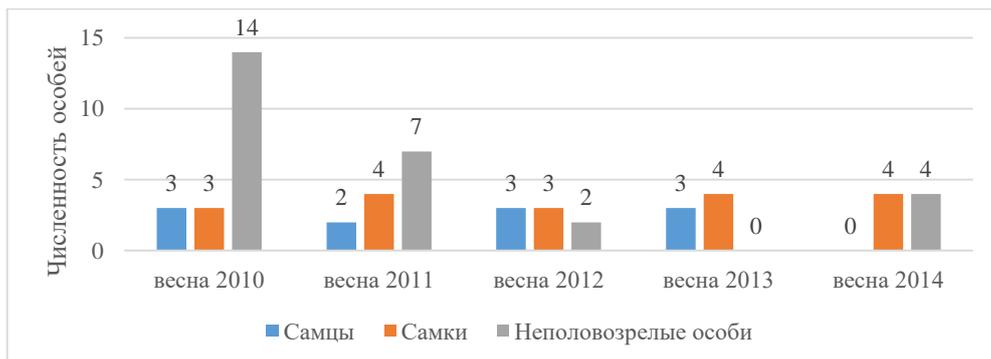


Рисунок 7 – Динамика половозрастной структуры группировки ушастой круглоголовки (*Phrynocephalus m. mystaceus*), весна 2010–2014 гг.

Сокращение молодняка, несомненно, свидетельствовало о регрессе группировки.

6.2. Динамика численности и пространственная структура

Поселение ушастой круглоголовки быстрее всего отреагировало на зарастание характерного биотопа – открытых песков: резкое сокращение численности в течение пяти лет и далее полное исчезновение вида на данной территории.

В начале исследований группировка представляла собой систему перекрывающихся между собой индивидуальных участков (рис. 8).

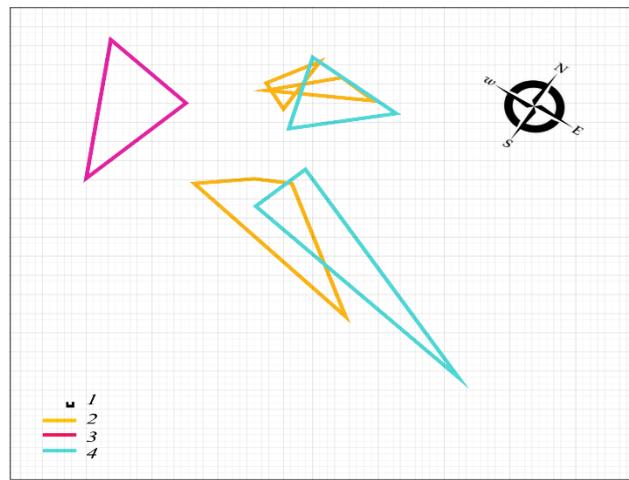


Рисунок 8 - Пространственная структура внутривидовой группировки ушастой круглоголовки (*Phrynocephalus m. mystaceus*), весна 2010 года

1 – масштаб, равный 1 м, 2 – граница участка неполовозрелой особи, 3 – граница участка самки, 4 – граница участка самца

Распределение особей по территории соответствовало мозаичному типу, как и у разноцветной ящурки. Самым многочисленным компонентом популяции ушастой круглоголовки, как и у разноцветной ящурки, оказались мигрирующие через территорию особи. Наибольший поток мигрантов отмечен в 2010 году (2,3 ос/га в сутки), наименьший весной 2012 года (0,3 ос/га в сутки). Единственным периодом, когда численность оседлых особей превышала численность мигрантов, оказалась весна 2012 года.

У ушастой круглоголовки даже перед исчезновением с территории характер распределения оставался мозаичным и в отличие от разноцветной ящурки, не стал случайным. Сокращение открытых песчаных массивов вынуждало особей постоянно перемещаться в поисках пригодных местообитаний и нарушала процесс размножения в весенний период. В итоге с осени 2016 года ушастая круглоголовка на территории поселения больше не встречалась.

Глава 7. Популяционная структура круглоголовки-вертихвостки (*Phrynocephalus guttatus guttatus* Gmel., 1789)

7.1. Половозрастная структура и размножение

В поселении отмечены три основные возрастные группы: 1) сеголетки (ювенильные, осень), 2) неполовозрелые особи 3) половозрелые самцы и самки различного возраста. Размерные различия достоверны на основе расчёта U-критерия Манна-Уитни (уровень статистической значимости $p > 0,05$).

В группировке большинства весенних сезонов преобладали самки. С 2012 г. резко снизилась численность неполовозрелых особей, а с 2017 г. они весной вообще не встречались (рис. 10). Снижение общей численности поселения началось с весны 2014 г.

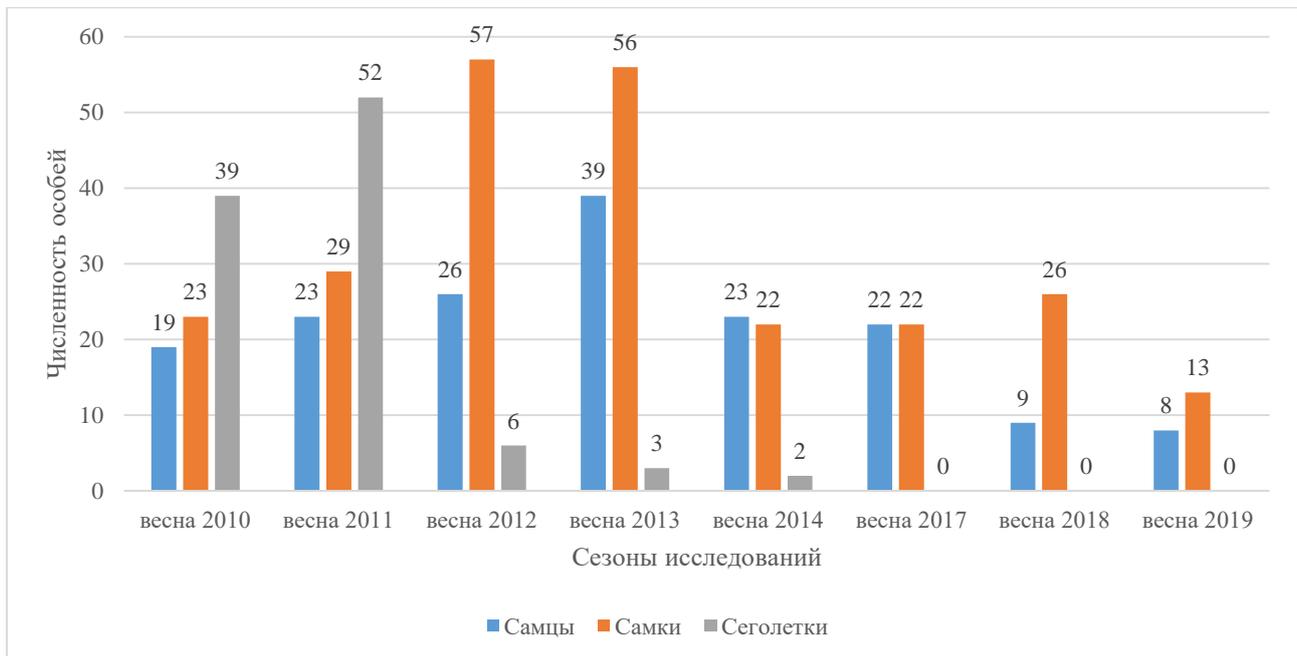


Рисунок 10 – Динамика половозрастной структуры группировки круглоголовки-вертихвостки (*Phrynocephalus g. guttatus*), весна 2011–2014 гг. и 2017–2019 гг.

В осенние сезоны численно преобладали самцы над самками и взрослые над сеголетками. Материалы по половозрастной структуре свидетельствуют о том, что полная смена поколения в группировке проходит в течение 2–3 лет.

7.2. Динамика численности и пространственная структура

Общая снижение численности поселения круглоголовки-вертихвостки повлияло на ее пространственную структуру. Поселение представляло собой систему перекрывающихся индивидуальных участков самцов и самок, соответствующую мозаичному типу пространственного распределения особей (рис. 11).

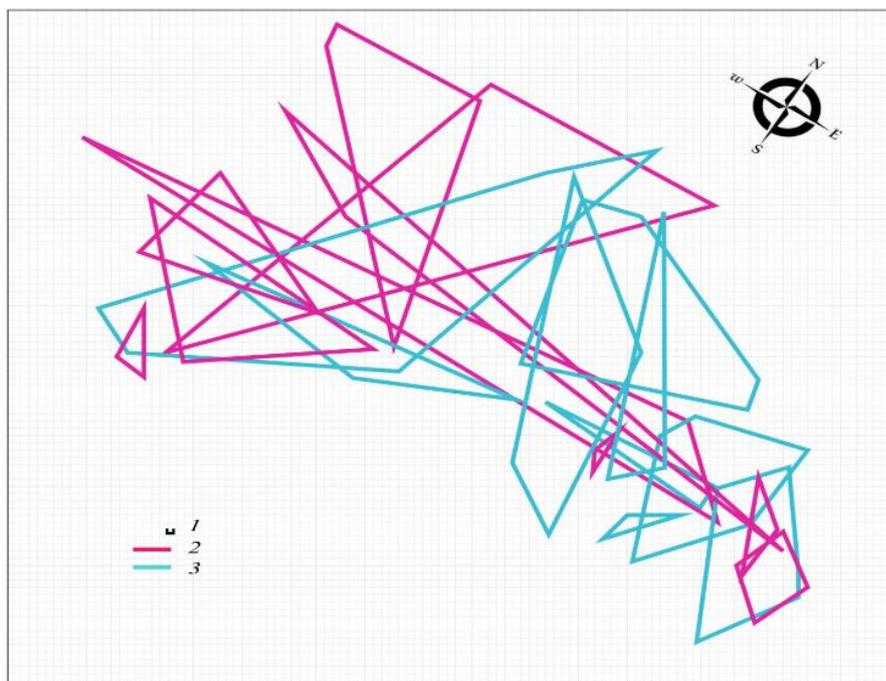


Рисунок 11 - Пространственная структура внутривидовой группировки круглоголовки-вертихвостки (*Phrynocephalus g. guttatus*), весна 2010 года
1 – масштаб, равный 1 м, 2 – граница участка самки, 3 – граница участка самца

В начале исследования по территории поселения проходил относительно большой поток мигрантов (весной 2011 г. – 10,9 ос/га в сутки). От сезона к сезону из-за зарастания территории численность мигрирующих особей падала. Весной 2019 года она составила 0,4 ос/га в сутки.

Из-за сокращения пригодных местообитаний происходил процесс увеличения плотности оседлого населения и значительного перекрытия участков (рис. 12).

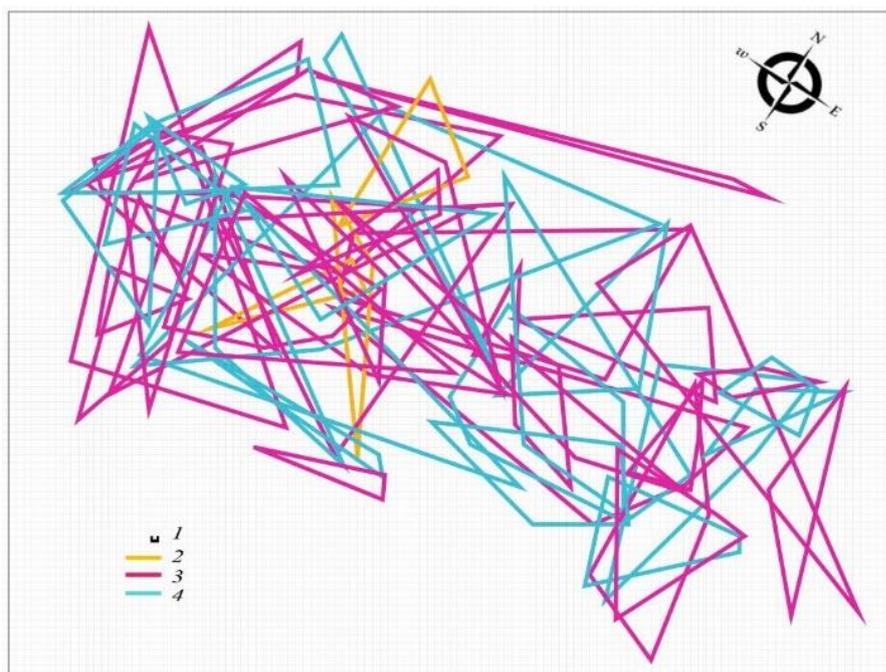


Рисунок 12 - Пространственная структура внутрипопуляционной группировки круглоголовки-вертихвостки (*Phrynocephalus g. guttatus*), весна 2012 г.

1 – масштаб, равный 1 м, 2 – граница участка самки, 3 – граница участка самца

В процессе дальнейшего зарастания территории сократилось и число оседлых особей, а поселение начало распадаться на части (рис. 13).

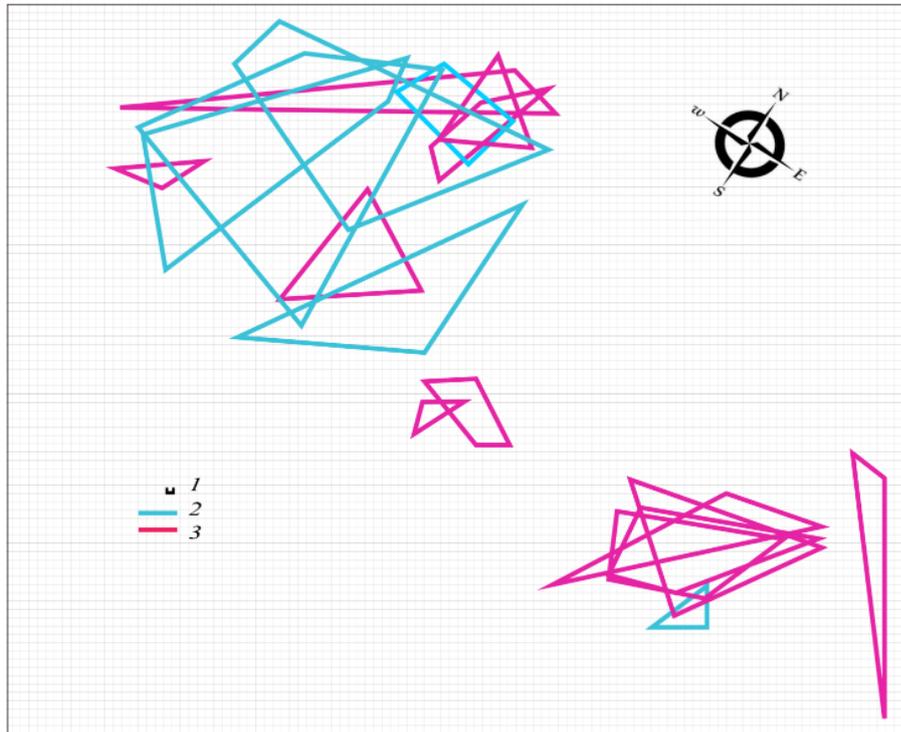


Рисунок 13. Пространственная структура внутрипопуляционной группировки круглоголовки-вертихвостки (*Phrynocephalus g. guttatus*), весна 2019 г.

1 – масштаб, равный 1 м, 2 – граница участка самца, 3 – граница участка самки

Глава 8. Обсуждение результатов

Как показали наши исследования, происходящая в течение всего периода исследований дигрессия, зарастание, полупустынной экосистемы оказалась связанной с увеличением за последнее десятилетие суммы выпавших осадков. Климатические изменения повлекли за собой изменения в биоценозе и цепочку обратных реакций, сказавшихся на всех исследуемых видах и на герпетокомплексе в целом. Определённую роль в этом процессе сыграла и деятельность человека. На территории Астраханской области периодически принимались попытки по закреплению песков. Так, в 1970-ые годы высаживали чёрный (*Haloxylon aphyllum* (Minkw.) и зайсанский (*Haloxylon ammodendro* (C.A. Mey.) Bunge) саксаулы (Залетаев, 1976). В начале 2000-ых сажали джужгун безлистный (*Calligonum aphyllum* Litv.) (Терехов, Дунаев, 2006). На зарастание повлияло и снижение численности диких копытных вследствие браконьерства, а также сокращение поголовья домашнего скота.

Сукцессионные изменения полупустынного сообщества в сторону степного привели к всеобщему снижению численности в поселениях всех рассматриваемых видов. Заращение территории и прирост видового разнообразия фитоценоза стали причиной фрагментации характерных местообитаний. Начиная с весны 2017 года, происходило заращение экологических коридоров, связывающих поселения с соседними группировками. Этот процесс не только сокращал площадь пригодных местообитаний, но и снижал поток генов внутри популяции.

Увеличение проективного покрытия стало критичным в первую очередь для ушастой круглоголовки. Наши материалы подтвердили, что ящерица является стенобионтом и псаммофилом, чутко реагирующим на происходившие изменения. По основным половозрастным характеристикам наши данные не противоречат имеющимся в литературе сведениям (Окулова, 1964а).

Численность разноцветной ящурки стала быстро снижаться в течение двух последних сезонов исследований. Вероятно, на поселение кроме заращения повлияло изменение яркости растительного покрова: усыхание кустов песчаной полыни – главной составляющей части ёмкости среды обитания этого вида. Наблюдения показали, как мозаичное распределение поселения быстро трансформировалось в систему изолированных участков.

Популяционная структура круглоголовки-вертихвостки оказалась наиболее устойчивой к происходящим в экосистеме изменениям. В первую очередь, это выразилось в поддержании мозаичного типа распределения во все периоды исследований. Вероятно, исчезновение ушастой круглоголовки положительно повлияло на группировку этого вида и позволило круглоголовке-вертихвостке расселиться на смежные участки.

Анализ полученных материалов по динамике популяционной структуры круглоголовки-вертихвостки позволяет понять механизмы переживания видом значительных изменений характерного биотопа. Согласно моделям авторегуляции плотности популяции на основе территориальности и размещения по местообитаниям неодинаковой качества (Brown, 1964; Fretwell, Lucas, 1969), которые показывают, что в начале заселяются оптимальные местообитания, затем субоптимальные, но с меньшей плотностью, остальные особи попадают в разряд неоседлых и являются популяционным резервом.

Экологическая ситуация в наших материалах отличалась тем, что происходило сокращение всех пригодных местообитаний на значительной территории. Происходившее на глазах заращение территории и её экологических коридоров привело к уменьшению площади пригодных местообитаний и снижению уровня контактов с другими поселениями. В изолированных группировках сначала увеличивается плотность населения. Известно, что в

условиях повышенной плотности населения у позвоночных животных начинают работать механизмы авторегуляции численности (Шилов, 1977), которые в результате роста агрессивности между особями нарушают нормальное течение сезона размножения. Работа механизмов авторегуляции привела в рассматриваемой группировке к дальнейшему сокращению численности. При этом резерв популяции в виде неоседлых особей не возрастал, а сокращался.

Выводы

1. Многолетние наблюдения за обитающими на одной территории внутривидовыми группировками трёх видов ящериц: ушастой круглоголовки (*Phrynocephalus mystaceus mystaceus* Pallas, 1776), круглоголовки-вертихвостки (*Phrynocephalus guttatus guttatus* Gmelin, 1789) и разноцветной ящурки (*Eremias arguta deserti* Gmelin, 1789), показали сокращение их численности вплоть до полного исчезновения первого вида.

2. На территории исследований происходил процесс сукцессии в сторону степного фитоценоза, связанный, главным образом, с увеличением общей суммы осадков на данной территории за последнее десятилетие.

3. Именно сукцессионные процессы послужили непосредственной причиной сокращения численности ящериц. Они включили изменение характерного биоценоза, увеличение проективного покрытия, изменение ярусности растительного сообщества из-за усыхания кустов песчаной полыни. Последнее явление приводит к уменьшению ёмкости среды обитания разноцветной ящурки. В итоге зарастание территории снизило уровень контактов между животными, разделило их на отдельные структурные единицы. Снизился поток мигрантов. Уменьшилась частота половых контактов в брачный период.

4. Процесс уменьшения числа животных у всех трёх видов шёл, прежде всего, за счёт сокращения численности молодняка. Это изменение свидетельствовало об общем снижении темпов размножения на данной территории. В итоге численность популяционной группировки круглоголовки-вертихвостки весной 2019 года снизилась почти в 4 раза при сравнении с данными весны 2010 года. Численность популяционной группировки разноцветной ящурки весной 2019 года снизилась более чем в 6 раз относительно данных весны 2017 года.

5. Основу группировок видов составляли оседлые половозрелые ящерицы обоих полов, их численность подвержена наименьшим изменениям в отличие от взрослых мигрирующих животных.

6. Внутривидовые группировки всех трёх видов состояли из нескольких половозрастных групп. Соотношение полов менялось по сезонам, но чаще оказывалось

близко к 1:1. В весенний сезон преобладали половозрелые особи, в осенний сезон – сеголетки. Исключение составляла круглоголовка-вертихвостка, у которой в осенний сезон всегда или почти всегда преобладали самцы. Старшая возрастная группа у всех трёх видов – взрослые особи в возрасте 3 и более лет, малочисленна и большей частью состояла из самок.

7. Группировка ушастой круглоголовки в течение ряда лет поддерживалась за счёт потока мигрантов, состоящего в основном из неполовозрелых животных. Стабильность оседлой части определялась в основном привязанностью к территории самок.

8. В условиях сокращения численности пространственная структура разноцветной ящурки в сезон размножения трансформировалась из системы перекрывающихся участков брачных партнёров в систему изолированных участков половозрелых особей.

9. Группировка круглоголовки-вертихвостки обладала наиболее устойчивой популяционной структурой в условиях трансформации полупустынного сообщества в степное.

10. Смена основного населения разноцветной ящурки и круглоголовки вертихвостки происходит за 2–3 года. Лабильность типа динамики численности, характерная для коротко живущих видов, может быть одной из характеристик, способствующих процессам депрессии численности популяций.

11. Анализ динамики популяционной структуры круглоголовки-вертихвостки позволил выявить схему адаптации популяции к сокращению численности и изменению типичного биотопа. На фоне зарастания характерных для вида условий обитания увеличивается миграция особей, ищущих требуемый биотоп. Сокращающиеся территории обитания становятся причиной повышения плотности внутри группировки. Параллельно с этим процессом происходит зарастание экологических коридоров, связывавших с группировками ящериц, расположенных на смежных территориях. Затем снижается репродуктивное усилие, проявляющееся в сокращении численности неполовозрелых животных. В результате, совокупность факторов приводит к общему снижению численности. Продолжающийся процесс зарастания характерных биотопов и сокращение численности популяции приводят к распаду оседлых внутривидовых группировок на части. Последнее в свою очередь ведёт к дальнейшему сокращению молодняка из-за снижения контактов между брачными партнёрами.

Список работ, опубликованных по теме диссертации

Статьи в рецензируемых научных изданиях

1. Польшова Г.В., Мишустин С.С. Сезонные изменения половозрастной структуры популяции круглоголовки-вертихвостки (*Phrynocephalus guttatus guttatus* Gmel.) // Вестник

РУДН, серия экология и безопасность жизнедеятельности. – №3, 2017. – С. 431–441. DOI 10.22363/2313-2310-2017-25-3-431-441.

2. Польшова Г.В., Мишустин С.С., Польшова О.Е. Динамика герпетокомплекса песчаных полупустынь Астраханской области // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. – №2, 2019. – С. 150–163. DOI 10.21685/2307-9150-2019-2-15.

3. Польшова Г.В., Мишустин С.С. Изменение пространственной структуры популяции разноцветной ящурки *Eremias arguta deserti* (Gmelin, 1789) в полупустынях Астраханской области // Принципы экологии. – №2 (36), 2020. – С. 87–96.

4. Польшова Г.В., Мишустин С.С., Польшова О.Е. Половозрастная структура популяции разноцветной ящурки (*Eremias arguta deserti*, Lacertidae) в полупустынях Астраханской области // Зоол. журнал. – Том 99, №1, 2020. – С. 98–103. DOI: 10.31857/S004451341911014X.

5. Мишустин С.С., Польшова Г.В. Влияние хищничества на численность разноцветной ящурки в полупустынях юго-восточной части Нижнего Поволжья // Ученые записки Казанского университета. Серия Естественные науки. Т. 162, кн. 3, 2020. – С. 461–472. DOI: 10.26907/2542-064X.2020.3.461-472.

Другие публикации

1. Польшова Г.В., Мишустин С.С., Комарова А.А. Особенности использования биотопа разноцветной ящуркой (*Eremias arguta deserti* Gmel.) в полупустынях Астраханской области // Актуальные проблемы экологии и природопользования: сборник научных трудов XVIII Всероссийской научно-практической конференции. Москва, 23–24 ноября 2017 г. – М.: РУДН: ил., 2017. – С. 107–112.

2. Польшова Г.В., Мишустин С.С. Половозрастная структура популяции круглоголовки-вертихвостки (*Phrynocephalus guttatus guttatus* Gmel.) вне сезона размножения // Пространственно-временная динамика биоты и экосистем Арало-Каспийского бассейна. Материалы II Международной конференции, посвящённой памяти выдающегося натуралиста и путешественника Николая Алексеевича Зарудного. – Оренбург: ИПК «Университет», 2017. – С. 303–305.

3. Польшова Г.В., Мишустин С.С. Особенности использования биотопа круглоголовкой-вертихвосткой (*Phrynocephalus guttatus guttatus*) в полупустынях Астраханской области // Актуальные проблемы экологии и природопользования: сборник научных трудов XIX Международной научно-практической конференции. Москва, 26–28 сентября 2018 г. – М.: РУДН. – 459 с.: ил., 2018. – С. 101–105.

4. Мишустин С.С. Особенности активности и кормодобывающего поведения круглоголовки-вертихвостки (*Phrynocephalus guttatus guttatus* Gmel., 1789) после сезона размножения // Актуальные проблемы экологии и природопользования: сборник научных трудов XX Международной научно–практической конференции: в 2 т. Москва, 25–27 апреля 2019 г. – М.: РУДН, 2019. – С. 122–125.

5. Мишустин С.С., Польшова Г.В. Влияние абиотических факторов на популяции ящериц в условиях Астраханских полупустынь // Современная герпетология: проблемы и пути их решения. Санкт-Петербург: Зоологический институт РАН, 2019. – С. 61.

6. Mishustin S.S., Polynova G.V. Spacial structure of the *Phrynocephalus guttatus guttatus* population in astrakhan semi–deserts after the breeding season // XXI века в науке, образовании и обществе = Eco Sapience – Ecological Consciousness of the 21st Century Human in Science, Education & Society: сборник научных трудов Всероссийской молодёжной научно–практической конференции с международным участием. Москва, 18–19 ноября 2019 г.: в 2 ч. – М.: РУДН. – 2 (ч. 1), 2019. – С. 36–41.

7. Мишустин С.С., Польшова Г.В. Динамика фитоценозов в полупустынях юго-восточной части Нижнего Поволжья // Институт комплексных исследований аридных территорий (Элиста). – № 1–1 (38), 2019. – С. 10–11.

8. Мишустин С.С., Польшова Г.В. Размеры индивидуальных участков разноцветной ящурки (*Eremias arguta deserti*) // Актуальные проблемы экологии и природопользования: сборник научных трудов XXI Международной научно-практической конференции: в 3 т. Москва, апрель-сентябрь 2020 г. – М.: РУДН, Т. 1. – Т. 1, 2020. – С. 146–151.

Мишустин Станислав Сергеевич

Динамика структуры популяций ящериц в полупустынях юго-восточной части Нижнего Поволжья

В диссертации проведены результаты многолетних исследований динамики численности, пространственной и половозрастной структуры популяций трёх фоновых видов ящериц полупустынь юго-восточной части Нижнего Поволжья: разноцветной ящурки (*Eremias arguta deserti* Gmel., 1788), ушастой круглоголовки (*Phrynocephalus mystaceus mystaceus* Pall., 1776) и круглоголовки-вертихвостки (*Phrynocephalus guttatus guttatus* Gmel., 1789). У всех видов выявлено сокращение численности вплоть до полного исчезновения (ушастая круглоголовка). Причиной популяционных изменений оказались сукцессионные процессы, направленные в сторону развития степного фитоценоза. Сукцессия привела к постепенному увеличению проективного покрытия, зарастанию экологических коридоров и

изменению ярусности растительного сообщества. Достоверно показано, что изменения фитоценоза связаны с увеличением общей суммы осадков на данной территории за последнее десятилетие.

Stanislav Mishustin

Dynamics of the structure of lizard populations in the semi-deserts of the southeastern part of the Lower Volga region

The dissertation presents the results of long-term studies of the dynamics of the number, spatial and age-sex structure of populations of three main species of lizards of semi-deserts of the southeastern part of the Lower Volga region: *Eremias arguta deserti* Gmel., 1788, *Phrynocephalus mystaceus mystaceus* Pall., 1776 and *Phrynocephalus guttatus guttatus* Gmel., 1789. In all species, a decrease in numbers was revealed up to complete extinction (*Phrynocephalus mystaceus mystaceus* Pall., 1776). The cause of population changes were successional processes directed towards the development of steppe phytocenosis. The succession led to a gradual increase in the projective coverage, overgrowing of ecological corridors and a change in the tiering of the plant community. It has been reliably shown that changes in phytocenosis are associated with an increase in the total amount of precipitation in this area over the past decade.