

== МЕТОДЫ ИЗУЧЕНИЯ, ПОДДЕРЖАНИЯ И СОХРАНЕНИЯ ЭКОСИСТЕМ ==  
И ИХ КОМПОНЕНТОВ

УДК 502.5/8; 502.74; 574.472; 574.91; 574.24

**ПОКАЗАТЕЛИ ИЗМЕНЕНИЙ ПОПУЛЯЦИОННЫХ ГРУППИРОВОК  
МЛЕКОПИТАЮЩИХ ЗОНЫ ВЛИЯНИЯ ЗЕЙСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА  
ПОД ВОЗДЕЙСТВИЕМ ПРИРОДНЫХ И АНТРОПОГЕННЫХ ФАКТОРОВ**

© 2022 г. С.А. Подольский\* \*\*, Т.А. Доманов\*\*, Е.К. Красикова\*\*,  
Л.Ю. Левик\*\*\*, К.П. Павлова\*\*

*\*Институт водных проблем РАН*

*Россия, 119333, г. Москва, ул. Губкина, д. 3. E-mail: sergpod@mail.ru*

*\*\*Зейский государственный природный заповедник*

*Россия, 676246, Амурская область, г. Зeya, ул. Строительная, д. 71. E-mail: zzap@mail.ru*

*\*\*\*Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова*

*Россия, 119991, г. Москва, ГСП-1, Ленинские горы, МГУ, д. 1, географический факультет*

*E-mail: lilia-levik@yandex.ru*

Поступила в редакцию 01.06.2022. После доработки 30.08.2022. Принята к публикации 01.09.2022.

На основе многолетних данных Зейского заповедника оценивается значение природных и антропогенных факторов в динамике численности популяционных группировок млекопитающих зоны влияния Зейского водохранилища. В качестве модельных видов выбраны кабарга (*Moschus moschiferus*), изюбрь (*Cervus canadensis*), сибирская косуля (*Capreolus pygargus*) и соболь (*Martes zibellina*). Выделение антропогенной составляющей популяционной динамики проводится на основе сравнительного анализа многолетних рядов «опытных» наблюдений (побережье Зейского водохранилища в пределах заповедника), «контрольных» (заповедник вне побережий) и «фоновых» (Амурская область). Предложен пошаговый алгоритм изучения млекопитающих в зоне влияния крупного гидросооружения. *Первый шаг* – восстановление хронологии изменений плотности населения модельного вида и определение длительности его частичной адаптации к водохранилищу: кабарга – 30 лет, изюбрь – 25 лет, косуля – 28 лет, соболь – 20 лет. *Второй шаг* – определение ведущих природных факторов динамики численности. Для кабарги, изюбря и косули это – осадки начала вегетационного периода (май, июнь), определяющие запас зимних кормов и выживание молодняка; для соболя – динамика суммарной численности мышевидных грызунов, демонстрирующая значимую отрицательную корреляцию с циклами солнечной активности и многолетними тенденциями хода весенне-летних осадков. *Третий шаг* – установление основных факторов влияния водохранилища на динамику численности модельных видов. Для кабарги это – ухудшение защитных условий, рост смертности на побережье искусственного водоема от травм, хищников и эпизоотий; для изюбря – браконьерство и гибель от волков на льду водохранилища; для косули – нарушение путей сезонных миграций, браконьерство и рост пресса охоты хищников; для соболя – микроклиматическое влияние водохранилища, ведущее к росту заболеваемости и обеднению кормовой базы за счет снижения численности мышевидных грызунов. *Четвертый шаг* – выделение общих признаков влияния гидростроительства на млекопитающих. Для всех модельных видов в зоне влияния Зейского водохранилища отмечены повышенная длительность популяционных депрессий; пониженный уровень корреляции динамики численности с изменениями основных лимитирующих природных факторов; пониженная плотность населения; повышенная амплитуда колебаний численности. *Пятый шаг* – количественная оценка влияния водохранилища на модельные виды. В качестве показателя взята разность между средней (за период адаптации) плотностью населения на «контрольных» участках и на побережье искусственного водоема, выраженная

в % от «контрольного» уровня. Средние ежегодные потери составили для кабарги – 51.8%, для изюбря – 51.2%, для косули – 78.1%, для соболя – 35.4%. При условии охраны все модельные виды за 20-30 лет смогли частично адаптироваться к появлению Зейского водохранилища: популяционная динамика в целом восстановилась, но плотность населения и миграционная активность остались существенно ниже исходных.

*Ключевые слова:* гидростроительство, оценка влияния, модельные виды, кабарга, изюбрь, косуля, соболь, мышевидные грызуны, динамика численности, солнечная активность, осадки.

**DOI: 10.24412/2542-2006-2022-3-87-103**

**EDN: PRQJG**

В зонах влияния крупных водохранилищ меняются показатели обилия, характер популяционной динамики и пространственное распределение большинства видов зверей. При этом в популяциях, попавших под влияние гидростроительства, продолжают естественные колебания численности, обусловленные природными явлениями и процессами. Для обоснования компенсационных мероприятий при создании крупных гидросооружений и объективной оценки экологического ущерба необходимо не только констатировать сам факт воздействия гидростроительства на наземных животных, но также выделить природную и антропогенную составляющие динамики их численности в зоне влияния водохранилища. Решение этой задачи представляет не только практический, но и научный интерес, т.к. позволяет охарактеризовать особенности реакции тех или иных видов на антропогенные воздействия и относительную устойчивость их популяционных группировок.

Обычно о влиянии гидростроительства на диких животных судят, сравнивая состояние популяций до и после создания водохранилища (Авакян, Подольский, 2002). Не отрицая целесообразность такого подхода, следует обратить внимание на то, что при отсутствии дополнительных данных могут остаться «за скобками» естественные колебания численности. В нашей работе выделение антропогенной составляющей популяционной динамики проводится на основе сравнительного анализа многолетних рядов «опытных», «контрольных» и «фоновых» наблюдений: на побережье Зейского водохранилища («опыт»), на некотором удалении от искусственного водоема («контроль») и на всей территории Амурской области («фон»).

Информационную основу настоящей работы составляют данные зимних учетов млекопитающих на территории Зейского заповедника. Для анализа выбраны 4 модельных вида: кабарга (*Moschus moschiferus*), изюбрь (*Cervus canadensis*), сибирская косуля (*Capreolus pygargus*), соболь (*Martes zibellina*). Все они обычны или многочисленны в регионе и в Зейском заповеднике, имеют важное хозяйственное значение, надежно учитываются стандартными методами не только в зоне влияния Зейского водохранилища, но и на всей территории Амурской области. К анализу также привлечены данные о суммарной численности мышевидных грызунов, составляющих основу рациона соболя.

### Материалы и методы

Зейское водохранилище находится на севере Амурской области в пределах Верхнезейской низменности и Зейского ущелья. Наши исследования относятся главным образом к территории Зейского заповедника, расположенного в восточной части хребта Тукурингра и на западном берегу Зейского ущелья. В настоящей работе использованы результаты зоологических наблюдений Зейского заповедника (1964-2018 гг.), в т.ч. данные регулярных стандартизированных исследований (1982-2018 гг.), охватывающих зону влияния горной части водохранилища. Подобными рядами непрерывных зоологических наблюдений (более 35 лет) не обеспечено ни одно из других водохранилищ Сибири

и Дальнего Востока.

Показатели численности модельных видов определялись с использованием методик зимнего маршрутного учета (ЗМУ; Кузякин и др., 1990) и многодневного оклада (Русанов, 1986). При расчете зимней плотности населения зверей пересчетный коэффициент к формуле Формозова вычислялся на основе данных о встречаемости следов в пределах площадок многодневного оклада (Подольский, 1993). Общая протяженность маршрутов ЗМУ с 1986 по 2018 гг. составила около 9500 км. Учет многодневным окладом проводился на 8 площадках общей площадью около 5000 га. Ежегодно обрабатывались 3-5 площадок суммарной площадью не менее 2.5 тыс. га. Кроме того, использованы данные официальных учетов охотничьих видов зверей на территории Амурской области за 1986-2010 гг. Учеты мышевидных грызунов проводились на линиях ловушек Геро по стандартной методике (Карасева, Телицына, 1996). Проанализированы данные учетов мелких млекопитающих на 33 постоянных линиях. Общий объем отловов за период с 1982 по 2018 гг. составил около 44600 ловушко-суток. Также использованы данные гидрометеобсерватории (ГМО) «Зея» о весенне-летних осадках (май-июнь) за период с 1981 по 2017 гг. и показатели солнечной активности за тот же период (Sunspot Index ..., 2019).

Обработка материала строилась на основе сравнения динамики численности модельных видов в 1982-2018 гг.: на «опытных» участках, занимающих склоны и гребни хребтов, прилегающих к искусственному водоему; на «контрольных» участках, удаленных от водохранилища и отделенных от него прибрежными хребтами; на всей территории Амурской области, рассматриваемой как «фон». В качестве «точки отсчета» рассматривались данные, полученные до начала заполнения Зейского водохранилища – в 1963-1974 гг., когда зоологические наблюдения еще не были стандартизированы. Несмотря на это, они дают общее ретроспективное представление о состоянии популяционных группировок модельных видов: показателях численности, пространственном и биотопическом распределении, интенсивности сезонных миграций.

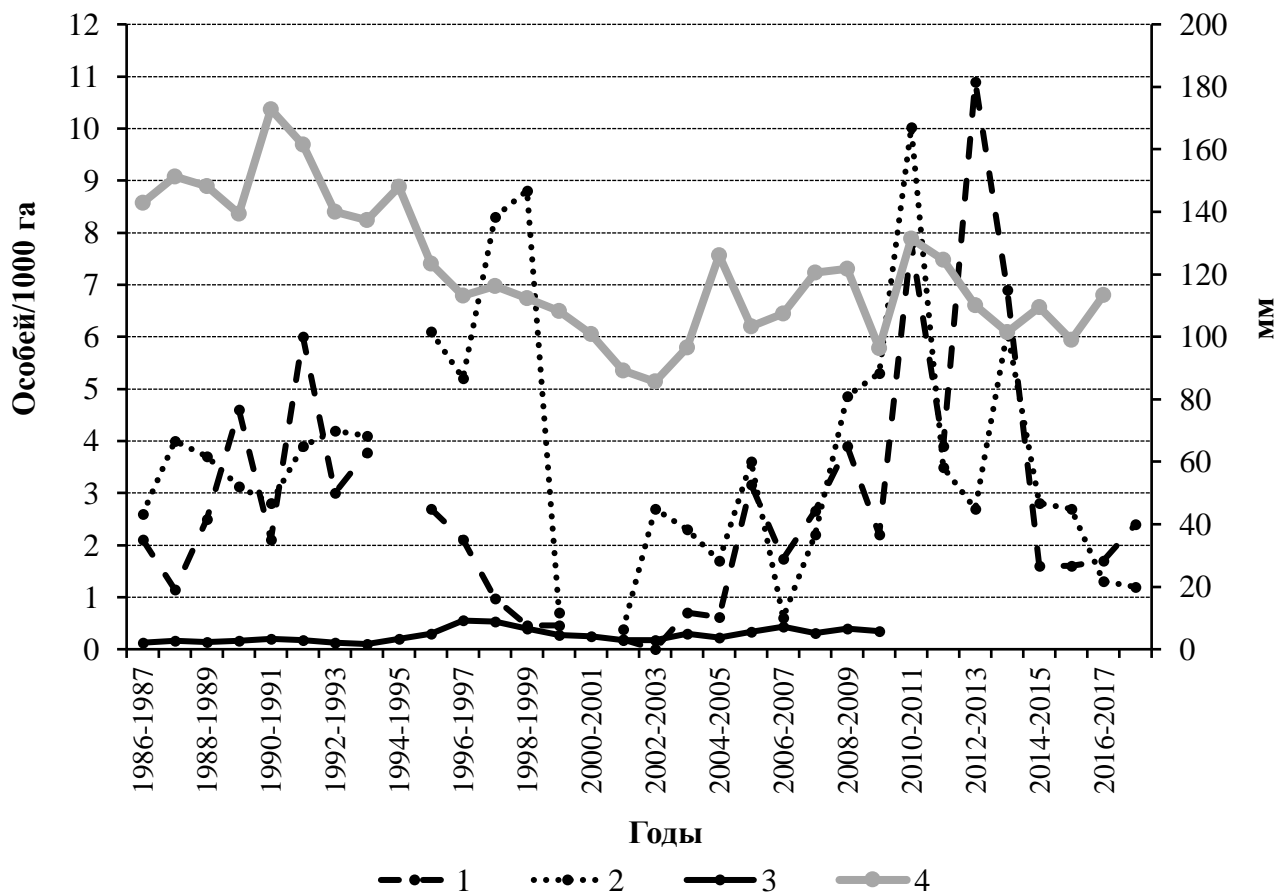
## Результаты и обсуждение

### Особенности реакции модельных видов на создание Зейского водохранилища

*Кабарга* (*Moschus moschiferus*) – типичный обитатель горной темнохвойной тайги. На территории Зейского заповедника встречается в большинстве лесных биотопов, включая лиственничные, лиственнично-березовые и дубово-черноберезовые леса. По данным опросов старожилов, в 1950-х годах кабарга часто встречалась по долинам рек Зея и Гилюй (Щетинин, 1973). Плотность населения этого вида в указанных местах могла составлять не менее 2.5-3.0 особей/1000 га. Со второй половины 1960-х годов в Зейском районе отмечалась глубокая депрессия численности кабарги, которая продолжалась до начала 1980-х гг. Наряду с естественными причинами существенную роль могло играть строительство Зейской гидроэлектростанции. Так, в недавнем прошлом резкое усиление браконьерства и разрушение местообитаний (затопление, пожары) вызвало быстрое снижение численности кабарги в районе Бурейского гидроузла: на отдельных участках поголовье за год снижалось на 30-40% (Подольский и др., 2009). Вероятно, аналогичную картину в конце 1960-х и в 1970-е гг. можно было наблюдать в районе строительства Зейского гидроузла. Ситуация усугублялась тем, что Зейское водохранилище затопило довольно значительные площади долинных ельников и прибрежных скальных отстоев, представляющих основные местообитания и защитные станции кабарги. В начале 1980-х гг. на 1000 га характерных местообитаний приходилось не более 1.2-2.5 особей (Бромлей и др., 1984).

Со второй половины 1980-х гг. начался быстрый рост численности кабарги в Зейском

заповеднике, в т.ч. и на побережье водохранилища (рис. 1). С 1996-1997 гг. на побережье началось снижение численности. Зимой 1999-2000 гг. резкое падение плотности населения отмечено по всему Зейскому заповеднику и прилегающей территории. В 1999-2001 гг. на территории заповедника найдено несколько мертвых особей без признаков повреждений. В 2000-2002 гг. плотность населения этого вида в заповеднике сократилась до минимума – 0.3-1.0 особи/1000 га. Вероятно, в этом случае массовая гибель и падение численности были связаны с эпизоотией. Однако обычно эпизоотии поражают лишь те популяции, которые находятся в критическом состоянии.



**Рис. 1.** Динамика плотности населения кабарги на территории Зейского заповедника и в Амурской области. *Условные обозначения:* 1 – побережье водохранилища («опытные» участки), 2 – вне побережий крупных водоемов и водотоков («контрольные» участки), 3 – лесные угодья Амурской области («фон»), 4 – сумма осадков мая и июня по данным Зейской ГМО, сглаженная методом 5-летней скользящей средней.

Как в Зейском заповеднике, так и на всей территории Амурской области отмечались пики в 1997-1998 гг. и депрессии в 2000-2002 гг. При этом плотность населения кабарги по области снижалась значительно медленнее, не достигала минимальных показателей; не отмечалось эпизоотий. Можно предположить, что первопричины снижения численности в конце 90-х – начале 2000-х гг. на территориях Амурской области и Зейского заповедника были связаны со сходными природными факторами. Однако в условиях влияния Зейского водохранилища депрессия приобрела катастрофический характер.

Основным природным механизмом изменения численности диких копытных обычно

является смертность (или выживаемость) молодняка (Филонов, 1977), которая в значительной степени зависит от количества и доступности зимних кормов. На Дальнем Востоке и в Сибири основным кормом кабарги являются эпифитные лишайники из семейства Usneaceae. Зимой их доля в питании превышает 80%. Рост водоросли, являющейся составной частью лишайника, зависит от влажности воздуха и количества осадков. Наличие влажного субстрата способствует успеху распространения лишайников. Оптимальное соотношение этих показателей обеспечивается дождливой весной. После периодов, когда несколько лет подряд следуют влажные весны (вторая половина 1950-х гг., вторая половина 1980-х гг., середина 2000-х гг.), происходит повышение численности кабарги. И, напротив, за несколькими «сухими» веснами (начало 1970-х гг., вторая половина 1990-х гг.) следует снижение численности. «Сухой» мы считаем весну с суммой осадков мая и июня, не превышающей 120 мм.

Плотность населения кабарги вне побережий водохранилища и на всей территории заповедника в целом хорошо коррелирует с тенденцией динамики суммы осадков мая и июня за предшествующие 4-6 лет ( $R = 0.45$ ,  $p = 0.05$ ), полученной путем сглаживания методом 5-летней скользящей средней (рис. 1). Отмеченное запаздывание динамики численности, вероятно, связано с медленным ростом эпифитных лишайников. Таким образом, для популяции кабарги установлен основной природный фактор – весенние осадки предшествующих 4-6 лет, определяющие успех распространения эпифитных лишайников.

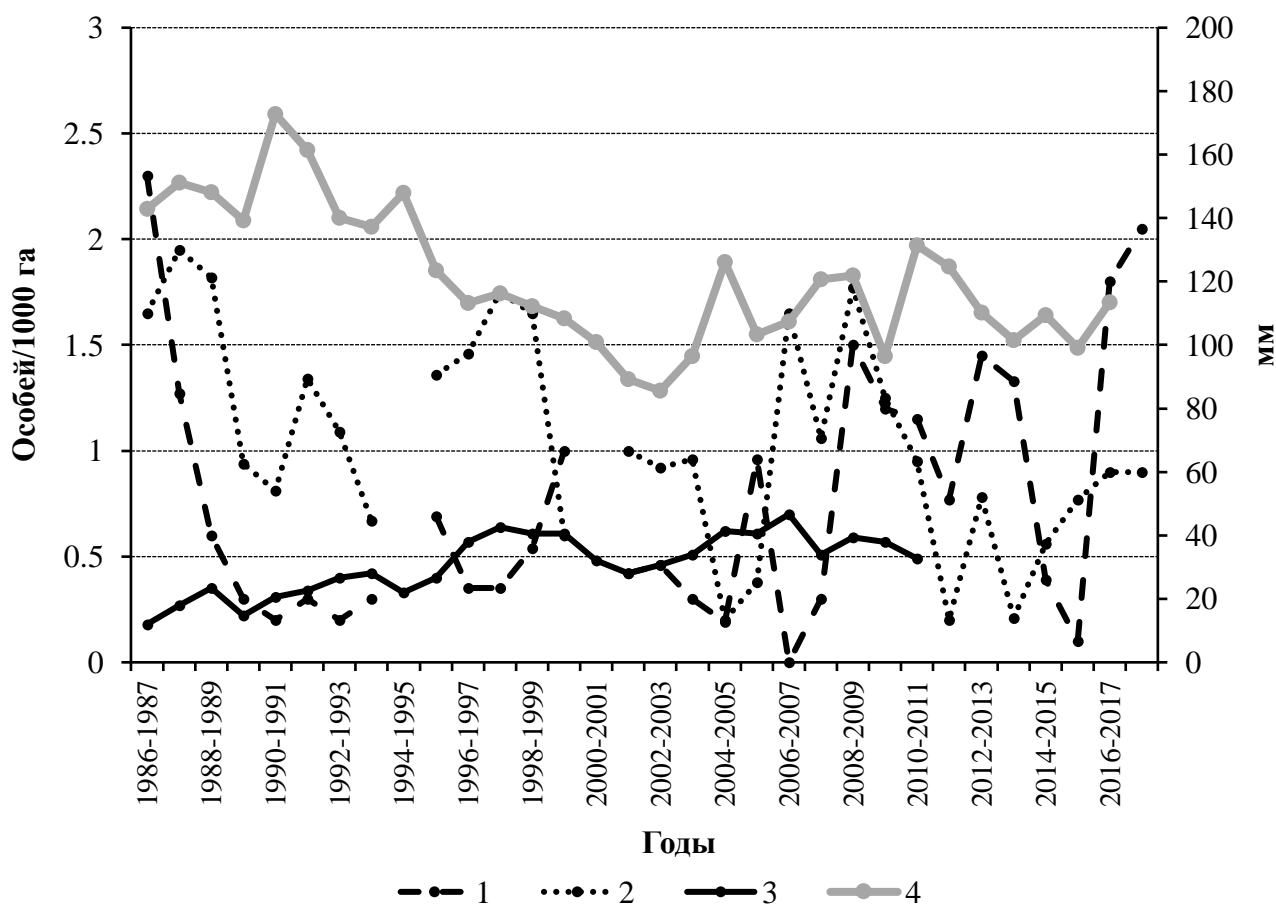
Побережье крупного водохранилища может выступать в качестве очага нестабильности популяции кабарги: зона повышенной частоты гибели от хищников и травм, массового браконьерства, распространения опасных инфекций (Подольский и др., 2009). В условиях влияния крупного искусственного водоема естественный ход динамики численности вида резко нарушается. Для популяционной группировки на побережье Зейского водохранилища характерны повышенная амплитуда колебаний плотности населения на стадии роста численности и затяжной характер депрессий (рис. 1). Разница по годам между максимальными и минимальными показателями численности у кабарги для «опытных» участков, расположенных на побережье водохранилища, составляет 53.7 крат (от 0.19 до 10.2 особей/1000 га); для «контрольных» участков низкогорий, удаленных от побережий, – до 22.0 крат (от 0.4 до 8.8 особей/1000 га). Следовательно, максимальная многолетняя амплитуда колебаний численности кабарги в зоне влияния водохранилища («опытная» территория) в 2.4 раза превышает таковую на «контрольной» территории. Кроме того, в зоне влияния водохранилища («опытные участки») депрессии начинались на 1-3 года раньше, а заканчивались на 1-2 года позже, чем на «контрольных» участках (рис. 1).

С 2003-2004 гг. динамика численности кабарги на побережье водохранилища («опытные» участки) в целом синхронизировалась с «контрольными» участками (Зейский заповедник вне побережий водохранилища) и по Амурской области в целом («фоновые наблюдения»; рис. 1). Это можно рассматривать как признак частичной адаптации популяции кабарги к появлению крупного искусственного водоема. Если взять за точку отсчета начало заполнения Зейского водохранилища (1974 г.), то *длительность адаптации* популяции к созданию Зейского водохранилища составляет *около 30 лет*.

**Изюбрь** (*Cervus canadensis*) – один из характерных представителей копытных Зейского заповедника. Постоянно обитает во всех лесных биотопах за исключением подгольцовых аянских ельников, где отмечается крайне редко. Как и у кабарги, главный фактор динамики численности – смертность (или выживаемость) молодняка, которая определяется количеством и доступностью зимних кормов. Этот показатель, в свою очередь, зависит от погодных условий начала вегетационного периода (май-июнь), когда происходит наиболее интенсивный рост побегов ивы и других древесно-кустарниковых пород, используемых

оленьями в зимний период.

Кривая динамики плотности населения изюбря в заповеднике имеет определенное сходство с графиком, отражающим многолетние изменения количества весенне-летних осадков (рис. 2). Однако отмечаются и существенные различия, в максимальной степени выраженные на побережье водохранилища. До создания искусственного водоема в конце 1960-х – начале 1970-х гг. средняя плотность населения изюбря на территории заповедника оценивалась примерно в 1.3 особи/1000 га. После начала заполнения водохранилища этот показатель заметно понизился: в 1979-1980 гг. он составлял около 0.6-0.7 особи/1000 га. Это снижение можно объяснить ухудшением кормовых и защитных условий на берегах искусственного водоема, в первую очередь, – усилением пресса охоты волков, для которых выгон добычи на гладкий лед водохранилища стал основным охотничьим приемом. Усиление охотничьего пресса волков на побережье подтверждается многолетними данными о случаях гибели изюбрей. Доля изюбрей, погибших от волков на льду после создания водохранилища, возросла с 25 до 36% (Подольский, 2013).



**Рис. 2.** Динамика плотности населения изюбря на территории Зейского заповедника и в Амурской области. Условные обозначения: 1 – побережье водохранилища («опыт»), 2 – низкогорья вне побережий крупных водоемов и водотоков («контроль»), 3 – лесные угодья Амурской области («фон»), 4 – сумма осадков мая и июня по данным Зейской ГМО, сглаженная методом 5-летней скользящей средней.

В середине-конце 1980-х гг. показатели численности изюбря вновь достигли уровня конца 1960-х гг. и даже несколько превысили его. Несколько лет после заполнения

водохранилища до нормального подпорного уровня (НПУ) динамика численности изюбря в целом была близка к естественной: на фоне повышенного атмосферного увлажнения (1984-1989 гг.) в заповеднике отмечалась стабильно высокая численность (более 100 особей) и плотность населения (1.1-1.7 особей/1000 га). В 1989-1994 гг. отмечено значительное (более чем двукратное) снижение численности примерно до 30-40 особей. Особенно резким оно было на побережье, где плотность быстро упала с 2.5-1.2 до 0.3-0.2 особей/1000 га. Это снижение противоречило ходу естественных природных процессов, т.к. оно проходило на фоне хорошо выраженного периода повышенного атмосферного увлажнения (1988-1994 гг. Причины данного явления имели антропогенный характер: интенсивное браконьерство на побережье водохранилища. Наличие искусственного водоема облегчило использование при добычании изюбрей современных скоростных видов транспорта. Социальный кризис и ухудшение эффективности охраны заповедника в 1989-1999 гг. способствовали резкой интенсификации браконьерской добычи. Позже охрана наладилась; с 2000-2002 гг. динамика численности изюбря на побережье («опытные» участки) в целом синхронизировалась с таковой вне побережий крупных водоемов («контрольные» участки) и по Амурской области в целом («фоновые наблюдения»; рис. 2). Если взять за точку отсчета начало заполнения Зейского водохранилища (1974 г.), то *длительность частичной адаптации* популяции изюбря к созданию водохранилища составила *около 25 лет*.

На территории Амурской области («фон») максимальная отмеченная плотность населения (0.64 особи/1000 га – 1997-1998 гг.) в 3.2 раза выше минимальной (0.2 особи/1000 га – 1985-1986 гг.). Для «опытных» участков, расположенных на побережье водохранилища, этот показатель составляет 11.5 (от 0.2 до 2.3 особей/1000 га); для «контрольных» участков низкогорий, удаленных от побережий, – 5.1 (от 0.38 до 1.95 особей/1000 га). Таким образом, максимальная многолетняя амплитуда колебаний численности изюбря в зоне влияния водохранилища («опытная» территория) в 2.3 раза превышает таковую на «контрольной», в 3.6 раз – на «фоновой» территории.

*Сибирская косуля* (*Capreolus pygargus*) до создания Зейского водохранилища была одним из наиболее характерных видов южного макросклона хребта Тукурингра. Здесь, в Зейском ущелье через устье р. Гиллюй, проходил магистральный путь сезонных миграций наиболее северной популяции косуль Амурской области (Щетинин, 1973). На зиму основное ее население откочевывало южнее хребтов Соктахан и Тукурингра. Весной, к периоду отела, косули возвращались на летние пастбища Верхнезейской низменности.

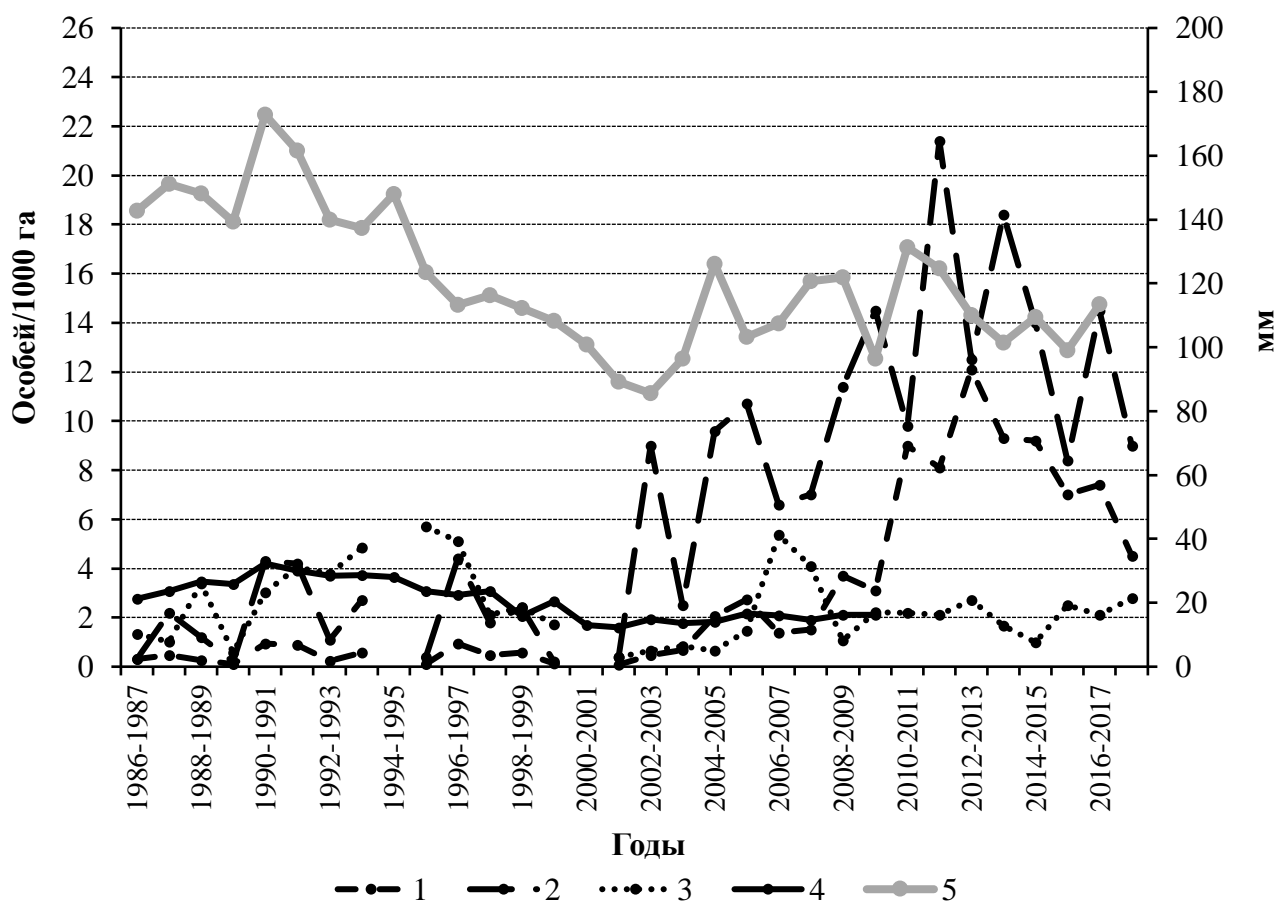
Основными естественными факторами, определяющими численность косуль на рассматриваемой территории, являются осадки весенне-летнего периода, глубина снежного покрова и интенсивность сезонных миграций. Количество весенне-летних осадков обуславливает запас кормов, а величина снежного покрова – интенсивность миграций и пространственное распределение в зимний период. Косуля значительно мельче изюбря и, в отличие от кабарги, не имеет специфических физиологических приспособлений к условиям глубокоснежья. Поэтому в годы с высоким снежным покровом (более 30-40 см) увеличивается миграционная активность косуль и их концентрация в малоснежных местах.

Основным антропогенным фактором, повлиявшим на косуль рассматриваемой территории, является нарушение миграционных путей вследствие создания водохранилища. По опросным данным, в период заполнения Зейского водохранилища во время сезонных миграций отмечалась массовая гибель косуль, преодолевающих формирующиеся заливы. Аналогичные случаи зарегистрированы на Бурейском водохранилище (Игнатенко и др., 2007). Кроме того, широкая часть Зейского водохранилища затопила значительную область оптимальных летних пастбищ на Верхнезейской равнине. Другим важным антропогенным фактором стало увеличение интенсивности браконьерской охоты на берегах водоема.

В 1960-е гг. плотность населения косуль на Южном макросклоне хребта Тукурингра

была очень велика – 15-17 особей/1000 га. В многоснежные годы этот показатель мог увеличиваться в 2 раза. После начала заполнения водохранилища и нарушения миграций последовала длительная глубокая депрессия косули и практически полное прекращение выраженных сезонных миграций в пределах Зейского ущелья (1975-1987 гг.). Общая численность Верхнезейской популяции снизилась на порядок – с 5 тыс. до 500-1000 особей (Дарман, Колобаев, 1993).

В 1988-1996 гг. на фоне периода повышенного количества осадков (1984-1995 гг.) в Зейском заповеднике отмечено некоторое повышение показателей численности косули и возобновление сезонных миграций. С 2002-2003 гг. Зейское ущелье вновь стало полноценным местом зимней концентрации косуль (рис. 3). Частичное восстановление сезонных миграций и пространственного распределения можно рассматривать как признаки частичной адаптации популяции к появлению водохранилища.



**Рис. 3.** Динамика плотности населения косули на территории Зейского заповедника и в Амурской области. Условные обозначения: 1 – побережье водохранилища (все «опытные» участки); 2 – Зейское ущелье (южная часть «опытных» участков); 3 – низкогорья южного макросклона хр. Тукурингра вне побережий крупных водоемов и водотоков («контрольные» участки); 4 – Амурская область («фон»); 5 – сумма осадков мая и июня по данным Зейской ГМО, сглаженная методом 5-летней скользящей средней.

Если взять за точку отсчета начало заполнения Зейского водохранилища (1974 г.), то длительность частичной адаптации популяции косули к его созданию составляет 28 лет. Однако миграционная активность косуль до сих пор значительно ниже исходной.



Кроме того, мигрирующей популяционной группировке удалось восстановить лишь 30% бывшего ареала в пределах Верхне-Зейской равнины.

*Соболь* (*Martes zibellina*) был исконным обитателем горной тайги Приамурья. Перепромысел в XIX – начале XX вв. привел к тому, что в 1920-е гг. он сохранился лишь на отдельных участках, в частности, на северо-западной оконечности хребта Тукурингра. В 1934-1939 гг. добыча соболя была полностью запрещена. В конце 1940-х гг. соболь вновь освоил восточную часть хребта Тукурингра. Численность вида продолжала нарастать даже в первые годы после начала заполнения Зейского водохранилища. Зимой 1980-1981 гг. средняя плотность населения в заповеднике была максимальной – 13.7 особей/1000 га (Бромлей и др., 1984). В 1987-1999 гг. снижение численности соболя проявилось на большей части территории Амурской области, но наиболее резким и глубоким оно было на побережье Зейского водохранилища; депрессия продолжалась вплоть до 2005-2006 гг. Так, за эти годы плотность населения соболя снизилась в среднем по Амурской области – примерно в 2 раза, по «контрольным» участкам заповедника вне побережий – в 2.4 раза, на побережье Зейского водохранилища («опытные» участки) – примерно в 12 раз.

Начиная с зимнего сезона 2005-2006 гг. динамика численности соболя на побережье («опытные» участки) в целом синхронизировалась с таковой на «контрольных» участках (Зейский заповедник вне побережий) и по Амурской области («фоновые наблюдения»; рис. 4). Это можно рассматривать как признак частичной адаптации популяции к появлению крупного искусственного водоема. Если взять за точку отсчета завершение заполнения Зейского водохранилища до НПУ (1985 г.), когда стало отчетливо проявляться снижение численности соболя на его побережье, то *длительность адаптации* популяции соболя составляет *около 20 лет*.

Численность соболя на побережье водохранилища («опыт»), в восточной части хребта Тукурингра («контроль») и в Амурской области («фон») изменялась в целом синхронно (рис. 4). Это позволяет предположить, что естественные многолетние тенденции динамики численности модельного вида связаны с ведущими природными факторами, одновременно воздействующими на весь регион. В качестве таких факторов, в первую очередь, следует рассмотреть суммарное обилие мышевидных грызунов, составляющих основу рациона соболя, а также солнечную активность и количество весенне-летних осадков. За показатель солнечной активности принято среднегодовое общее количество солнечных пятен – число Вольфа (Sunspot Index ..., 2019).

В Зейском заповеднике наряду с краткосрочными (3-6 лет) отмечен длительный, примерно 30-летний цикл динамики численности мышевидных грызунов. При этом многолетние периоды повышенной суммарной численности мышевидных грызунов связаны с периодами минимальных значений пиков 10-летних циклов солнечной активности. Напротив, длительные депрессии численности грызунов связаны с периодами максимальных значений чисел Вольфа (рис. 5).

Установлена значимая отрицательная корреляция обилия мышевидных грызунов с многолетними тенденциями изменений солнечной активности ( $r = -0.5$ ,  $p = 0.01$ ) и количества весенне-летних осадков ( $r = -0.36$ ,  $p = 0.05$ ) сглаженных с помощью 11-летней скользящей средней (табл. 1). Для Амурской области характерна прямая зависимость многолетних циклов увлажнения от динамики солнечной активности (Парилов и др., 2006). Интенсивные осадки в мае-июне обычно препятствуют успеху размножения грызунов, что отражается на тенденциях динамики численности соболя.

На берегах крупного искусственного водоема депрессия была наиболее глубокой и длительной (рис. 4). Причиной, резко усугубившей проявление региональной депрессии численности соболя на побережье Зейского водохранилища, может быть микроклиматическое влияние крупного искусственного водоема. Весной и в начале лета

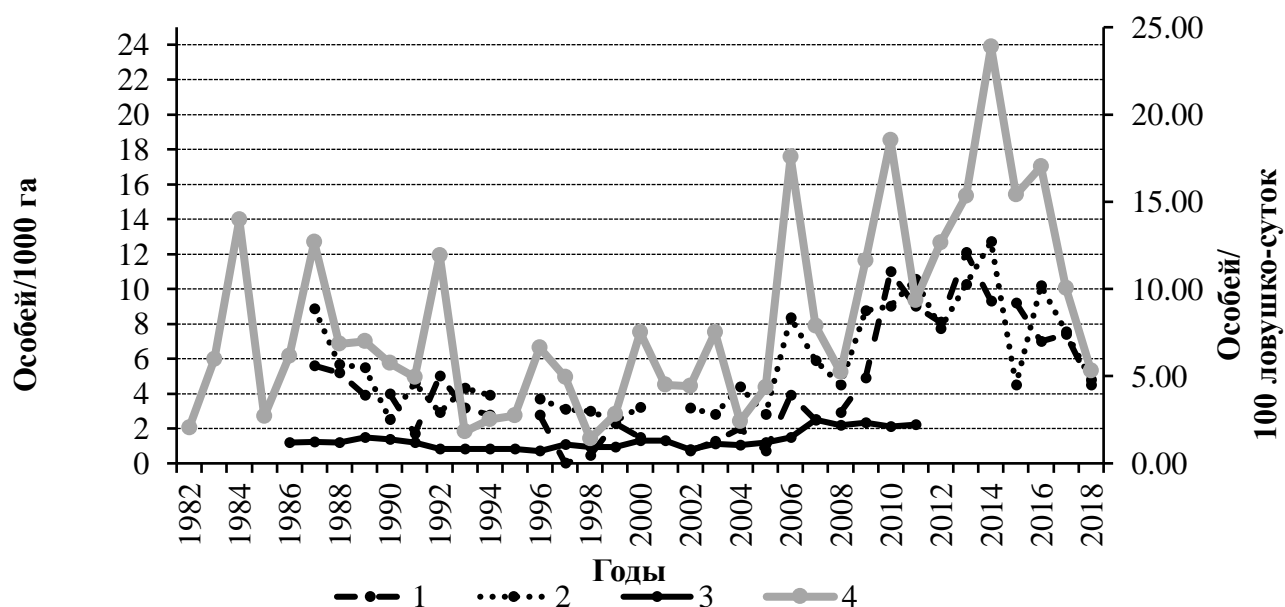
поздно освобождающееся ото льда и медленно прогревающиеся водохранилища оказывают существенное охлаждающее воздействие на прилегающие территории (Дьяконов, 1992). Увеличение влажности воздуха, снижение среднемесячных температур в весенне-летний период и сдвиг фенофаз привели к ухудшению условий размножения грызунов, длительному снижению их численности и обеднению кормовой базы соболя на склонах побережья водохранилища (Подольский и др., 2009). Кроме того, установлено, что те же факторы (увеличение влажности воздуха и понижение среднемесячных весенних температур) вызывают повышенную смертность сеголетков (Астафьев, 1988). С увеличением влажности в летние месяцы возрастает частота заболевания соболей дерматитом (Лобанов, 1977). Постепенно популяционные группировки мышевидных грызунов и соболя смогли частично адаптироваться к влиянию водохранилища, а система «хищник – жертва» на его побережье стабилизировалась.

**Таблица 1.** Основные показатели влияния Зейского водохранилища на популяционные группировки модельных видов.

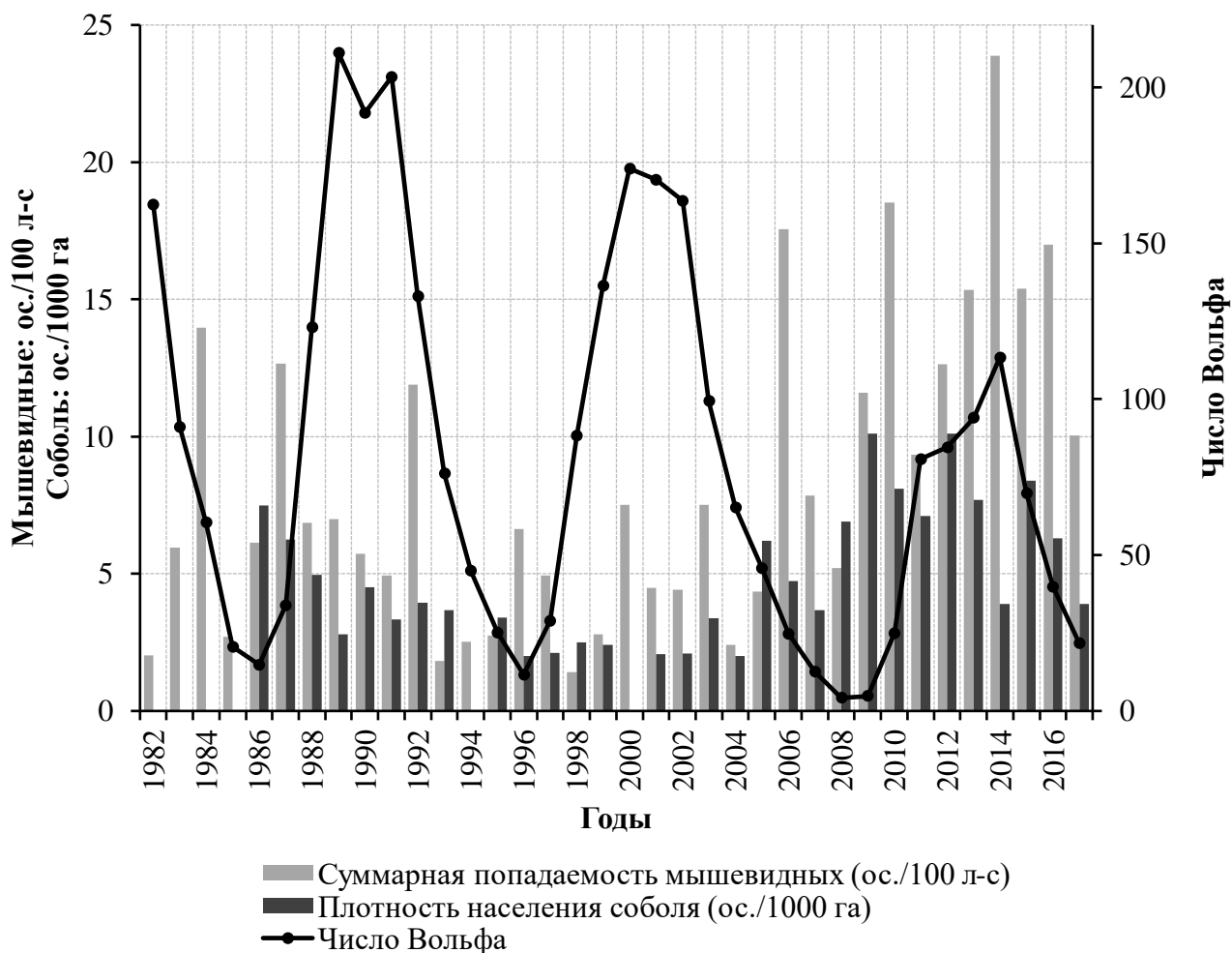
Показатели	Модельные виды							
	Кабарга		Изюбрь		Сибирская косуля		Соболь	
	Опыт	Контроль	Опыт	Контроль	Опыт	Контроль	Опыт	Контроль
Период максимального влияния водохранилища	1974-2005	–	1974-1999	–	1974-2002	–	1984-2005	–
Примерная длительность адаптации	30 лет	–	25 лет	–	28 лет	–	20 лет	–
Продолжительность депрессий	8 лет (1997-2005)	6 лет (2000-2005)	7 лет (1988-1994)	4 года (1990-1994)	8 лет (1996-2004)	6 лет (1998-2004)	9 лет (1993-2002)	5 лет (1994-1999)
Корреляция динамики численности с природными лимитирующими факторами	$r = 0.03$ ; $p > 0.1$ (с осадками мая-июня за предыдущие 5 лет)	$r = 0.45$ ; $p = 0.05$ (с осадками мая-июня за предыдущие 5 лет)	$r = 0.06$ ; $p > 0.1$ (с осадками мая-июня)	$r = 0.36$ ; $p = 0.1$ (с осадками мая-июня)	$r = 0.27$ ; $p > 0.1$ (с осадками мая-июня)	$r = 0.39$ ; $p = 0.05$ (с осадками мая-июня)	$r = 0.47$ ; $p = 0.01$ (с суммарной численностью мышевидных)	$r = 0.51$ ; $p = 0.001$ (с суммарной численностью мышевидных)
Корреляция с динамикой численности в Амурской области	$r = -0.03$ ; $p > 0.1$	$r = 0.49$ ; $p = 0.05$	$r = -0.12$ ; $p > 0.1$	$r = 0.22$ ; $p > 0.1$	$r = 0.39$ ; $p = 0.1$	$r = 0.64$ ; $p = 0.001$	$r = 0.42$ ; $p = 0.05$	$r = 0.6$ ; $p = 0.001$
Амплитуда колебаний плотности населения (особей/1000 га)	0.19 – 10.2	0.4 – 8.8	0.2 – 2.3	0.38 – 1.95	0.1 – 12.1	0.99 – 5.37	0.46 – 15.27	2.42 – 10.57

## Продолжение таблицы 1.

Показатели	Модельные виды							
	Кабарга		Изюбрь		Сибирская косуля		Соболь	
	Опыт	Контроль	Опыт	Контроль	Опыт	Контроль	Опыт	Контроль
Во сколько раз максимальная плотность населения выше минимальной	53.7	22.0	11.5	5.1	121.0	5.4	33.2	4.4
Среднегодовая плотность населения (особей/1000 га)	1.97 (1987-2005)	3.8 (1987-2005)	0.63 (1987-2001)	1.29 (1987-2001)	0.43 (1974-2002)	1.96 (1974-2002)	2.54 (1987-2005)	3.93 (1987-2005)
Среднегодовые потери (особей/1000 га)	1.83	–	0.66	–	1.53	–	1.39	–
Среднегодовые потери (%)	51.8	–	51.2	–	78.1	–	35.4	–



**Рис. 4.** Динамика плотности населения соболя на территории Зейского заповедника и Амурской области. Условные обозначения: 1 – побережье водохранилища («опыт»); 2 – вне побережий крупных водоемов и водотоков («контроль»); 3 – Амурская область («фон»); 4 – суммарная попадаемость мышевидных грызунов в ловушки Геро по результатам осенних отловов (в среднем для всей территории Зейского заповедника).



**Рис. 5.** Динамика плотности населения соболя в Зейском заповеднике, суммарная популяция мышевидных грызунов и солнечная активность.

### Выводы

Обязательным условием объективной характеристики антропогенного воздействия водохранилища на наземных позвоночных является многолетний зоологический мониторинг, включающий наблюдения на «опытных» и «контрольных участках», а также «фоновые» данные о динамике численности рассматриваемых видов в регионе. На примере Зейского водохранилища мы разработали алгоритм выявления влияния гидростроительства на модельные виды млекопитающих, предусматривающий 5 основных шагов.

*Первым шагом* является восстановление хронологии изменения плотности населения модельного вида на рассматриваемой территории и в регионе за максимально возможный отрезок времени. При этом используются не только результаты регулярных учетов, но также литературные, фондовые и опросные данные: для кабарги – с 1950 г., для изюбря и косули – с 1960-х гг., для соболя – с 1920-х гг. Сравнение «опытных», «контрольных» и «фоновых» данных позволяет примерно определить для каждого модельного вида период «максимального влияния водохранилища» и длительность частичной адаптации: для кабарги – 30 лет, для изюбря – 25 лет, для косули – 28 лет, для соболя – 20 лет (табл. 1). Основаниями для выделения периода «максимального влияния водохранилища» являлись асинхронизация/синхронизация динамики численности, а также резкое

увеличение/снижение различий в плотности населения на «опытных» и «контрольных» участках.

*Вторым шагом* предложенного алгоритма является определение ведущих природных факторов динамики численности модельного вида. Для кабарги, изюбря и косули это, прежде всего, осадки начала вегетационного периода (май, июнь), определяющие запас зимних кормов и выживание молодняка. Из-за медленного роста эпифитных лишайников, представляющих основной зимний корм кабарги, динамика численности этого вида на 4-6 лет запаздывает за ходом весенне-летних осадков. Для соболя ведущим природным фактором является динамика суммарной численности мышевидных грызунов, показывающая значимую отрицательную корреляцию с циклами солнечной активности и многолетними тенденциями хода весенне-летних осадков (рис. 5, табл. 1).

*Третий шаг* предполагает установление основных факторов влияния водохранилища на динамику численности модельных видов. Для кабарги это – ухудшение защитных условий, рост смертности на побережье искусственного водоема от травм, хищников и эпизоотий; для изюбря – браконьерство и гибель от волков на льду водохранилища; для косули – нарушение путей сезонных миграций, браконьерство и рост пресса охоты хищников; для соболя – микроклиматическое влияние водохранилища, ведущее к обеднению кормовой базы (снижение численности мышевидных грызунов) и увеличению заболеваемости дерматитом.

*Четвертым шагом* является выделение общих объективных признаков влияния гидростроительства на млекопитающих. Для всех модельных видов в зоне влияния Зейского водохранилища («опытные» участки) отмечены повышенная длительность популяционных депрессий; пониженный уровень корреляции динамики численности с изменениями основных лимитирующих природных факторов; пониженная среднегодовая плотность населения; повышенная амплитуда колебаний показателей численности. Указанные закономерности иллюстрируются объективными измеряемыми показателями влияния гидростроительства на популяции млекопитающих (табл. 1).

*Пятый шаг* представляет количественную оценку потерь популяционных группировок модельных видов в условиях влияния водохранилища. Наиболее объективным условным показателем мы считаем разность между средней многолетней плотностью населения на «опытных» и «контрольных» участках, выраженную в % от «контрольного» уровня. Средние многолетние показатели численности рассчитывались для «периода максимального влияния водохранилища», соответствующему длительности частичной адаптации – 20-30 лет (табл. 1). В течение обозначенных временных отрезков популяционные группировки модельных видов на побережье горной части Зейского водохранилища ежегодно теряли определенную часть поголовья: кабарга – 51.8%, изюбрь – 51.2%, косуля – 78.1%, соболь – 35.4%.

В итоге можно констатировать, что при условии охраны на территории заповедника все модельные виды за 20-30 лет смогли частично адаптироваться к появлению Зейского водохранилища. На склонах его побережья восстановилась естественная популяционная динамика; частично восстановилось поголовье; возобновились сезонные миграции. При этом необходимо отметить, что плотность населения большинства видов зверей и миграционная активность косули остались существенно ниже исходных.

*Финансирование.* Работа выполнена в рамках темы № FMWZ-2022-0002 Государственного задания ИВП РАН «Исследования геоэкологических процессов в гидрологических системах суши, формирования качества поверхностных и подземных вод, проблем управления водными ресурсами и водопользованием в условиях изменений климата и антропогенных воздействий».

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

## REFERENCES

1. *Авакян А.Б., Подольский С.А.* 2002. К вопросу о влиянии водохранилищ на животных // Водные ресурсы. Т. 29. № 2. С. 141-151.
2. *Астафьев А.А.* 1988. Погодные условия и результативность промысла соболя // Хронологические изменения численности охотничьих животных в РСФСР: Сб. научных трудов. М.: Б. и. С. 137-139.
3. *Бромлей Г.Ф., Костенко В.А., Николаев И.Г., Охотина М.В., Юдин В.Г., Братенков П.В.* 1984. Млекопитающие Зейского заповедника. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. 139 с.
4. *Дарман Ю.А., Колобаев Н.Н.* 1993. Влияние Зейского водохранилища на копытных животных // Явления и процессы в природном комплексе Зейского заповедника. М.: Пресфок. С. 63-85.
5. *Дьяконов К.Н.* 1992. Взаимодействие водохранилищ с ландшафтами прилегающих территорий и проблемы эколого-географической экспертизы // Основы эколого-географической экспертизы. М.: Изд-во МГУ. С. 178-193.
6. *Игнатенко С.Ю., Подольский С.А., Былков А.Ф.* 2007. Мониторинг гибели мигрирующих косуль в зоне влияния Бурейского водохранилища и расчет ущерба близлежащим ООПТ // Материалы VIII дальневосточной конференции по заповедному делу. Благовещенск: Изд-во БГПУ. Т. 1. С. 151-159.
7. *Карасева Е.В., Телицына А.Ю.* 1996. Методы изучения грызунов в полевых условиях. М.: Наука. 200 с.
1. Avakyan AB, Podolsky SA. On the effect the reservoirs have on animals [K voprosu o vliyaniy vodokhranilishch na zhivotnykh] *Water Resources [Vodnyye resursy]*. 2002;29(2):141-151.
2. Astafiev AA. Weather conditions and the effectiveness of sable hunting [Pogodnyye usloviya i rezul'tativnost' promysla sobolya] *Chronological changes in the number of game animals in the RSFSR: Collection of scientific works [Khronologicheskiye izmeneniya chislennosti okhotnich'ikh zhivotnykh v RSFSR: Sbornik nauchnykh trudov]*. Moscow: B. i. S., 1988:137-139.
3. Bromley GF, Kostenko VA, Nikolaev IG, Okhotina MV, Yudin VG, Bratenkov PV. *Mammals of the Zeya Reserve [Mlekopitayushchiye Zeyskogo zapovednika]*. Vladivostok: DVNTS AN SSSR, 1984:139.
4. Darman YuA, Kolobaev NN. The influence of the Zeya Reservoir on ungulates [Vliyaniye Zeyskogo vodokhranilishcha na kopytnykh zhivotnykh] *Phenomena and processes in the natural complex of the Zeya Reserve [Yavleniya i protsessy v prirodnom komplekse Zeyskogo zapovednika]*. Moscow: Presfok, 1993:63-85.
5. Dyakonov KN. Relationship between reservoirs and landscapes of adjacent territories and problems of ecological and geographical expertise [Vzaimodeystviye vodokhranilishch s landshaftami prilegayushchikh territoriy i problemy ekologo-geograficheskoy ekspertizy] *Basis of ecological and geographical expertise [Osnovy ekologo-geograficheskoy ekspertizy]*. Moscow: Publishing House of MGU, 1992:178-193.
6. Ignatenko SYu, Podolsky SA, Bylkov AF. Monitoring the death of migrating roe deer in the zone of influence of the Bureya Reservoir and calculating the damage to nearby specially protected natural territories [Monitoring gibeli migriruyushchikh kosul' v zone vliyaniya Bureyskogo vodokhranilishcha i raschet ushcherba blizlezhachim OOPT] *Proc. of the VIII Far Eastern Conference on Reserve Management, Blagoveshchensk, 2007 [Materialy VIII dal'nevostochnoy konferentsii po zapovednomu delu]*. Blagoveshchensk: Publishing house of BSPU, 2007;1:151-159.

8. Кузякин В.А., Челинцев Н.Г., Ломанов И.К. 1990. Методические указания по организации, проведению и обработке данных зимнего маршрутного учета охотничьих животных в РСФСР. М.: ЦНИЛ Главохоты РСФСР. 51 с.
9. Лобанов Г.И. 1977. Влияние летних осадков на заболеваемость соболей дерматитом // Экология и использование охотничьих животных Красноярского края. Красноярск: АН СССР. С. 38-39.
10. Париллов М.П., Игнатенко С.Ю., Кастрикин В.А. 2006. Гипотеза влияния многолетних гидрологических циклов и глобального изменения климата на динамику численности японского, даурского журавлей и дальневосточного аиста в бассейне реки Амур // Влияние изменения климата на экосистемы бассейна реки Амур. М.: WWF России. С. 92-110.
11. Подольский С.А. 1993. К методике учета крупных копытных в Зейском заповеднике // Явления и процессы в природном комплексе Зейского заповедника: Сб. научных трудов. М.: Пресфок. С. 64-86.
12. Подольский С.А., Игнатенко С.Ю., Кастрикин В.А., Антонов А.И., Париллов М.П. 2009. Основные закономерности динамики животного населения и особенности охраны фауны в зонах влияния крупных горных водохранилищ Дальнего Востока // Байкальский зоологический журнал. № 4. С. 98-105.
13. Подольский С.А. 2013. Методический подход к оценке значимости природных и антропогенных факторов динамики численности копытных
7. Karaseva EV, Telitsyna AYU. Methods for studying rodents in the field [*Metody izucheniya gryzunov v polevykh usloviyakh*]. Moscow: Nauka, 1996:200.
8. Kuzyakin VA, Chelintsev NG, Lomanov IK. Guidelines for organizing, conducting and processing data from winter route accounting of game animals in the RSFSR [*Metodicheskiye ukazaniya po organizatsii, provedeniyu i obrabotke dannykh zimnego marshrutnogo ucheta okhotnich'ikh zhiivotnykh v RSFSR*]. Moscow: TSNIL Glavokhoty RSFSR, 1990:51.
9. Lobanov GI. Influence of summer precipitation on the incidence of dermatitis in sables [*Vliyaniye letnikh osadkov na zabolevayemost' soboley dermatitom*] *Ecology and use of hunting animals of the Krasnoyarsk Territory* [*Ekologiya i ispol'zovaniye okhotnich'ikh zhiivotnykh Krasnoyarskogo kraya*]. Krasnoyarsk: AN SSSR, 1977:38-39.
10. Parilov MP, Ignatenko SYu, Kastrikin VA. Hypothesis of the influence of long-term hydrological cycles and global climate change on the population dynamics of the Japanese, White-naped cranes and Far Eastern storks in the Amur River basin [*Gipoteza vliyaniya mnogoletnikh gidrologicheskikh tsiklov i global'nogo izmeneniya klimata na dinamiku chislennosti yaponskogo, daurskogo zhuravley i dal'nevostochnogo aista v bassejne reki Amur*] *Influence of climate change on the ecosystems of the Amur River basin* [*Vliyaniye izmeneniya klimata na ekosistemy basseyna reki Amur*]. Moscow: WWF Rossii, 2006:92-110.
11. Podolsky SA. On the methodology for accounting for large ungulates in the Zeya Reserve [*K metodike ucheta krupnykh kopytnykh v Zeyskom zapovednike*] *Phenomena and processes in the natural complex of the Zeya Reserve: Collection of scientific works* [*Yavleniya i protsessy v prirodnom komplekse Zeyskogo zapovednika: Sbornik nauchnykh trudov*]. Moscow: Presfok, 1993:64-86.
12. Podolsky SA, Ignatenko SYu, Kastrikin VA, Antonov AI, Parilov MP. Main patterns of the dynamics of the animal population and the features of fauna protection in the zones of influence of large mountain reservoirs of the Far East [*Osnovnyye zakonomernosti dinamiki zhiivotnogo naseleniya i osobennosti okhrany fauny v zonakh vliyaniya*

- на примере зоны влияния Зейского водохранилища // Поволжский экологический журнал. № 3. С. 291-303.
14. Русанов Я.С. 1986. Основы охотоведения. М.: Изд-во МГУ. 160 с.
  15. Филонов К.П. 1977. Динамика численности копытных животных и заповедность. Охотоведение. М.: Лесная промышленность. 229 с.
  16. Щетинин В.И. 1973. Млекопитающие Зейского заповедника // Вопросы географии Дальнего Востока. Хабаровск. № 11. С. 137-140.
  17. Sunspot Index and Long-term Solar Observations (SILSO). 2019 [Электронный ресурс: <http://www.sidc.be/silso/datafiles/> (дата обращения 20.03.2019)].
  13. Podolsky SA. A methodological approach to assessing the significance of natural and anthropogenic factors in the dynamics of the number of ungulates on the example of the zone of influence of the Zeya reservoir [Metodicheskiy podkhod k otsenke znachimosti prirodnykh i antropogennykh faktorov dinamiki chislennosti kopytnykh na primere zony vliyaniya Zeyskogo vodokhranilishcha] *Povolzhsky Ecological Journal*. 2013;3:291-303.
  14. Rusanov YaS. Fundamentals of hunting [*Osnovy okhotovedeniya*]. Moscow: Publishing House of Moscow State University, 1986:160.
  15. Filonov KP. Dynamics of the number of ungulates and conservation [*Dinamika chislennosti kopytnykh zhivotnykh i zapovednost'*]. *Hunting [Okhotovedeniye]*. Moscow: Lesnaya promyshlennost', 1977:229.
  16. Shchetinin VI. Mammals of the Zeya Reserve [Mlekoopitayushchiye Zeyskogo zapovednika] *Problems of Geography of the Far East [Voprosy geografii Dal'nego Vostoka]*. Khabarovsk, 1973;11:137-140.
  17. Sunspot Index and Long-term Solar Observations (SILSO). 2019, Available at <http://www.sidc.be/silso/datafiles/> (Date of Access 20/03/2019).



UDC 502.5/8; 502.74; 574.472; 574.91; 574.24

**INDICATORS OF CHANGES IN POPULATION GROUPS OF MAMMALS  
IN THE INFLUENCE AREA OF THE ZEYA RESERVOIR  
UNDER THE IMPACT OF NATURAL AND ANTHROPOGENIC FACTORS****© 2022. S.A. Podolsky\*\*\*, T.A. Domanov\*\*, E.K. Krasikova\*\*,  
L.Yu. Levik\*\*\*, K.P. Pavlova\*\****\*Water Problems Institute of the Russian Academy of Sciences  
Russia, 119333, Moscow, Gubkina Str. 3. E-mail: sergpod@mail.ru**\*\*Zeya State Natural Reserve  
Russia, 676246, Amur Region, Zeya, Stroitel'naya Str. 71. E-mail: zzap@mail.ru**\*\*\*M.V. Lomonosov Moscow State University  
Russia, 119991, Moscow, GSP-1, Leninsky Gory 1, MGU, Faculty of Geography  
E-mail: lilia-levik@yandex.ru*

Received June 01, 2022. Revised August 30, 2022. Accepted September 01, 2022.

Using the long-term data of the Zeya Nature Reserve, we accessed the natural and anthropogenic factors and their significance for the dynamics of the number of population groups of mammals in the influence area of the Zeya reservoir. Siberian musk deer (*Moschus moschiferus*), elk (*Cervus canadensis*), Siberian roe deer (*Capreolus pygargus*) and sable (*Martes zibellina*) were selected as model species. The anthropogenic part of population dynamics is defined on the basis of a comparative analysis of the long-term “test” (shore of the Zeya reservoir within the reserve territory), “control” (reserve territory outside the shores) and “background” (Amur Region) observations. We offer a step-by-step algorithm for studying mammals in the influence area of any large hydraulic structures. *The first step* is to restore the chronology of changes in the population density of the model species, then to determine the time needed for each species to partially adapt to the reservoir, which is as follows: musk deer – 30 years, elk – 25 years, roe deer – 28 years, sable – 20 years. *The second step* is to determine the leading natural factors of population dynamics. For musk deer, elk and roe deer the defining factor is precipitation in the early growing season of May and June, which determines the amount of winter food supply and the survival rate of young animals. For sable the factor is the dynamics of the total number of mouse-like rodents, which has a significant negative correlation with the cycles of solar activity and long-term trends of spring-summer precipitation. *The third step* is to determine the main factors of the influence that the reservoir causes on the population dynamics of the model species. For musk deer this is deteriorating conditions of protection, increasing mortality along the shoreline of an artificial reservoir due to various injuries, predators and epizootics. For elks this is the poaching activities and wolves that hunt them on the surface of the frozen reservoir. For roe deer this is the disrupted routes of seasonal migration, poaching and increasing hunting pressure from the predators. For sable it is the microclimatic influence of the reservoir that causes an increase in morbidity and depletion of the food supply due to decreasing numbers of mouse-like rodents. *The fourth step* is to identify common signs of the hydro construction impact on any mammals. Each model species found in the influence area of the Zeya reservoir experiences prolonged population depressions, low level of correlation between population dynamics and changes in the main limiting natural factors, reduced population density, and increased amplitude of population fluctuations. *The fifth step* is to quantify the impact the reservoir has on the model species. We used such index as the difference between the average (over the adaptation period) population density on the “control” plots and on the reservoir coast, in % of the “control” level. The average annual losses were 51.8% for Siberian musk deer, 51.2% for elk, 78.1% for Siberian roe deer, and 35.4% for sable. While being under protection, each of these model species was able to partially adapt to the Zeya reservoir over 20-30 years; their population dynamics generally recovered, but the density and migration activity remained significantly lower than it was before the construction of the reservoir.

*Keywords:* hydro construction, impact assessment, model species, Siberian musk deer, elk, Siberian roe deer, sable, mouse-like rodents, population dynamics, solar activity, precipitation.

**DOI: 10.24412/2542-2006-2022-3-87-103****EDN: ПРQJG**