



## СОДЕРЖАНИЕ

<b>Генкал С.И., Куликовский М.С.</b> К морфологии, экологии и распространению <i>Thalassiosira weissflogii</i> (Bacillariophyta) .....	183
<b>Инфантов А.А., Золотухин А.И.</b> Синантропизация флоры малого города (на примере г. Балашова) .....	190
<b>Кашин А.С., Жулидова Т.В., Пархоменко В.М., Березуцкий М.А., Кириллова И.М.</b> Состояние ценопопуляций <i>Antennaria dioica</i> (L.) Gaertn. в Саратовской области .....	195
<b>Кириллов А.А.</b> Сообщества гельминтов прыткой ящерицы ( <i>Lacerta agilis</i> ) юга Среднего Поволжья .....	210
<b>Кириллова Н.Ю.</b> Динамика сообщества гельминтов рыжей полевки ( <i>Clethrionomys glareolus</i> ) в последующие друг за другом годы .....	219
<b>Михеев А.В.</b> Информационное поле лесной куницы – <i>Martes martes</i> (Linnaeus, 1758) в снежный период года в условиях степных лесов Украины ...	228
<b>Чухарева И.П., Харитонов С.П.</b> О пространственной структуре поливидовых колоний, основанных чайковыми птицами, на водоемах Южного Зауралья .....	238
<b>Шарая Л.С.</b> Предсказательное картирование лесных экосистем в геоэкологии .....	249

## КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

<b>Агафонов В.А., Кузнецов Б.И., Негробов В.В.</b> К характеристике растительного покрова степных местообитаний брандушки разноцветной ( <i>Bulbocodium versicolor</i> (Ker-Gawl.) Spreng.) в Воронежской области .....	258
<b>Четанов Н.А., Литвинов Н.А., Бакиев А.Г.</b> Возможности применения показателей вариации в исследовании термобиологии рептилий .....	263
<b>Чихляев И.В., Файзулин А.И., Замалетдинов Р.И.</b> Гельминты съедобной лягушки – <i>Rana esculenta</i> Linnaeus, 1758 (Anura, Amphibia) Среднего Поволжья .....	270

## ЮБИЛЕИ

<b>Заиков Г.Е.</b> 50 лет в науке (к семидесятилетию со дня рождения М.Д. Гольдфейна) .....	275
---	-----



## CONTENTS

<b>Genkal S.I. and Kulikovskiy M.S.</b> On the morphology, ecology and distribution of <i>Thalassiosira weissflogii</i> (Bacillariophyta) .....	183
<b>Infantov A.A. and Zolotukhin A.I.</b> Small-town flora synanthropization (with Balashov town as an example) .....	190
<b>Kashin A.S., Zhulidova T.V., Parkhomenko V.M., Berezutski M.A., and Kirillova I.M.</b> Status of <i>Antennaria dioica</i> (L.). Gaertn. cenopopulations in the Saratov region .....	195
<b>Kirillov A.A.</b> Helminthic communities in sand lizard ( <i>Lacerta agilis</i> ) from the Southern Middle-Volga region .....	210
<b>Kirillova N.Ju.</b> Dynamics of the helminth community of bank vole ( <i>Clethrionomys glareolus</i> ) in subsequent years .....	219
<b>Mikheyev A.V.</b> Pine Marten <i>Martes martes</i> (Linnaeus, 1758) information field in the snow period in the steppe forests of Ukraine .....	228
<b>Chukhareva I.P. and Kharitonov S.P.</b> On the spatial structure of mixed colonies initiated by gulls on water bodies of the Southern Transurals .....	238
<b>Sharaya L.S.</b> Predictive mapping of forest ecosystems in geoecology .....	249

## SHORT COMMUNICATIONS

<b>Agafonov V.A., Kuznetsov B.I., and Negrobov V.V.</b> Steppe vegetation characteristics of <i>Bulbocodium versicolor</i> (Ker-Gawl.) Spreng. inhabitation in the Voronezh region .....	258
<b>Chetanov N.A., Litvinov N.A., and Bakiev A.G.</b> Possibilities of applying variation parameters in reptile thermobiology studies .....	263
<b>Chikhlaev I.V., Fayzulin A.I., and Zamaletdinov R.I.</b> Data on the helminths of edible frog <i>Rana esculenta</i> Linnaeus, 1758 (Anura, Amphibia) in Middle-Volga region .....	270

## JUBILEES

<b>Zaikov G.E.</b> 50 years in science (on the seventieth anniversary of Mark D. Goldfein) .....	275
--	-----

УДК 582.26:581.(4+5)+582.261/296+582.26+581.9

**К МОРФОЛОГИИ, ЭКОЛОГИИ И РАСПРОСТРАНЕНИЮ  
*THALASSIOSIRA WEISSFLOGII* (BACILLARIOPHYTA)**

**С.И. Генкал, М.С. Куликовский**

*Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН  
Россия, 152742, Ярославская обл., Некоузский р-н, Борок  
E-mail: genkal@ibiw.yaroslavl.ru*

Поступила в редакцию 16.02.09 г.

**К морфологии, экологии и распространению *Thalassiosira weissflogii* (Bacillariophyta).** – Генкал С.И., Куликовский М.С. – Изучение новых материалов по *Thalassiosira weissflogii* выявило более широкую морфологическую изменчивость диагностических признаков и позволило уточнить строение и расположение ряда структурных элементов створки, а также некоторые экологические особенности и распространение вида.

*Ключевые слова:* фитопланктон, Bacillariophyta, *Thalassiosira weissflogii*, морфология, экология, распространение.

**On the morphology, ecology and distribution of *Thalassiosira weissflogii* (Bacillariophyta).** – Genkal S.I. and Kulikovskiy M.S. – New material on *Thalassiosira weissflogii* is analyzed. It shows wider morphological variability of diagnostic features and allows the structure and location of some structural elements of the valve as well as some ecological peculiarities and distribution of the species to be defined more accurately.

*Key words:* phytoplankton, Bacillariophyta, *Thalassiosira weissflogii*, morphology, ecology, distribution.

**ВВЕДЕНИЕ**

Обобщенные данные по морфологии, экологии и распространению *Thalassiosira weissflogii* в водоемах бывшего СССР представлены в монографии по роду *Thalassiosira* Cl. (Макарова, 1988). Согласно мнению автора этой работы *T. weissflogii* относится к пресноводно-солонатоводным широкобореальным и нотальным видам и в России зафиксирован только в Каспийском море, Ивановском водохранилище и соленых озерах Старой Руссы. Позднее *T. weissflogii* была обнаружена и в других волжских водохранилищах (Генкал, 1992; Корнева, Генкал, 2000). Согласно данным этих исследователей диаметр створки у *T. weissflogii* варьирует от 13 до 25 мкм, число краевых выростов – от 12 до 16 в 10 мкм, центральных выростов, расположенных в кольце правильной или неправильной формы или группой, – 4 – 7. В определителе К. Krammer, Н. Lange-Bertalot (1991) приводятся несколько отличающиеся диапазоны изменчивости этих признаков: диаметр створки от 4 до 32 мкм, число краевых выростов 10 – 13 в 10 мкм, число центральных выростов 2 – 15.

Цель исследования – на основе изучения новых материалов оценить изменчивость морфологических признаков у *T. weissflogii*, расширить представления по экологии и распространению на основе оригинальных и литературных данных.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для наших исследований послужили пробы фитопланктона из Придунайского района Черного моря (Украина; 2005 и 2007 гг.), Невской губы (1996 – 2001 гг.), Ладожского озера (2001 – 2003 гг.) и Эри (США; 2005 г.), Цимлянского водохранилища (2006 – 2007 гг.), р. Свислочь (Беларусь; 2006 – 2007 гг.). Освобождение клеток от органической части проводили методом холодного сжигания (Балонов, 1975). Препараты водорослей исследовали с помощью сканирующего электронного микроскопа (JSM-25S).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В исследованных выборках диаметр створки варьировал от 10 до 30 мкм, что совпадает с литературными данными (таблица).

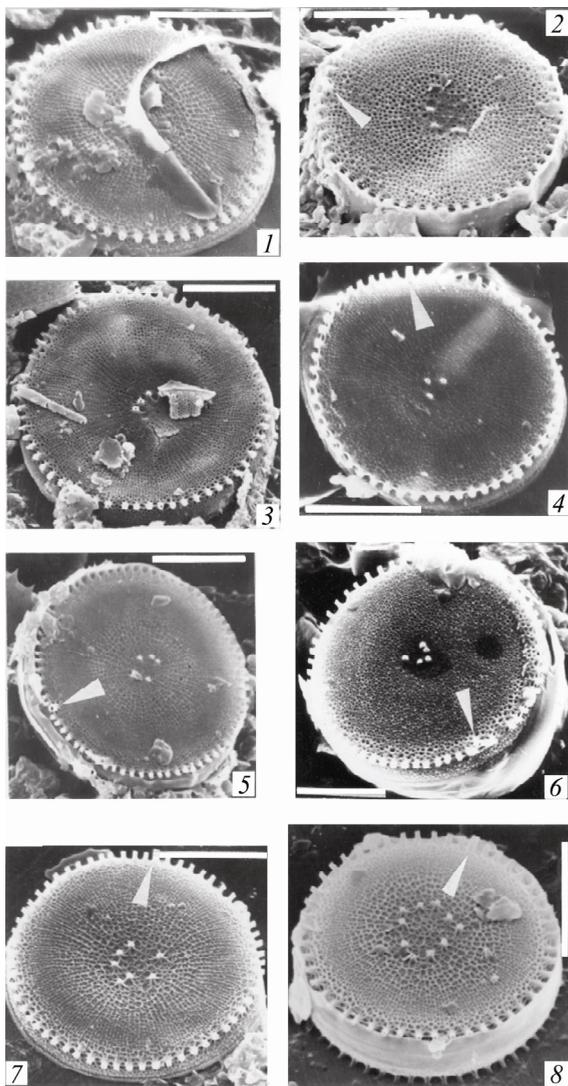
Изменчивость морфологических признаков у *Thalassiosira weissflogii*  
по литературным и нашим данным

Диаметр створки, мкм	Краевые выросты, 10 мкм	Центральные выросты	Источник, водоем
5–15 (15–21)	10–13	В кольце	Grunow in Van Heurck, 1880 – 1885
15–23	10–13	Разбросаны	Hustedt, 1926
17–19	16	В кольце	Определитель ..., 1951
20–32	10–11	5–6, в кольце	Manguin, 1952
12–27	12	7–18, в кольце	Hasle, 1962
–	–	9–11(2–28), в кольце	Fryxell, Hasle, 1977
18–22	9–12	4–9, в кольце	Kiss et al., 1984
13–25	12–14	В кольце или группой	Макарова, 1988
4–32	10–13	2–15	Krammer, Lange-Bertalot, 1991
15–18	12–16	4–7, в кольце	Генкал, 1992
13.5–19.5	10–14	4–11, в кольце	Генкал, Козыренко, 1992
11–22	–	–	Intercalibration ..., 1996
14–22	9–11	4	Rott et al., 2001
4–32	12–13	(2) 4–12 (28)	Tuji, Houki, 2001
5–35	–	–	Kobayasi et al., 2007
18–26	10–14	5–6	Tanaka, Nagumo, 2007
17.3–18.2	13–14	–	Генкал, Куликовский, 2008
12.7–30	8–12	3–10, в кольце или группой	Придунайский р-н Черного моря*
10–22	10–14	6–10, в кольце	Ладожское оз. с притоками*
17–24.4	13–14	4–8, в кольце или группой	Невская губа*
18.9–27.8	9–11	(1?) 3–10, в кольце или группой	Свислочь (Беларусь)*
23.3–26.6	8–12	4–9, в кольце или группой	Цимлянское водохранилище*
21.4–26.6	9–10	3–4, группой	Озеро Эри (Канада, США)*

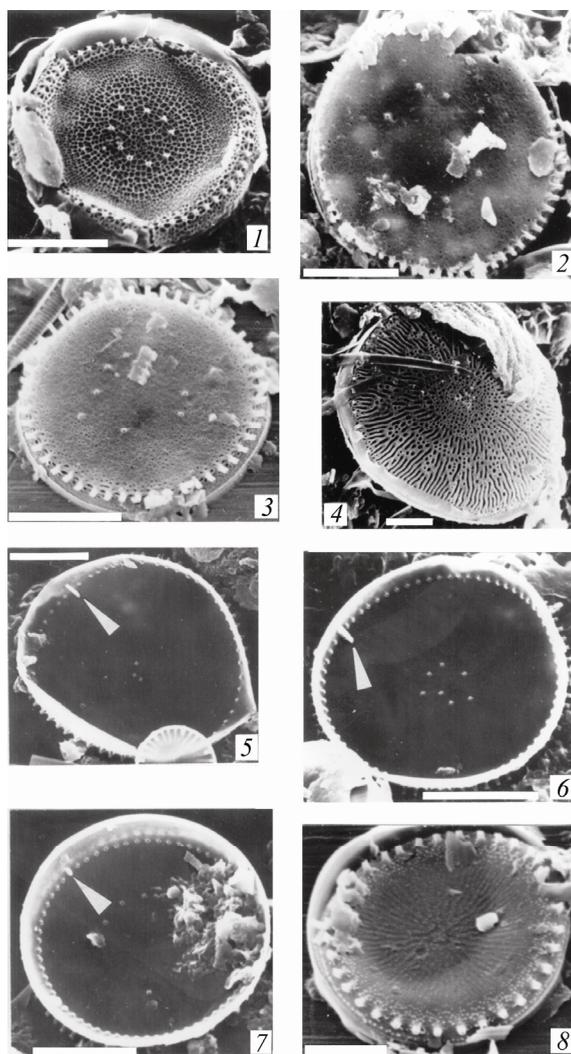
Примечание. \* – наши данные.

Вместе с тем следует отметить, что в большинстве случаев по нашим и литературным данным минимальный диаметр створки находится в пределах 10 – 23.3 мкм (см. таблицу) и лишь в работах некоторых исследователей (Heurck, 1880 – 1885; Krammer, Lange-Bertalot, 1991; Tuji, Houki, 2001) указывается 4 – 5 мкм. При этом исследователи ссылаются на первоописание вида (Heurck, 1880 – 1885). Однако G.A. Fryxell и G.R. Hasle (1977) выразили сомнение в указанном для *T. weissflogii* размахе диаметра створки (5 – 15 мкм), поскольку по данным этих иссле-

дователей изучение типовых слайдов показало другой диапазон изменчивости этого признака – 15 – 21 мкм, и многочисленные литературные и наши данные изучения этого вида из водоемов разного типа и географического положения подтверждают эти сомнения. С учетом вышеизложенного мы считаем, что на сегодняшний день минимальным размером створки следует считать 10 мкм. В Придунайском районе Черного моря мы обнаружили инициальную створку, которая, вероятнее всего, относится к *T. weissflogii*. Ее диаметр составляет 53 мкм (рис. 2, 4), что свидетельствует о значительно большем диапазоне изменчивости диаметра створки в природных популяциях (10 – 53 мкм, отношение  $D_{max}/D_{min}$  составляет 5.3), чем было известно до сих пор (см. таблицу). Это вполне соответствует литературным данным по изменчивости этого признака у крупноклеточных центрических диатомовых водорослей, например: *Cyclotella meneghiniana* Kützing (5 – 43 мкм, отношение 8.6); *C. striata* (Kützing) Grunow (10 – 50 мкм, отношение 5.0); *Cyclostephanos dubius* (Fricke) Round (4.5 – 35 мкм, отношение 7.7); *Stephanodiscus niagarae* Ehrenberg (25 – 135 мкм, отношение 5.4); *S. hantzschii* Grunow (5 – 30 мкм, отношение 6.0); *Thalassiosira baltica* (Grunow) Ostenfeld (20 – 120 мкм, отношение 6.0) (Krammer, Lange-Bertalot, 1991).



**Рис. 1.** Электронные микрофотографии створок *Thalassiosira weissflogii* (СЭМ): 1 – 8 – вариации расположения ареол, центральных, краевых и двугубого выростов с наружной поверхности створки (стрелкой указаны двугубые выросты): 1, 4, 7 – р. Свислочь; 2, 6, 8 – Придунайский район Черного моря; 3, 5 – Цимлянское водохранилище. Масштаб, мкм: 1 – 8 – 10



**Рис. 2.** Электронные микрофотографии створок *Thalassiosira weissflogii* (1 – 7) и *T. guillardii* (8) (СЭМ): 1 – 3 – вариации расположения ареол и центральных выростов с опорами с наружной поверхности; 4 – инициальная створка с наружной поверхности; 5 – 7 – вариации расположения центральных выростов с опорами и размеров внутренней части двугубого выроста (указано стрелкой); 8 – створка с наружной поверхности. 1, 3 – 6, 8 – Придунайский район Черного моря; 2, 7 – Цимлянское водохранилище. Масштаб, мкм: 1 – 7 – 10; 8 – 5

По литературным данным структура лицевой части створки состоит из радиальных ребер или мелкой сетки в виде перекрестного жилкования (Макарова, 1988) и фотографии именно таких створок приводятся в работах исследователей (см. таблицу). В нашем материале в большинстве случаев встречались створки именно с такой структурой лицевой части (рис. 1, 2, 1). В некоторых популяциях мы зафиксировали створки с иной структурой лицевой части: беспорядочно разбросанные мелкие ареолы без выраженных ребер и сетки (рис. 2, 2, 3).

В исследованных выборках центральные выросты с опорами на створке располагались в центре кольцом или группой (рис. 1; 2, 1, 5, 6), что соответствует литературным данным, однако иногда кольцо этих выростов находилось на большем расстоянии от центра – до  $1/2$  радиуса створки (рис. 2, 2, 3, 7). G.A. Fryxell и G.R. Hasle (1977, fig. 8) привели фотографию *T. weissflogii* с кольцом выростов в центре створки и одним выростом, расположенным у края створки. Число центральных выростов в нашем материале изменялось от 1(?) до 10, что также совпадает с данными других исследователей (см. таблицу). Число опор у центральных выростов обычно равно 4 (Kobayashi et al., 2007), однако иногда встречаются выросты с 3-мя опорами (Tujii, Houki, 2001).

В нашем материале число краевых выростов в 10 мкм варьировало от 8 до 14, т.е. нижнее значение этого признака меньше, чем приводится в литературных источниках (см. таблицы).

Согласно литературным данным единственный двугубый вырост расположен среди кольца краевых выростов с опорами посередине между 2 соседними выростами и на наружной поверхности створки он по величине крупнее выростов с опорами, его внутренняя часть крупная, сильно сплюснутая, щель ориентирована радиально (Макарова, 1988 и др.), иногда под некоторым углом (Tanaka, Nagumo, 2007; fig. 8 E). Наши данные соответствуют литературным (рис. 2, 5, 6), но следует уточнить, что с наружной поверхности двугубый вырост расположен не в одном кольце краевых выростов, а ближе к центру створки. Кроме того, в некоторых популяциях мы наблюдали небольшую внутреннюю часть двугубого выроста, щель которой также была ориентирована радиально.

Большое сходство *T. weissflogii* имеет с *T. guillardii* Hasle (рис. 2, 8) – как в плане наружной морфологии створки, так и по количественным диагностическим признакам (диаметр створки, число краевых выростов в 10 мкм). Эти два вида имеют сходную экологию и нередко встречаются вместе, что необходимо иметь в виду. Основное отличие между этими двумя видами заключается в числе центральных выростов с опорами, которое у пресноводных популяций *T. guillardii* варьирует преимущественно от 0 до 1.

*T. weissflogii* была также отмечена в сфагновых болотах Приволжской возвышенности (Пензенская область) (Генкал, Куликовский, 2006) и бассейне р. Яны (Якутия) (Разнообрази..., 2005).

Наши исследования показали, что *T. weissflogii* проявляет большую морфологическую изменчивость, имеет более широкий ареал и вегетирует в водоемах разного типа, что позволило расширить диагноз этого вида с учетом и литературных данных.

*Thalassiosira weissflogii* (Grunow) Fryxell et Hasle emend. Genkal et Kulikovskiy – *Micropodiscus weissflogii* Grunow, *Thalassiosira fluviatilis* Hustedt, *T. fluviatilis* f. *mangrovii* Manguin in Bourrelly, Manguin, *T. histedtii* Poretzky et Anissim, *T. hustedtii* var. *vana* Makar. et Pr.-Lavr. Клетки образуют короткие цепочки. Панцирь в виде барабана, с вставочными и соединительными ободками. Створки плоские, 10 – 35 (? 53) мкм в диаметре. Структура створок из радиальных ребер – 32 – 38 в 10 мкм, или с мелкой сеткой, в виде перекрестного жилкования, или с беспорядочно разбросанными мелкими ареолами. В центре створки неправильное кольцо или группа центральных выростов с 3 – 4 опорами, (?1) 2 – 28, иногда кольцо располагается ближе к краю створки (до 1/2 радиуса створки), а отдельные выросты встречаются еще ближе к краю створки. На границе с загибом створки – кольцо краевых выростов с опорами, 8 – 16 в 10 мкм, расположенных равномерно. С наружной поверхности створки выросты с опорами выступают в виде длинных трубок, с внутренней – в виде коротких трубок, окруженных 4, редко 3 сопутствующими опорами. Двугубый вырост один, расположен среди кольца краевых выростов с опорами посередине между 2 соседними выростами. На наружной поверхности створки он по величине крупнее выростов с опорами и располагается ближе к цен-

тру створки, чем краевые выросты. Внутренняя часть двугубого выроста крупная, иногда небольшая, сильно сплюснутая, щель ориентирована радиально, иногда под углом. Загиб створки довольно высокий, со структурой из слабо развитой сетки ареол.

Планктонный пресноводно-солонатоводный широкобореальный и нотальный вид.

Распространение в России: Каспийское море, Невская губа, волжские и Цимлянское водохранилища, соленые озера Старой Руссы, Ладожское озеро с притоками, болота Пензенской области, бассейн р. Яны (Якутия).

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изучение *Thalassiosira weissflogii* из ряда водоемов разного типа и географического положения показало, что этот вид имеет более широкие диапазоны изменчивости ряда морфологических диагностических признаков (диаметр створки, число центральных и краевых выростов с опорами). Впервые показано, что по структуре лицевой части створки кроме типового расположения ареол встречается и другой морфотип – с беспорядочно расположенными ареолами, а наружная часть двугубого выроста располагается за пределами кольца краевых выростов с опорами ближе к центру створки. Обнаружено, что *T. weissflogii* встречается в водоемах разного типа и имеет в России более широкий ареал.

Выражаем благодарность своим коллегам О.В. Бабаназаровой, Т.Б. Голоколеновой, Т.М. Михеевой, Л.М. Теренько, И.С. Трифионовой за предоставленные материалы.

*Работа выполнена при частичной финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 08-04-90007).*

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Балонов И.М. Подготовка диатомовых и золотистых водорослей к электронной микроскопии // Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М.: Наука, 1975. С. 86 – 87.

Генкал С.И. Атлас диатомовых водорослей планктона реки Волги. СПб.: Гидрометеоздат, 1992. 128 с.

Генкал С.И., Козыренко Т.Ф. Материалы к флоре водорослей (Bacillariophyta, Centrophyceae) р. Ижоры // Биол. внутренних вод. 1992. № 95. С. 13 – 17.

Генкал С.И., Куликовский М.С. Центрические диатомовые водоросли сфагновых болот Приволжской возвышенности (Пензенская область) // Ботан. журн. 2006. Т. 91, № 10. С. 1485 – 1499.

Генкал С.И., Куликовский М.С. Центрические диатомовые (Bacillariophyta) Полистово-Ловатского сфагнового массива (Государственный природный заповедник «Рдейский») // Ботан. журн. 2008. Т. 93, № 8. С. 1200 – 1208.

Корнева Л.Г., Генкал С.И. Таксономический состав и эколого-географическая характеристика фитопланктона волжских водохранилищ // Каталог растений и животных водоемов бассейна Волги. Ярославль: Изд-во Ярослав. гос. техн. ун-та, 2000. С. 5 – 112.

Макарова И.В. Диатомовые водоросли морей СССР: род *Thalassiosira* Cl. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1988. 117 с.

Определитель пресноводных водорослей СССР. М.: Сов. наука, 1951. Вып. 1. 199 с.; Вып. 4. 619 с.

## К МОРФОЛОГИИ, ЭКОЛОГИИ И РАСПРОСТРАНЕНИЮ *THALASSIOSIRA*

- Разнообразие растительного мира Якутии. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2005. 328 с.
- Heurck H. van. Synopsis des diatomees de Belgique. Atlas. Texte. Anvers. 1880 – 1885. 235 p.
- Hasle G.R. The morphology of *Thalassiosira fluviatilis* from the polluted inner Oslofjord // Nytt Magasin for Botanikk. 1962. Vol. 9. P. 151 – 154.
- Hustedt F. *Thalassiosira fluviatilis*, nov. spec., eine Wasserblüte im Wesergebiet // Bericht der Deutschen Botanischen Gessellschaft. 1926. Bd. 43, № 10. S. 565 – 567.
- Fryxell G.A., Hasle G.R. The genus *Thalassiosira*: some species with a modified ring of Central Strutted Processes // Nova Hedwigia. 1977. Beiheft 54. P. 67 – 98.
- Intercalibration and distribution of diatom species in the Baltic Sea // The Baltic marine biologists publication. 1996. Vol. 4, № 16d. 125 p.
- Kiss K.T., Kovacs K., Dobler E. The fine structure of some *Thalassiosira* species (Bacillariophyceae) in the Danube and the Tisza rivers // Algological Studies. 1984. Vol. 37. P. 409 – 415.
- Kobayasi H., Idei M., Mayama Sh., Nagumo T., Osada K. H. Kobayasi's Atlas of apanese diatoms based on electron microscopy. Tokyo: Uchida Rokakuho Publishing Co., 2007. Vol. 1. 531 p.
- Krammer K., Lange-Bertalot H. Bacillariophyceae 3. Teil: Centrales, Fragilariaceae, Eunotiaceae // Süswasserflora von Mitteleuropa. Stuttgart; New York, 1991. P. 1 – 576.
- Manguin E. Bacillariophyceae // Algues d'eau douce de la Guadeloupe et dependances / Centre National de la Recherche Scientifique. Paris, 1952. P. 33 – 116.
- Rott E., Kling H.J., Perez T. Planktonic centric diatoms from the volcanic Lake Taal, Philippines // Lange-Bertalot-Festschrift: Studies on Diatoms. Ruggell: Gantner Verlag, 2001. P. 39 – 52.
- Tanaka H., Nagumo T. Centric diatoms from Hashie-numa (Hashie Pond), Isesaki, Cunma, Japan // Natural Environmental Science Research. 2007. Vol. 20. P. 25 – 39.
- Tuji A., Houki A. Centric diatoms in Lake Biwa // Lake Biwa study monographs. 2001. № 7. P. 1 – 90.

УДК 574:581.9 (470.44)

## СИНАНТРОПИЗАЦИЯ ФЛОРЫ МАЛОГО ГОРОДА (на примере г. Балашова)

А.А. Инфантов, А.И. Золотухин

Балашовский институт (филиал)

Саратовского государственного университета им. Н.Г. Чернышевского  
Россия, 412300, Балашов, Карла Маркса, 29  
E-mail: studiosius@inbox.ru

Поступила в редакцию 05.09.08 г.

**Синантропизация флоры малого города (на примере г. Балашова).** – Инфантов А.А., Золотухин А.И. – Исследован синантропный компонент флоры города Балашова. Он содержит 253 вида растений. Проведена систематизация полученных данных по ведущим семействам, спектру жизненных форм, эколого-ценотическому спектру. Выделен адвентивный компонент флоры и дана хозяйственная оценка наиболее динамично распространяющимся видам. Среди адвентов выявлены виды, имеющие большой потенциал для внедрения в различные типы сообществ, в частности *Ambrosia trifida* L. Синантропная флора имеет большое количество рудералов и повышенное количество сорняков.

*Ключевые слова:* синантропная флора, адвентивный вид, *Ambrosia trifida*, Балашов.

**Small-town flora synanthropization (with Balashov town as an example).** – Infantov A.A. and Zolotukhin A.I. – The synanthropic component of the Balashov town flora is analyzed. It contains 253 plant species. The data obtained were systemized by basic families, biological spectrum, ecological and coenotic spectra. An adventive component of the flora has been resolved and an economic estimation of the most dynamically propagating species is given. Adventive species with a high potential of introduction into various types of communities, in particular, *Ambrosia trifida* L., have been revealed. The synanthropic flora has a considerable quantity of ruderals and a raised quantity of weeds.

*Key words:* synanthropic flora, adventive species, *Ambrosia trifida*, Balashov.

### ВВЕДЕНИЕ

Изучению антропогенной трансформации флоры посвящены многочисленные работы в различных регионах (Вьюкова, 1987; Игнатов и др., 1990; Пяк, Мерзлякова, 2000; Проблемы изучения..., 2003; Скворцова, Березуцкий, 2008). В Воронежской области данные исследование проводили В.А. Агафонов, Л.Н. Абрамова, А.Я. Григорьевская, Е.А. Стародубцева, Н.Ю. Хлызова (Агафонов, Абрамова, 1999; Григорьевская и др., 2004). В центральной части Саратовской области антропогенную динамику флоры всесторонне исследовал М.А. Березуцкий и А.В. Панин (Березуцкий, 1999; Панин, Березуцкий, 2007); флора западного региона изучена А.Г. Еленевским с соавторами (Еленевский и др., 2001). Антропогенная трансформация флоры малых городов Прихопёрья рассмотрена недостаточно, что и определило тему данной работы.

Город Балашов Саратовской области с численностью населения менее 100 тыс. человек занимает экотонную зону между остатками степей с юга и востока, деградированными лугами с запада и поймой р. Хопёр с лесной растительностью с северо-востока. Динамичные рельеф, почвы, уровень грунтовых вод способствуют

## СИНАНТРОПИЗАЦИЯ ФЛОРЫ МАЛОГО ГОРОДА

формированию разнообразной и довольно богатой флоры. Изменения флористического состава синантропных сообществ здесь интересны с точки зрения влияния природных и антропогенных факторов, к числу которых относятся наличие транспортных магистралей, крупных зерновых складов, культивирование растений с различной целью; особый интерес представляют адвентивные виды и их динамика.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Изучение флоры проводилось маршрутно-экскурсионным методом в сочетании с детальным исследованием стационарных участков в 2006 – 2008 годах. В ходе пешеходных экскурсий составлялись флористические списки и собирался гербарий. При этом была изучена флора всех основных типов синантропных местообитаний г. Балашова. Собран гербарий в количестве около 500 гербарных листов. Гербарные образцы переданы в хранилище Балашовского филиала Саратовского государственного университета. Изучению подвергались растительные сообщества антропогенных территорий городской черты, включающие: пустыри внутри жилых микрорайонов; газоны; обочины автомобильных дорог; дворовые площадки; железнодорожные насыпи. Классификация адвентивных видов дана по А.Я. Григорьевской с соавторами (Григорьевская и др., 2004). Анализ ценоморф, жизненных форм, эколого-ценотического и географического спектра проведён в соответствии с методическими рекомендациями Н.М. Матвеева (Матвеев, 2006).

### РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В составе синантропной флоры г. Балашова нами было обнаружено 253 вида сосудистых растений, которые относятся к 41 семейству, 174 родам; для антропогенных территорий г. Саратова упоминается 713 видов, 413 родов, 89 семейств (Панин, Березуцкий, 2007). Из найденных видов растений 56 видов являются адвентивными, что составляет 22.1%; этот показатель в Воронеже составляет 30.4% (Биоразнообразие..., 2004). К ведущим семействам, на которые приходится большинство видов, относятся Asteraceae, Poaceae, Fabaceae, Brassicaceae, Lamiaceae (табл. 1).

В исследованной флоре больше всего видов пришлось на род *Artemisia*, сюда вошли такие виды, как: *Artemisia abrotanum* L., *A. absinthium* L., *A. austriaca* Jacq., *A. campestris* L., *A. scoparia* Waldst. et Kit., *A. vulgaris* L. Также многочисленны виды рода *Poa* и *Polygonum* (табл. 2). Порядок расположения семейств и родов в целом соответствует таксономической характеристике флоры степной зоны, однако имеет некоторые особенности, в частности наличие повышенного количества грунтовых вод в г. Балашове создаёт благоприятные условия для влаголюбивых видов растений. В

**Таблица 1**  
Ведущие 10 семейств в синантропной флоре г. Балашова

Семейство	Число видов	
	Абс.	%
Asteraceae	55	21.7
Poaceae	29	11.5
Fabaceae	20	7.9
Brassicaceae	19	7.5
Lamiaceae	18	7.1
Caryophyllaceae	12	4.8
Chenopodiaceae	9	3.6
Rosaceae	9	3.6
Apiaceae	8	3.1
Boraginaceae	7	2.7
Остальные	67	26.5

г. Саратове больше всего видов пришлось на *Artemisia* (12), *Veronica* (9), *Astragalus* (9) (Панин, Березуцкий, 2007).

**Таблица 2**  
Доля ведущих родов в синантропной флоре г. Балашова

Род	Число видов	
	Абс.	%
<i>Artemisia</i>	6	2.4
<i>Poa</i>	5	2.0
<i>Polygonum</i>	5	2.0
<i>Sisymbrium</i>	4	1.6
<i>Trifolium</i>	4	1.6
<i>Medicago</i>	4	1.6
<i>Ranunculus</i>	4	1.6
<i>Chenopodium</i>	4	1.6
<i>Potentilla</i>	4	1.6

ме К. Раункиера) наиболее представительны гемикриптофиты (табл. 3), что полностью соответствует климатическим условиям региона. Высокий процент терофитов свидетельствует о сильном антропогенном нарушении флоры (Ишбирдин, Ишбирдина, 1993); схожие показатели имеются и по г. Саратову: гемикриптофиты

**Таблица 3**  
Спектр жизненных форм (по системе К. Раункиера) синантропной флоры г. Балашова

Жизненная форма	Число видов	
	Абс.	%
Фанерофит	4	1.6
Хамефит	8	3.2
Гемикриптофит	142	56.1
Криптофит	21	8.3
Терофит	78	30.8

Экологический анализ (по отношению к увлажнению) исследованной флоры показывает, что ведущую роль по количеству видов занимают мезофиты (33.3%),

**Таблица 4**  
Эколого-ценологический спектр синантропной флоры г. Балашова

Экоценологические группы	Число видов	
	Абс.	%
Рудеральные	127	50.2
Луговые	69	27.2
Степные	33	13.0
Лесные	20	7.9
Прибрежно-водные	4	1.6

честву видов явились газоны (97 видов), обочины дорог (94 вида) и зерносклады (89 видов).

В спектре жизненных форм (по традиционной классификации) лидером в урбанофлоре г. Балашова являются многолетние растения (52.5%), на втором месте идут однолетние растения (38.1%), на третьем – двулетники (9.4%). Указанное соотношение свидетельствует об антропогенном влиянии на субстрат, что уменьшает количество многолетников. Данные по г. Воронежу показывают схожий процент многолетников (53.9%) (Биоразнообразие..., 2004).

Среди жизненных форм (по системе К. Раункиера) наиболее представительны гемикриптофиты (табл. 3), что полностью соответствует климатическим условиям региона. Высокий процент терофитов свидетельствует о сильном антропогенном нарушении флоры (Ишбирдин, Ишбирдина, 1993); схожие показатели имеются и по г. Саратову: гемикриптофиты (43.0%), терофиты (29.8%) (Панин, Березуцкий, 2007).

Среди эколого-ценологических групп по числу видов ведущее место занимают рудеральные (50.2%), луговые (27.2%) и степные (13.0%) растения (табл. 4); в г. Саратове лидером являются рудеральные виды (48.0%), далее идут степные (14.8%) и опушечные (11.4%), а луговые занимают лишь 3.6% (Панин, Березуцкий, 2007)

Экологический анализ (по отношению к увлажнению) исследованной флоры показывает, что ведущую роль по количеству видов занимают мезофиты (33.3%), ксеромезофиты (22.0%) и мезоксерофиты (17.5%), далее идут ксерофиты (8.9%), гигромезофиты (7.3%), мезогигрофиты (5.7%) и гигрофиты (5.3%), что соответствует условиям, сложившимся на территории г. Балашова.

Обнаруженные нами виды растений были сгруппированы по различным типам участков (табл. 5). Видно, что наиболее представительными по количеству видов явились газоны (97 видов), обочины дорог (94 вида) и зерносклады (89 видов).

## СИНАНТРОПИЗАЦИЯ ФЛОРЫ МАЛОГО ГОРОДА

Синантропная флора г. Балашова включает 56 адвентивных видов. Одним из критериев классификации заносных видов является способ заноса. Сорок три вида из обнаруженных нами (17.0%) отнесено к ксенофитам, в том числе *Ambrosia trifida* L., *Cyclachaena xanthiifolia* (Nutt.) Fresen., *Xanthium strumarium* L., *Setaria viridis* (L.) Beauv. (многие ксенофиты проникают во флору в процессе транспортировки зерна в зернохранилища и мельницы). Также выделены эргазиофиты, их 13 видов (5.1%), среди которых *Kochia scoparia* (L.) Schrad., *Alcea rosea* L., *Calendula officinalis* L., *Helianthus tuberosus* L.

Таблица 5

Распространение видов растений по различным типам участков г. Балашова

Тип участков	Кол-во видов	Кол-во от общего числа видов, %
Обочины дорог	94	38.2
Газоны	97	39.4
Пустыри	51	20.7
Парки	62	25.2
Железная дорога	82	33.3
Зерносклады и элеваторы	89	36.2
Усадьбы и хозяйственные участки	44	17.9

По степени натурализации среди адвентивных видов выделены колонофиты – виды, более или менее прочно закрепляющиеся на вторичных местах обитания, но из первоначального пункта заноса не расселяющиеся. Обнаружено 19 видов колонофитов (7.5%): *Lepidium sativum* L., *Rudbeckia hirta* L. Эпекофиты – виды, натурализовавшиеся во вторичных местообитаниях и расселяющиеся далее. Эпекофитов было выявлено 27 видов (10.7%), в том числе *Amaranthus albus* L., *Amaranthus blitoides* Wats., *Cardaria draba* (L.) Desv. Агриофитов обнаружено 10 видов (4.0%), к ним относятся *Erygeron canadensis* L., *Bidens frondosa* L., *Echinocystis lobata* Torr. et Gray. Таким образом, соотношение групп заносных растений по степени натурализации показывает, что большинство адвентивных растений успешно закрепились на новой для них территории. И в ряде случаев они вытесняют аборигенные виды из естественных фитоценозов.

По времени заноса среди адвентивных видов нами было зафиксировано 45 видов (17.8% от всех исследованных видов) кенофитов, среди них: *Ambrosia artemisiifolia* L., *Amaranthus retroflexus* L., *Artemisia scoparia* Waldst. et Kit., *Galinsoga parviflora* L., *Bromus japonicus* Thunb., а также 11 видов (4.3%) археофитов, включая: *Cannabis ruderalis* Janisch., *Polygonum aviculare* L., *Stachys annua* L. и др. Среди адвентивных растений имеются виды, которые нами обнаружены на обследуемой территории впервые: *Ambrosia artemisiifolia* L., *Ambrosia trifida* L., *Impatiens parviflora* DC., *Amaranthus blitoides* Wats., *Amaranthus albus* L. Особо из этого ряда можно выделить *Ambrosia trifida* L. – в 2007 г. на территории г. Балашова нами было впервые обнаружено местонахождение *Ambrosia trifida* L. – адвентивного вида, являющегося карантинным сорняком для Саратовской области. *A. trifida* L. – кенофит североамериканского происхождения, ксенофит, эпекофит.

В результате маршрутных исследований флоры г. Балашова было сделано несколько новых находок этого вида: 1) около зернохранилища (2007 г.), в придорожных канавах – 10 экз.; по периметру зернохранилища – не менее 50 экз.; на газонах – 8 экз.; 2) газон поблизости от военной части (2007 г.) – не менее 100 экз.; 3) обочина дороги на пересечение улиц Пушкина и Луначарского, на площади 0.4 га (2007 г.) – не менее 500 экз. Во всех случаях растения обильно цвели и плодоноси-

ли и обычно отличались мощным ростом. В настоящее время наблюдается тенденция расселения данного вида по территории г. Балашова, что в ближайшие годы может вызвать его массовое распространение и большой хозяйственный ущерб.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, синантропная флора г. Балашова отличается значительным разнообразием, в её состав входят представители степных, луговых, лесных растений. В связи с нарушениями растительных сообществ и почв происходит интенсивное распространение сорных растений, значительная часть которых являются адвентивными видами. Это связано с грузопотоками различного вида транспорта, а также культивированием растений. Среди адвентивных растений есть сорняки (*Cyclachaena xanthiifolia* (Nutt.) Fresen.), которые наносят значительный хозяйственный ущерб и требуют принятия мер борьбы с их распространением, а также виды, вызывающие аллергию, которые могут нанести вред здоровью человека.

Исследования флоры Балашовского района будет продолжено: планируется обследовать ряд сёл и посёлков, провести сравнительный анализ и выявить особенности трансформации флоры г. Балашова.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Агафонов В.А., Абрамова Л.Н.* Адвентивный компонент флоры антропогенно-трансформированных фитоценозов г. Воронежа и его окрестностей // Геоботаника 21 века: Материалы Всерос. науч. конф. Воронеж: Изд-во Воронеж. гос. ун-та, 1999. С. 158 – 161.

*Березуцкий М.А.* Антропогенная трансформация флоры // Ботан. журн. 1999. Т. 84, №6. С. 8 – 19.

Биоразнообразие города Воронежа / Под ред. проф. О.П. Негрובה. Воронеж: Изд-во Воронеж. гос. ун-та, 2004. С. 18 – 35.

*Вьюкова Н.А.* Формирование комплекса адвентивных растений – новый этап в развитии флоры Липецкой области // Природа малых охраняемых территорий. Воронеж: Изд-во Воронеж. гос. ун-та, 1987. С. 78 – 84.

*Григорьевская А.Я., Стародубцева Е.А., Хлызова Н.Ю.* Адвентивная флора Воронежской области: исторический, биогеографический, экологический аспекты. Воронеж: Изд-во Воронеж. гос. ун-та, 2004. 320 с.

*Еленевский А.Г., Буланый Ю.И., Радыгина В.И.* Определитель сосудистых растений Саратовской области (Правобережье Волги). М.: Изд-во Моск. пед. гос. ун-та, 2001. 278 с.

*Игнатов М.С., Макаров В.В., Чичев А.В.* Конспект флоры адвентивных растений Московской области // Флористические исследования в Московской области. М.: Наука, 1990. С. 5 – 105.

*Иибирдина Л.М., Иибирдин А.Р.* Динамика флоры города Уфы за последние 60 – 80 лет // Ботан. журн. 1993. Т. 78, №3. С. 1 – 10.

*Матвеев Н.М.* Биоэкологический анализ флоры и растительности (на примере лесостепной и степной полосы). Самара: Изд-во Самар. гос. ун-та, 2006. 311 с.

*Панин А.В., Березуцкий М.А.* Анализ флоры города Саратова // Ботан. журн. 2007. Т. 92, №8. С. 1144 – 1154.

Проблемы изучения адвентивной и синантропной флоры в регионах СНГ: Материалы науч. конф. / Под ред. В.С. Новикова и А.В. Щербакова. М.; Тула: Гриф и К, 2003. 139 с.

*Пяк А.П., Мерзлякова И.Е.* Сосудистые растения города Томска: Учеб. пособие. Томск: Изд-во Томск. ун-та, 2000. 80 с.

*Скворцова И.В., Березуцкий М.А.* Флора железнодорожных насыпей южной части Приволжской возвышенности // Поволж. экол. журн. 2008. № 1. С. 55 – 64.

УДК 582.998.1(470.44)

## СОСТОЯНИЕ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *ANTENNARIA DIOICA* (L.) GAERTN. В САРАТОВСКОЙ ОБЛАСТИ

А.С. Кашин, Т.В. Жулидова, В.М. Пархоменко,  
М.А. Березуцкий, И.М. Кириллова

*Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского*  
*Россия, 410026, Саратов, Астраханская, 83*  
*E-mail: kashinas@sgu.ru*

Поступила в редакцию 11.10.08 г.

**Состояние ценопопуляций *Antennaria dioica* (L.) Gaertn. в Саратовской области.** – Кашин А.С., Жулидова Т.В., Пархоменко В.М., Березуцкий М.А., Кириллова И.М. – Изучены ценопопуляции *Antennaria dioica* (L.) Gaertn. в Саратовской области. Выявлено резкое сокращение ареала вида: он сохранился только крайне спорадически на плакорных участках в водораздельной части Приволжской возвышенности в местах, труднодоступных для хозяйственной деятельности человека, в старых разреженных сосновых или смешанных насаждениях с сохранившейся «свитой» сопутствующих видов. Показано, что продуктивность ценопопуляций существенно варьирует по годам. В неблагоприятные для обитания вида годы специфичность биотопа сказывается на продуктивности в большей степени, чем в благоприятные годы. Установлено, что основными лимитирующими жизненное состояние растений факторами являются климатические условия (температура и количество осадков) мая. Выявлено, что растениям вида, произрастающим на территории области, апомиксис не свойственен. Они размножаются только амфимитично и/или вегетативно. Реальная семенная продуктивность растений в ценопопуляциях достаточно высока (40.3 – 43.2%).

*Ключевые слова:* *Antennaria dioica*, распространение, ценопопуляция, продуктивность, виталитет.

**Status of *Antennaria dioica* (L.) Gaertn. cenopopulations in the Saratov region.** – Khashin A.S., Zhulidova T.V., Parkhomenko V.M., Berezutski M.A., and Kirillova I.M. – The cenopopulations of *Antennaria dioica* (L.) Gaertn. in the Saratov region were surveyed. A sharp reduction of the habitat has been revealed: the species is preserved extremely sporadically only on placoric sites in the watershed part of the Volga Height in places poorly accessible for human economic activity, in old rarefied pine or mixed forests with a kept «retinue» of their accompanying species. The productivity of the cenopopulations essentially varies in years. In the years adverse for the species the specificity of the biotope influences the productivity to a greater degree than in the favorable years. May climatic conditions (temperature and precipitation) are basic factors to limit the vital status of the plants. No apomixis is peculiar to the plants growing over the territory. They propagate amfimatically and/or vegetatively only. The actual seed productivity of plants in the cenopopulations is high enough (40.3 – 43.2%).

*Key words:* *Antennaria dioica*, distribution, cenopopulation, productivity, vitality.

### ВВЕДЕНИЕ

Род *Antennaria* Gaertn. насчитывает в своём составе более 200 видов, распространённых во внутритропических областях северного полушария. Однако на территории европейской части России встречаются лишь 4 вида этого рода, причём широко распространён один вид – *Antennaria dioica* (L.) Gaertn. Остальные занимают ограниченные ареалы в районах европейского севера (Иконников, 1994). В средней

полосе России вид *A. dioica* во всех областях довольно обыкновенен, хотя к югу и юго-востоку встречается реже. Растения обитают на сухих лугах, склонах, полянах, преимущественно на песчаных почвах (Маевский, 1941, 2006).

По Саратовской области проходит юго-восточная граница ареала данного вида в европейской части России. Вид спорадически встречается лишь в северных и центральных районах Правобережья (Конспект..., 1983) и занесен в Красную книгу Саратовской области (Березуцкий, Серова, 2006), в которой указан для Базарно-Карабулакского, Вольского, Хвалынского, Новобурасского, Саратовского, Татищевского, Аткарского районов. В регионе вид обитает почти исключительно в сосновых лесах на песчаных почвах. Отмечено, что за последнее столетие произошёл небольшой сдвиг южной границы ареала на север. Другие авторы также указывают, что ранее в регионе вид *A. dioica* был распространён гораздо шире (Шилова, 2002; Еленевский и др., 2008). Основными причинами сокращения ареала называют вырубку естественных сосновых лесов, изъятие населением как лекарственного и декоративного растения (Березуцкий, Серова, 2006).

На территории Саратовской области естественных сосновых боров не осталось, а все имеющиеся, даже самые старые, представляют собой искусственные насаждения, со временем потерявшие типичный облик таковых и посаженные в своё время на площадях, в недалёком прошлом занятых сосновыми борами с ещё частично сохранившимися, типичными для них сообществами видов.

Безусловно, в подобной ситуации изучение особенностей биологии и экологии данного вида в экстремальных условиях обитания на границе ареала и степени толерантности вида в среде вторичных хвойных лесных насаждений совершенно необходимо для выработки эффективных мер его охраны и воспроизводства.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Основные исследования проводили в вегетационный период 2006 – 2008 гг. в четырёх естественных ценопопуляциях *A. dioica*: из Татищевского (ЦП<sub>1</sub>-Тат), Базарно-Карабулакского (ЦП<sub>2</sub>-БК), Хвалынского (ЦП<sub>3</sub>-Хв) и Вольского (ЦП<sub>4</sub>-Вол) районов. Сравнительная характеристика основных природно-климатических условий районов обитания популяций (Эколого-ресурсный..., 1996; Энциклопедия..., 2002) приведены в табл. 1. Из неё видно, что аридность последовательно понижается в ряду Татищевский → Базарно-Карабулакский → Вольский → Хвалынский районы.

Для сравнения ценопопуляций по морфометрическим параметрам в каждой из них случайным образом отбирали 50 растений взрослого генеративного возрастного состояния. За особь принимали выросшее из семени растение или укоренившийся побег при вегетативном разрастании (Заугольнова и др., 1988). У исследуемых особей измеряли следующие параметры: высота растений, длина и диаметр шестого междоузлия, площадь листа, число розеток, число розеточных и побеговых листьев, число корзинок.

Определение урожайности вегетативной массы растений осуществляли методом модельных экземпляров (Методика..., 1986; Буданцев, Харитонова, 2003). Для этого в каждой популяции на площадке 300×350 м случайным образом было заложено

## СОСТОЯНИЕ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *ANTENNARIA DIOICA*

жено 10 учетных площадок площадью 1 м<sup>2</sup> каждая. С одной из них были собраны и взвешены все растения, на основании этого для каждой популяции определена средняя масса одного растения, взятая в дальнейшем в качестве массы модельного экземпляра. Затем на каждой из 10 учётных площадок произведен подсчет числа особей. Масса растений на каждой учётной площадке в популяции вычислялась как произведение числа растений на ней на массу модельного экземпляра, полученного для данной популяции.

**Таблица 1**

Сравнительная характеристика природно-климатических условий  
в районах произрастания исследованных ценопопуляций *Antennaria dioica*

Район	Географическое положение	Тип климата	Среднегодовые		Конкретное место обитания популяции
			температура, °С	кол-во осадков, мм	
Тат	На Приволжской возвышенности, в её центральной водораздельной части	Континентальный	4.5	475–575	Разреженный дубо-сосняк на западном склоне с плакора в балку на песчаной почве в окрестностях с. Большая Ивановка
БК	На Приволжской возвышенности, в её северной водораздельной части	Умеренно континентальный	4.2	500–550	Остепнённый сосновый бор на плакоре на песчаной почве в окрестностях с. Алексеевка
Вол	На Приволжской возвышенности, в её северо-восточной водораздельной части	То же	4.0	475–575	Разреженный дубо-сосняк на восточном склоне возвышенности на песчаной почве в окрестностях с. Спасское
Хв	На Приволжской возвышенности, в её северо-восточной водораздельной части	«	4.0	500–550	Нижняя часть северо-западного склона Армейских гор в окрестностях с. Апалиха. Старые сосновые насаждения на песчаной почве

*Примечание.* Здесь и далее: Тат – Татищевский, БК – Базарно-Карабулакский, Вол – Вольский, Хв – Хвалынский районы.

Достоверность различий определена по критерию Стьюдента при уровне значимости  $P \leq 0.05$  (Лакин, 1990). Оценку изменчивости (вариабельности) особей в ценопопуляциях на межпопуляционном уровне проводили по абсолютным средним значениям изучаемых признаков и значению коэффициента вариации ( $C_v$ , %) с учётом шкалы уровней изменчивости, предложенной С.А. Мамаевым (1969, 1975) для древесных, но используемой и для травянистых растений (Мамаев, Чуйко, 1975; Озёрская, 1981): очень низкий – меньше 7; низкий – 7 – 15; средний – 15 – 25; повышенный – 26 – 35; высокий – 36 – 50; очень высокий – больше 50.

Для выявления динамики связи, существующей между анализируемыми морфометрическими параметрами, использовали корреляционный анализ (Шмидт, 1984).

Виталитетный анализ проводили по методике Ю.А. Злобина по ключевым признакам (1980, 1989 *a, б*). Виталитетные спектры ценопопуляций строили на основе разделения исследуемых особей на 3 класса градации: низший (*c*), средний (*b*) и высший (*a*). К процветающим ценопопуляциям относили ценопопуляции с

преобладанием особей высшего класса ( $Q = 1/2 (a+b) > c$ ), к равновесным – при равной встречаемости особей всех классов ( $Q = 1/2 (a+b) = c$ ) и к депрессивным – ценопопуляции с господством особей, относящихся к низшему классу градации ( $Q = 1/2 (a+b) < c$ ).

Семенную продуктивность определяли при свободном опылении и беспыльцевом режиме цветения. Для анализа завязываемости семян в условиях беспыльцевого режима до начала цветения цветки женских соцветий помещали под пергаментные изоляторы, под которыми они находились до полного созревания семян.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Предварительно во всех 20 районах Правобережья Саратовской области провели обстоятельные исследования по обнаружению мест обитания и уточнению ареала вида *A. dioica*. Выявили, что к настоящему моменту из указанных ранее мест обитания (Конспект..., 1983; Березуцкий, Серова, 2006; Еленевский и др., 2008) вид, очевидно, полностью исчез на территории Саратовского, Аткарского и Новобураского районов. Наибольшее обилие вида отмечено в Базарно-Карабулакском районе, в частности в остепнённом сосновом бору на плакоре между с. Алексеевка и п. Базарный-Карабулак на площади около 1000 м<sup>2</sup> обнаружено 14 куртин общей площадью около 75 м<sup>2</sup>. При этом только в этом месте на плакоре растения вида встречаются на площади около 30 га с более или менее равномерным распределением (проективное покрытие составляет около 5%). В Хвалынском районе едва ли не единственным местом обитания растений вида остались старые сосновые насаждения в нижней части северо-западного склона Армейских гор в окрестностях с. Апалиха, но и здесь численность особей чрезвычайно мала. Общая площадь, занимаемая растениями, составляет около 75 м<sup>2</sup>. В Татищевском районе, вероятно, единственным местообитанием является разреженный дубо-сосняк на западном склоне с плакора в балку в окрестностях с. Большая Ивановка. Обнаружено 4 небольших куртины общей площадью около 125 м<sup>2</sup>. Кроме того, чрезвычайно спорадично вид встречается ещё только на севере Вольского района в окрестностях с. Спасское. Обнаружено, по крайней мере, две куртины общей площадью около 2.5 м<sup>2</sup>. Указанный перечень местообитаний растений вида на территории области, на наш взгляд, близок к исчерпывающему<sup>1</sup>.

В ряде районов типичные биотопы для обитания растений *A. dioica* в виде старых сосновых насаждений с типичной «свитой» сопутствующих видов сохранились, например, в окрестностях с. Урицкое Лысогорского района, с. Приречное Аткарского района, г. Калининска, с. Медяниково Воскресенского района, в ряде мест Петровского района, а также в пойме р. Хопёр – в частности, в окрестностях с. Подгоренка и Потьма Ртищевского района, с. Репное Балашовского района и т.п. Но растения вида в них так и не обнаружены.

---

<sup>1</sup> В Балтайском районе в окрестностях с. Донгуз (в 20 км от с. Спасское) в 1983 г. была обнаружена одна куртина *A. dioica* (не проявляющая признаков цветения) площадью 0.01 м<sup>2</sup> (устное сообщение И.В. Шиловой). Однако при повторных поисках в последние годы обнаружить *A. dioica* в этом районе не удалось.

На наш взгляд, одной из основных причин отсутствия *A. dioica* южнее линии Лысье Горы – Калининск – Балашов является не только исчезновение сосновых насаждений, но и аридность климата, т.е. условия обитания, выходящие за границы приемлемых для существования растений вида.

Отсутствие растений данного вида западнее линии Хвалынский – Базарно-Карабулак – Татищево, скорее всего, объясняется тем, что даже самые старые из существующих на сегодняшний день сосновых насаждений высажены здесь не точно после вырубki естественных сосновых лесов, а уже после того, как вид безвозвратно исчез на этих территориях. По имеющимся наблюдениям вне близости к старым сосновым деревьям (на расстоянии, не превышающем 20 – 30 м) растения *A. dioica* на территории области не обитают, поэтому преобладающая соответствующих биотопов в части присутствия в них старых сосновых деревьев является, вероятно, лимитирующим для сохранения растений вида фактором.

Таким образом, в Саратовской области вид сохранился только в водораздельной (между Волжским и Донским бассейнами) части Приволжской возвышенности в местах, труднодоступных для хозяйственной деятельности человека, на песчаной почве в старых разреженных сосновых или смешанных насаждениях возраста около 80 – 100 лет с сохранившимися сообществами видов, типичных для сосновых лесов. Они тяготеют к плакорным участкам местности.

**Морфометрические параметры.** Как следует из табл. 2 – 4, в первые два года исследования максимальная высота растений *A. dioica* наблюдалась в ЦП<sub>3</sub>-Хв, при этом в самой ценопопуляции из трёх лет наблюдений была максимальной в 2006 г. ( $26.33 \pm 1.10$  см против  $17.20 - 19.83$  см). Минимальной высотой растений в первые два года была в ЦП<sub>1</sub>-Тат ( $18.52 \pm 1.03$  и  $13.12 \pm 0.48$  см соответственно), а в 2008 г. – была на уровне 2006 г. ( $19.69 \pm 0.50$  см). В ЦП<sub>2</sub>-БК в 2006 г. не было цветущих растений, соответственно растения на всём протяжении вегетационного периода оставались в вегетативном состоянии на стадии розетки листьев. Наиболее вероятной причиной такого поведения растений является неблагоприятная засушливая осень предыдущего года, что могло подавить переход растений к цветению. ЦП<sub>2</sub>-БК обитает на плакоре, в то время как ценопопуляции в остальных районах исследования обитают на склонах восточной, западной и северо-западной экспозиций (см. табл. 1), что в условиях засухи, вероятно, делает последние менее уязвимыми. В 2007 г. высота растений в данной ценопопуляции была промежуточной между таковой у растений двух других исследованных в этот год ценопопуляций, достоверно отличаясь от высоты растений в них. В 2008 г. максимальная высота растений отмечена в ЦП<sub>4</sub>-Вол ( $27.54 \pm 0.59$  см). Во всех остальных исследованных ценопопуляциях высота растений достоверно не отличалась, в большинстве ценопопуляций будучи максимальной по трём годам наблюдений. Таким образом, высота растений в ЦП<sub>2</sub>-БК последовательно возрастала по годам наблюдений, в то время как в ЦП<sub>1</sub>-Тат оставалась высокой в 2006 и 2008 г., снижаясь в 2007 г. до  $13.12 \pm 0.48$  см, а в ЦП<sub>3</sub>-Хв при той же общей тенденции особенно высокой была в 2006 году.

По длине шестого междоузлия в 2006 г. не было достоверных различий между ценопопуляциями, однако из трёх лет наблюдений именно в 2006 г. отмечен максимальный уровень данного параметра ( $2.31 - 2.53$  см). В 2007 г. он был макси-

мальным в ЦП<sub>3</sub>-Хв, но и здесь заметно уступая таковому по 2006 г. ( $1.83 \pm 0.10$  см). В ЦП<sub>1</sub>-Тат и ЦП<sub>2</sub>-БК этот параметр в 2007 г. был почти вдвое ниже такового по 2006 г. В 2008 г. в ЦП<sub>3</sub>-Хв и ЦП<sub>2</sub>-БК параметр остался на уровне 2007 г., а в ЦП<sub>1</sub>-Тат незначительно вырос. При этом в данный год наблюдений максимальный уровень параметра отмечен в ЦП<sub>4</sub>-Вол, а минимальный – в ЦП<sub>2</sub>-БК.

**Таблица 2**

Некоторые морфометрические показатели и продуктивность растений популяций *A. dioica* в 2006 г.

Параметр, единица измерения	Средний показатель по ценопопуляции		
	Татищевский р-н	Базарно-Карабулакский р-н	Хвалынский р-н
Высота растения генеративного периода, см	*18.52±1.03 / 24.26	–	*26.33±1.10 / 18.60
Высота растения прегенеративного периода, см	5.66±0.20 / 19.82	4.85±0.17 / 20.68	4.05±0.16 / 12.50
Длина шестого междоузлия, см	2.31±0.12 / 23.39	–	2.53±0.15 / 25.89
Диаметр шестого междоузлия, см	0.13±0.01 / 23.34	–	0.12±0.01 / 35.70
Площадь шестого листа, см <sup>2</sup>	*1.45±0.08 / 23.44	*1.56 ±0.10 / 38.96	*1.07±0.10 / 43.78
Число розеток у растения генеративного периода, шт.	*1.95±0.28 / 62.83	–	*4.10±0.35 / 37.87
Число розеток у растения прегенеративного периода, шт.	1.60±0.15 / 50.85	2.40±0.21 / 52.70	1.40±0.16 / 36.89
Число розеточных листьев у растения генеративного периода, шт.	*29.11±2.59 / 38.80	–	*48.20±4.75 / 44.03
Число розеточных листьев у растения прегенеративного периода, шт.	*41.33±2.78 / 36.84	*36.86±3.08 / 49.49	*25.10±2.47 / 31.06
Число побеговых листьев, шт.	11.58±0.41 / 15.59	–	11.05±0.42 / 16.99
Число генеративных побегов, шт.	1.00±0.00 / 0.00	–	1.00±0.00 / 0.00
Число корзинок, шт.	4.58±0.30 / 28.49	–	5.05±0.26 / 22.69
Плотность растений, шт./1 м <sup>2</sup>	*122.56±23.75 / 19.38	*71.9±10.70 / 14.88	*42.50±6.77 / 15.93
Средний вес, г одного растения сырой массы / м <sup>2</sup>	1.30±0.39 / 30.00	*0.57±0.08 / 14.04	1.01±0.17 / 16.83
	*159.32±30.87 / 19.38	40.98±6.98 / 24.00	42.93±6.84 / 15.93

*Примечание.* Здесь и далее в каждой ячейке над чертой величина среднеарифметической с ошибкой средней, под чертой – коэффициент вариации; \* – различие от показателя по другим ценопопуляциям достоверны при  $P \leq 0.05$ .

По диаметру шестого междоузлия ЦП<sub>1</sub>-Тат и ЦП<sub>3</sub>-Хв достоверно не отличались между собой, причём ЦП<sub>1</sub>-Тат оставалась стабильной по этому показателю во все три года наблюдения, а в ЦП<sub>3</sub>-Хв лишь в 2008 г. был достоверно выше, чем в предыдущие годы. В 2008 г. показатель был высок и в ЦП<sub>4</sub>-Вол.

По площади листа максимальный показатель в 2006 г. наблюдался в ЦП<sub>2</sub>-БК ( $1.56 \pm 0.10$  см<sup>2</sup>), а минимальный – в ЦП<sub>3</sub>-Хв ( $1.07 \pm 0.10$  см<sup>2</sup>). В 2007 г. показатель между ценопопуляциями достоверно не различался и был на уровне среднего показателя по 2006 г. Однако в 2008 г. параметр был вдвое ниже, чем в предыдущие годы. В этот год наблюдений выделялась лишь ЦП<sub>4</sub>-Вол, но и то только по сравнению с другими ценопопуляциями данного года наблюдений.

Максимальное число розеток у одного растения в 2006 г. было в ЦП<sub>3</sub>-Хв ( $4.10 \pm 0.35$  шт.), в ЦП<sub>2</sub>-БК – в 1.7 раза меньше ( $2.40 \pm 0.21$  шт.), в ЦП<sub>1</sub>-Тат – в 2.1 раза меньше ( $1.95 \pm 0.28$  шт.). В 2007 г. по числу розеток между ценопопуляциями

СОСТОЯНИЕ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *ANTENNARIA DIOICA*

не было достоверных различий, параметр был близок к максимальному по 2006 г. В 2008 г. в ценопопуляциях ЦП<sub>1</sub>-Тат и ЦП<sub>2</sub>-БК он оставался на том же уровне, но в ЦП<sub>3</sub>-Хв был выше, а в ценопопуляции ЦП<sub>4</sub>-Вол – ниже этого уровня.

Таблица 3

Некоторые морфометрические показатели и продуктивность растений популяций *A. dioica* в 2007 г.

Параметр, единица измерения	Средний показатель по ценопопуляции			
	Татишевский р-н	Базарно-Карабулакский р-н	Хвалынский р-н	
Высота растения генеративного периода, см	*13.12±0.48 / 14.03	*15.27±0.59 / 21.06	*17.20±0.86 / 25.09	
Высота растения прегенеративного периода, см	–	–	–	
Длина шестого междоузлия, см	1.33±0.10 / 30.35	1.33±0.09 / 37.80	*1.83±0.10 / 26.64	
Диаметр шестого междоузлия, см	0.11±0.01 / 18.99	0.14±0.01 / 22.19	0.12±0.01 / 34.70	
Площадь шестого листа, см <sup>2</sup>	1.31±0.07 / 27.51	1.20±0.09 / 40.45	1.32±0.08 / 28.39	
Число розеток у растения генеративного периода, шт.	4.45±0.52 / 63.18	3.63±0.31 / 47.11	3.88±0.32 / 41.64	
Число розеток у растения прегенеративного периода, шт.	–	–	–	
Число розеточных листьев у растения генеративного периода, шт.	39.79±2.89 / 39.15	*33.7±2.82 / 45.89	43.24±3.20 / 36.98	
Число розеточных листьев у растения прегенеративного периода, шт.	–	–	–	
Число побеговых листьев, шт.	12.87±0.74 / 22.15	13.33±0.41 / 16.87	11.88±0.41 / 17.24	
Число генеративных побегов, шт.	1.00±0.00 / 0.00	1.00±0.00 / 0.00	1.00±0.00 / 0.00	
Число корзинок, шт.	6.53±0.31 / 18.17	*8.00±0.40 / 27.46	6.52±0.58 / 44.52	
Плотность растений, шт./1 м <sup>2</sup>	106.54±14.58 / 13.69	116.40 20.11 / 17.28	*55.60±3.21 / 5.77	
Средний вес, г:	одного растения	1.05±0.26 / 24.76	0.74±0.10 / 13.51	0.79±0.25 / 31.65
	сырой массы / 1 м <sup>2</sup>	96.75±10.03 / 10.37	86.14±14.88 / 17.27	*47.86±4.63 / 9.67

Примечание. Условные обозначения см. табл. 2.

Во все три года наблюдений число розеточных листьев было максимальным в ЦП<sub>3</sub>-Хв и достоверно не различалось по годам (42.20 – 48.20 шт.). В 2006 г. минимальное число розеточных листьев было в ЦП<sub>1</sub>-Тат (29.11±2.89 шт.). В 2007 г. в ЦП<sub>3</sub>-Хв он достоверно не отличался от показателя 2006 г., в то время как в ЦП<sub>1</sub>-Тат был достоверно выше, чем в 2006 г. (39.79±2.89 шт.). В 2008 г. показатель был максимальным в ЦП<sub>3</sub>-Хв, а в остальных ценопопуляциях достоверно почти не различался. При этом в пределах ценопопуляций ЦП<sub>2</sub>-БК и ЦП<sub>3</sub>-Хв уровень показателя внутри ценопопуляций не различался во все три года наблюдения.

По числу побеговых листьев в 2006 г. ценопопуляции достоверно не различались. В 2007 г. показатель был максимальным в ЦП<sub>2</sub>-БК, а минимальным – в ЦП<sub>3</sub>-Хв, и лишь в ЦП<sub>1</sub>-Тат достоверно не отличался от уровня показателя 2006 г. В 2008 г. наблюдался максимальный разброс величин этого параметра на межпопуляционном уровне (9.70 – 13.63 шт.). При этом в ЦП<sub>1</sub>-Тат и ЦП<sub>3</sub>-Хв параметр почти не отличался от предыдущих лет наблюдений, а в ЦП<sub>2</sub>-БК был достоверно ниже, чем в 2007 г.

По числу корзинок в 2006 г. ценопопуляции достоверно не отличались друг от друга. В 2007 г. во всех ценопопуляциях уровень параметра был достоверно выше,

чем в 2006 г., при этом максимальный уровень параметра отмечен в данный год наблюдения в ЦП<sub>2</sub>-БК. Две другие исследованные в данный год ценопопуляции достоверно не отличались друг от друга. В 2008 г. все исследованные ценопопуляции почти не различались по данному параметру.

**Таблица 4**

Некоторые морфометрические показатели и продуктивность растений популяций *A. dioica* в 2008 г.

Параметр, единица измерения	Средний показатель по ценопопуляции			
	Татищевский р-н	Базарно-Карабулакский р-н	Хвалынский р-н	Вольский р-н
Высота растения генеративного периода, см	19.69±0.50 / 14.69	19.81±0.72 / 19.93	19.83±0.90 / 24.34	*27.54±0.59 / 8.85
Высота растения прегенеративного периода, см	–	–	–	5.23±0.45 / 30.96
Длина шестого междоузлия, см	1.73±0.07 / 20.85	1.47±0.11 / 41.85	1.66±0.11 / 37.72	*1.98±0.08 / 17.67
Диаметр шестого междоузлия, см	0.13±0.01 / 29.94	0.13±0.01 / 23.21	0.15±0.01 / 23.37	0.16±0.01 22.79
Площадь шестого листа, см <sup>2</sup>	0.52±0.04 / 43.16	0.55±0.04 / 36.21	0.52±0.04 / 43.28	*0.99±0.06 / 23.61
Число розеток у растения генеративного периода, шт.	3.97±0.31 / 43.15	4.03±0.27 / 37.11	*4.73±0.30 / 30.86	*2.94±0.38 / 53.04
Число розеток у растения прегенеративного периода, шт.	–	–	–	2.77±0.44 / 57.39
Число розеточных листьев у растения генеративного периода, шт.	31.73±3.03 / 52.37	28.83±2.11 / 40.16	*42.20±2.80 / 36.23	25.71±2.17 34.79
Число розеточных листьев у растения прегенеративного периода, шт.	–	–	–	27.38±3.76 / 49.46
Число побеговых листьев, шт.	*13.63±0.63 / 25.44	*9.70±0.24 / 13.63	*10.63±0.30 / 13.64	*11.65±0.31 / 10.92
Число генеративных побегов, шт.	1.00±0.00 / 0.00	1.00±0.00 / 0.00	1.00±0.00 / 0.00	1.00±0.00 / 0.00
Число корзинок, шт.	6.96±0.20 16.21	5.30±0.30 30.60	6.00±0.25 22.74	5.41±0.23 / 17.36
Плотность растений, шт./1 м <sup>2</sup>	*83.50±6,20 / 7.43	*124.70±1795 / 14.43	*59.40±6.63 / 11.13	*10.50±1.50 / 14.29
Средний вес: одного растения, г сырой массы / м <sup>2</sup>	2.58±0.28 / 10.90	2.06±0.17 / 8.30	2.44±0.67 / 27.50	2.14±0.35 / 16.40
	215.4±28.5 / 13.23	256.8±30.51 / 11.88	*144.9±17.36 / 11.98	*22.47±3.21 / 14.29

Примечание. Условные обозначения см. табл. 2.

**Таблица 5**

Семенная продуктивность и половая структура ценопопуляций *A. dioica* в 2008 г.

Район произрастания ценопопуляции	Реальная семенная продуктивность, %		Число проанализированных растений		
	свободное цветение	беспыльцевой режим	всего, шт.	с женскими цветками, %	с мужскими цветками, %
Вольский	–	–	17	100.0	0
Хвалынский	42.7±6.9	0	749	64.2	35.8
Базарно-Карабулакский	40.3±6.9	0	970	59.8	40.2
Татищевский	43.2±4.5	0	1458	24.3	75.7

Примечание. В ценопопуляциях Вольского, Хвалынского и Татищевского районов проанализированы все цветущие растения данного года.

Таким образом, во все годы наблюдений высота растений по градиенту возрас- тала в направлении с юга на север: Татищевский – Базарно-Карабулакский – Хвалынский – Вольский районы. По диаметру шестого междоузлия ценопопуля- ции в большинстве случаев достоверно не отличались или различались незначи-

тельно. На протяжении трёх лет в целом наблюдалось снижение величины площади листа при относительно слабых различиях между популяциями. По длине шестого междоузлия, числу розеток, числу розеточных листьев, числу побеговых листьев и числу соцветий – корзинок у одного растения какой-либо закономерности изменчивости как во времени, так и в пространстве не наблюдалось, варьирование признака было разнонаправленным. Уровень variability признаков во всех ценопопуляциях был от среднего до повышенного.

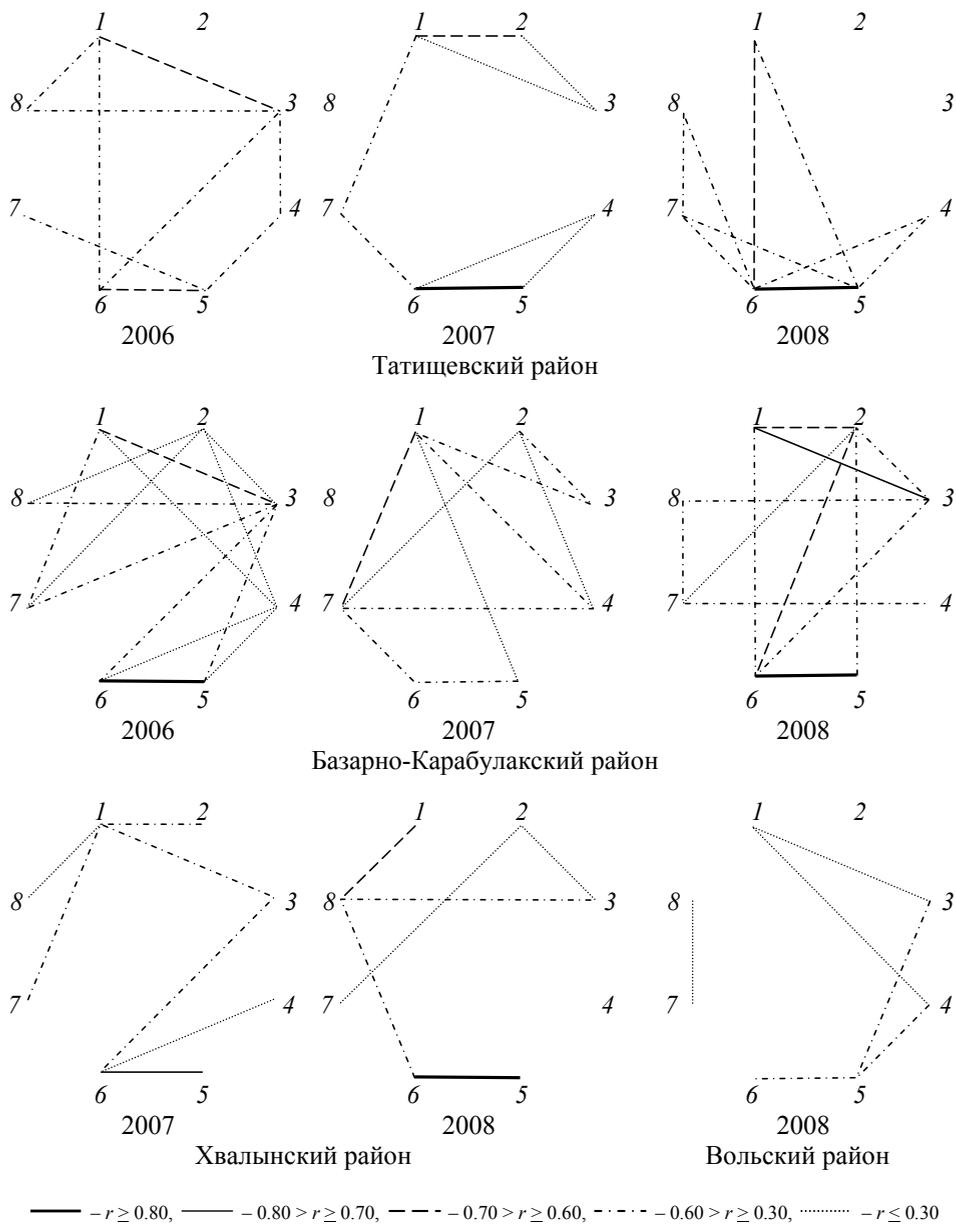
**Корреляция морфометрических параметров особей в ценопопуляциях *A. dioica*.** Одной из ключевых характеристик, определяющих состояние особи и, в конечном итоге, популяции, можно считать степень целостности, обеспечиваемой взаимообусловленным и адаптивным развитием в онтогенезе различных структур организма. Результирующий эффект адаптивного морфогенеза можно получить через оценку корреляционной структуры организма, которая достаточно гибка и может меняться как в ходе онтогенеза, так и в различных условиях у особей одного возрастного состояния (Ишбирдин, Ишмуратова, 2004).

На рис. 1 приведены сечения корреляционных цилиндров, образованных корреляционными связями морфометрических параметров особей исследованных ценопопуляций по трём годам наблюдения. Из него видно, что наибольшее рассогласование системы взаимосвязей происходит в ЦП<sub>4</sub>-Вол, где средний уровень корреляции по матрице  $R^2_m = 0.05$ . Также низкий уровень взаимосвязей отмечается в ЦП<sub>2</sub>-БК ( $R^2_m = 0.07 - 0.08$ ). Наибольшей долей достоверных высоких коррелятивных связей характеризуется ЦП<sub>3</sub>-Хв ( $R^2_m = 0.10 - 0.14$ ), обитающая в старых соновых насаждениях. ЦП<sub>2</sub>-БК, обитающая в районе с наиболее аридными условиями, по среднему уровню корреляции по матрицам ( $R^2_m = 0.08 - 0.10$ ) занимает промежуточное положение среди исследованных ценопопуляций.

В различных местообитаниях число достоверных коррелятивных связей варьирует, но в то же время существует ряд корреляций между признаками, которые сохраняются во всех ценопопуляциях независимо от условий обитания. Установлена достоверная прочная корреляция между числом розеток и числом розеточных листьев, которая наблюдалась во всех изученных ценопопуляциях в течение всего периода изучения ( $0.581 > |r| > 0.916$ , в среднем  $|r|=0.779$ ). Также в некоторых ценопопуляциях (в Хвалынской – в 2006 – 2008 гг. и в Татищевской – в 2006 и 2007 гг.) была установлена умеренная корреляция между высотой растения и диаметром шестого междоузлия ( $0.420 > |r| > 0.757$ , в среднем  $|r|=0.640$ ).

**Виталитетный анализ ценопопуляций *A. dioica*.** На основе корреляционно-го и факторного анализов 8 изученных морфометрических параметров особей взрослого генеративного состояния для построения виталитетных спектров были выбраны два ключевых признака:  $N_{LR}$  – число розеточных листьев (0.697) и  $h$  – высота побега (0.705) (в скобках приведены значения факторных нагрузок).

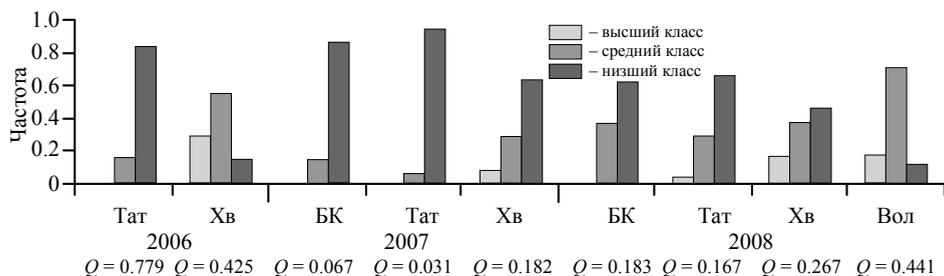
Анализ виталитетных спектров (рис. 2) показал, что в различных эколого-ценотических условиях и в разные годы формируется специфическая виталитетная структура. Так, в 2006 г. ЦП<sub>1</sub>-Тат относилась к типу депрессивных ( $Q = 0.079$ ), а ЦП<sub>3</sub>-Хв – к типу процветающих ( $Q = 0.425$ ), в то время как в ЦП<sub>2</sub>-БК вообще не было цветущих растений.



**Рис. 1.** Корреляционная зависимость морфометрических признаков *A. dioica* в исследованных ценопопуляциях: 1 – высота растения, 2 – длина шестого междуузлия, 3 – диаметр шестого междуузлия, 4 – площадь листа, 5 – число розеток, 6 – число розеточных листьев, 7 – число стеблевых листьев, 8 – число корзинок

## СОСТОЯНИЕ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *ANTENNARIA DIOICA*

В 2007 г. все три исследованных ценопопуляции относились к депрессивному типу ( $Q = 0.031 - 0.182$ ). В 2008 г. процветающей была только ЦП<sub>4</sub>-Вол ( $Q = 0.441$ ). Остальные ценопопуляции относились к депрессивному типу ( $Q = 0.167 - 0.267$ ), но их жизненное состояние было заметно лучше, чем в 2007 г.



**Рис. 2.** Виталитетные спектры изученных ценопопуляций *A. dioica*: Тат – ценопопуляция из Татищевского района, Хв – из Хвалынского района; БК – из Базарно-Карабулакского района, Вол – из Вольского района

Так как экологическому оптимуму соответствуют процветающие популяции (Гонгарь, 2000), то, судя по виталитетному состоянию ценопопуляций, наиболее благоприятные экоценоотические и климатические условия для произрастания растений вида *A. dioica* из 3-х лет наблюдений складывались в ценопопуляции Хвалынского района в 2006 г. и Вольского района в 2008 г., самые неблагоприятные климатические условия были в 2007 г., средним по климатическим условиям для произрастания растений вида был 2006 г. Также следует отметить, что на протяжении всего времени изучения наблюдается ухудшение жизненного состояния ценопопуляций *A. dioica* в ряду Вольский → Хвалынский → Базарно-Карабулакский → Татищевский районы.

При сравнительном анализе климатических условий в течение вегетационных периодов и виталитетных структур ценопопуляций в различные годы наблюдения выявлено, что основными факторами, лимитирующими жизненное состояние растений *A. dioica*, являются климатические условия (температура и количество осадков) мая. Это следует из того, что именно в мае 2007 г., когда наблюдалось депрессивное состояние всех ценопопуляций вида, среднемесячная температура была на 3.1°C выше нормы, в то время как в 2006 и 2008 гг. – лишь на 0.2 – 0.7°C выше нормы, а количество осадков было в мае 2007 г. в 2 – 3 раза ниже, чем в мае 2006 и 2008 гг. (15.7 мм против 42.2 и 31.7 мм). Температура и количество осадков в остальные месяцы вегетации, видимо, не так остро сказываются на виталитетном состоянии ценопопуляций, так как в годы исследований в эти месяцы наблюдался разнонаправленный разброс отклонений от нормы и никакой корреляции между виталитетным состоянием и этими параметрами не выявлено.

**Продуктивность вегетативной массы.** По показателю фитомассы одного растения в 2006 г. ЦП<sub>1</sub>-Тат и ЦП<sub>3</sub>-Хв не различались ( $1.30 \pm 0.39$  г и  $1.01 \pm 0.17$  г), тогда как в ЦП<sub>2</sub>-БК она была почти в два раза меньше ( $0.57 \pm 0.08$  г). Это, вероятно,

связано с отсутствием в последней популяции в данный год наблюдения особей генеративного периода развития, которые, как правило, имеют большую массу. В 2007 г. достоверных различий по фитомассе одного растения на межпопуляционном уровне не было. В 2008 г. различий между ценопопуляциями по данному признаку также не было, однако во всех ценопопуляциях показатель был в два и более раз выше, чем в предыдущие годы наблюдений.

В 2006 г. наиболее высокая плотность растений наблюдается в ЦП<sub>1</sub>-Тат ( $122.56 \pm 23.75$  шт./1 м<sup>2</sup>). В двух других ценопопуляциях этот показатель был существенно ниже: в ЦП<sub>2</sub>-БК – почти в два ( $71.9 \pm 10.7$ ), а в ЦП<sub>3</sub>-Хв – почти в три раза ниже ( $42.50 \pm 6.77$ ). В 2007 г. плотность растений на единице площади в ЦП<sub>1</sub>-Тат и ЦП<sub>2</sub>-БК достоверно не различалась и была сходной с уровнем этого параметра по ЦП<sub>1</sub>-Тат в 2006 г., зато в ЦП<sub>3</sub>-Хв была в два раза ниже. В 2008 г. она оставалась стабильной в ЦП<sub>1</sub>-Тат, в то время как в ЦП<sub>2</sub>-БК снизилась в два раза, сравнившись с показателем 2006 г. по данной ценопопуляции. В ЦП<sub>3</sub>-Хв плотность растений во все три года наблюдений оставалась стабильно низкой. Однако самым критическим данный параметр отмечен по популяции ЦП<sub>4</sub>-Вол (в 5 – 10 раз уступающим данному параметру по другим ценопопуляциям).

Наиболее продуктивными по своей вегетативной массе являются ЦП<sub>1</sub>-Тат и ЦП<sub>2</sub>-БК. В 2007 г. последняя ценопопуляция уступала по весу сырой фитомассы потому, что в ней отсутствовали цветущие растения, имеющие вес сырой фитомассы значительно более высокий, чем розеточная форма вегетирующего растения. В ценопопуляциях всех районов вес сырой фитомассы был максимальным в 2008 г. Минимальный вес сырой фитомассы отмечен для ценопопуляции Вольского района. Он в 7 – 10 раз уступал таковой по другим ценопопуляциям.

Таким образом, по продуктивности вегетативной массы *A. dioica* в Саратовской области выделяются ЦП<sub>1</sub>-Тат и ЦП<sub>2</sub>-БК, в то время как наиболее критической по этому показателю является ЦП<sub>4</sub>-Вол. Из трёх лет наблюдения наиболее благоприятным для продуктивности ценопопуляций был 2008 г. В остальные годы наблюдений продуктивность фитомассы по отношению к 2008 г. была ниже, но в разных ценопопуляциях изменялась разнонаправлено, что, вероятно, связано с проявлением особенностей конкретных биотопов, в которых обитают растения ценопопуляций.

**Семенная продуктивность *A. dioica* при различных режимах цветения.** В 2008 г. при свободном цветении реальная семенная продуктивность растений в популяциях ЦП<sub>1</sub>-Тат, ЦП<sub>2</sub>-БК и ЦП<sub>3</sub>-Хв достоверно не различалась и была достаточно высокой (40.3 – 43.2%). В то же время семенная продуктивность при беспыльцевом режиме цветения была равна нулю (см. табл. 5). Это указывает на то, что растения данного вида в исследованных ценопопуляциях не способны к апомиктичному воспроизводству.

В роде широко распространён автономный гаметофитный апомиксис в регулярной форме (апоспория + нередуцированный партеногенез). Он описан примерно у 20 видов рода (Хохлов и др., 1978; Bayer, Stebbins, 1983; Bierzychudek, 1985; Carman, 1995, 1997), в том числе и у *A. dioica*. Однако, как следует из полученных нами результатов, на территории Саратовской области растения вида размножаются только амфимитично и/или вегетативно.

**Половая структура ценопопуляций *A. dioica*.** Известно, что *A. dioica* является двудомным растением, причём соцветия мужских и женских растений хорошо различимы морфологически. Как показали наши исследования, ценопопуляции этого вида существенно различаются между собой по половой структуре. Так, в 2008 г. в ЦП<sub>1</sub>-Тат доля мужских растений составляла более 3/4 от числа проанализированных растений, а в ЦП<sub>2</sub>-БК и ЦП<sub>3</sub>-Хв – чуть более 1/3 растений были мужскими, а в ЦП<sub>4</sub>-Вол мужские растения в год наблюдения вообще отсутствовали.

Таким образом, в направлении с севера на юг вдоль Приволжской возвышенности, т.е. в направлении возрастания степени аридности климата, наблюдается возрастание доли мужских растений в ценопопуляциях этого вида. Это может быть одной из причин того, что южнее Татищевского района для существования растений нет приемлемых условий обитания, в том числе и за счёт резкого снижения числа женских особей, а соответственно, и резкого снижения семенной продуктивности ценопопуляций вида.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Ареал вида *A. dioica* в Саратовской области резко сократился. В Правобережье области вид сохранился только крайне спорадически на плакорных участках в водораздельной (между Волжским и Донским бассейнами) части Приволжской возвышенности в местах, труднодоступных для хозяйственной деятельности человека, на песчаной почве в старых разреженном сосновых или смешанных насаждениях с сохранившейся «свитой» сопутствующих видов. Ценопопуляции вида полностью исчезли на территории Саратовского, Аткарского и Новобурасского районов.

Одной из основных причин отсутствия *A. dioica* южнее линии Лысые Горы – Калининск – Балашов является аридность климата. Преемственность соответствующих биотопов в части присутствия в них старых сосновых деревьев является, вероятно, лимитирующим для сохранения растений вида фактором.

В неблагоприятные для обитания вида годы специфичность биотопа сказывается на продуктивности ценопопуляций в большей степени, чем в благоприятные годы. Наблюдается ухудшение жизненного состояния ценопопуляций *A. dioica* по градиенту повышения температур и уменьшения количества осадков (с севера на юг).

Основными лимитирующими жизненное состояние растений *A. dioica* факторами являются климатические условия (температура и количество осадков) мая.

Растениям вида, произрастающим на территории области, апомиксис не свойственен. Они размножаются только амфимиктично и/или вегетативно. Реальная семенная продуктивность растений в ценопопуляциях достаточно высока (40.3 – 43.2%).

Ценопопуляции *A. dioica* существенно различаются между собой по половой структуре, т.е. в направлении возрастания степени аридности климата наблюдается возрастание доли мужских растений в ценопопуляциях данного вида. Это может быть одной из причин того, что южнее Татищевского района растения *A. dioica* не встречаются. Резкое снижение числа женских особей данного вида ведет к низкой семенной продуктивности ценопопуляций, что делает уязвимым само их существование.

Все ценопопуляции вида на территории области являются критическими и без принятия срочных мер их состояние будет только усугубляться. Рекомендуется принятие срочных мер по сохранению и восстановлению численности особей и ареала вида на территории области за счёт искусственного высева семян *A. dioica* в северных центральных и западных районах области по старым разреженным основным насаждениям, а в дальнейшем проведение заготовок древесины сосны только при обязательном оставлении части соснового древостоя.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Березуцкий М.А., Серова Л.А.* Кошачья лапка двудомная – *Antennaria dioica* (L.) Gaertn. // Красная книга Саратовской области: Грибы. Лишайники. Растения. Животные. Саратов: Изд-во Торгово-промышл. палаты Саратов. обл., 2006. С. 224 – 225.

*Буданцев А.Л., Харитонов Н.П.* Ресурсоведение растений: Метод. пособие. СПб.: Изд-во С.-Петербур. хим.-фармацевт. акад., 2003. 87 с.

*Гонтарь Э.М.* Продуктивность и состояние ценопопуляций (республика Алтай и некоторые районы Казахстана) // Растительные ресурсы. 2000. Т. 36, вып. 3. С. 18 – 25.

*Еленевский А.Г., Буланый Ю.А., Радыгина В.И.* Конспект флоры Саратовской области. Саратов: Изд. центр «Наука», 2008. 232 с.

*Заугольнов Л.Б., Жукова Л.А., Комаров А.С., Смирнова О.В.* Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). М.: Наука, 1988. 184 с.

*Злобин Ю.А.* Ценопопуляционная диагностика экотопа // Экология. 1980. №2. С. 22 – 30.

*Злобин Ю.А.* Принципы и методы изучения ценотических популяций растений: Учеб.-метод. пособие. Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1989 а. 147 с.

*Злобин Ю.А.* Теория и практика оценки виталитетного состава ценопопуляции растений // Ботан. журн. 1989 б. Т. 74, №6. С. 769 – 780.

*Иконников С.С.* Кошачья лапка – *Antennaria* Gaertn. // Флора европейской части СССР: В 12 т. СПб.: Наука. С.-Петербург. отд-ние, 1994. Т. 7. С. 92 – 94.

*Ишибирдин А.Р., Ишмуратова М.М.* Адаптивный морфогенез и эколого-ценотические стратегии выживания травянистых растений // Методы популяционной биологии: Материалы докл. VII Всерос. популяц. семинара. Сыктывкар, 2004. Ч. 2. С. 113 – 120.

Конспект флоры Саратовской области / Под ред. А.А Чигуряевой. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 1983. Ч. 3. 108 с.

*Лакин Г.Ф.* Биометрия. М.: Высш. шк., 1990. 325 с.

*Маевский П.Ф.* Флора средней полосы европейской части СССР. М., Л.: Сельхозгиз, 1941. 824 с.

*Маевский П.Ф.* Флора средней полосы европейской части СССР. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2006. 600 с.

*Мамаев С.А.* О проблемах и методах внутривидовой систематики древесных растений. II. Амплитуда изменчивости // Закономерности формообразования и дифференциации вида у древесных растений: Тр. ин-та экологии растений и животных АН СССР. 1969. Вып. 64. С. 3 – 38.

*Мамаев С.А.* Основные принципы методики исследования внутривидовой изменчивости древесных растений // Индивидуальная и эколого-географическая изменчивость растений. Свердловск: УрНЦ АН СССР, 1975. С. 3 – 14.

*Мамаев С.А., Чуйко Н.М.* Индивидуальная изменчивость признаков листьев у дикорастущих видов костяники // Индивидуальная и эколого-географическая изменчивость растений. Свердловск: УрНЦ АН СССР, 1975. С. 114 – 118.

Методика определения запасов лекарственных растений. М.: Наука, 1986. 31 с.

## СОСТОЯНИЕ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *ANTENNARIA DIOICA*

Озёрская Е.С. Изменчивость морфологических признаков в популяциях двух видов семейства кувшинковых на Среднем Урале // Исследование форм внутривидовой изменчивости растений. Свердловск: УрНЦ АН СССР, 1981. С. 110 – 116.

Хохлов С.С., Зайцева М.И., Куприянов П.Г. Выявление апомиктичных форм во флоре цветковых растений СССР. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 1978. 224 с.

Шилова И.В. Конспект флоры северной части Саратовского Правобережья (Балтайский и Базарно-Карабулакский районы). Саратов: Научная книга, 2002. 46 с.

Шмидт В.М. Математические методы в ботанике. Л.: Изд-во ЛГУ, 1984. 288 с.

Эколого-ресурсный атлас Саратовской области / Комитет охраны окружающей среды и природных ресурсов Саратовской области. Саратов, 1996. 20 с.

Энциклопедия Саратовского края. Саратов: Приволж. кн. изд-во, 2002. 688 с.

Bayer R.J., Stebbins G.L. Distribution of sexual and apomictic populations of *Antennaria parlinii* // Evolution. 1983. Vol. 37. P. 305–319.

Bierzychudek P. Patterns in plant parthenogenesis // Experientia. 1985. Vol. 41. P. 1255 – 1264.

Carman J.G. Gametophytic angiosperm apomicts and the occurrence of polyspory and polyembryony among their relatives // Apomixis Newsletter. 1995. № 8. P. 39 – 53.

Carman J.G. Asynchronous expression of duplicate genes in angiosperms may cause apomixis, bispory, tetraspory, and polyembryony // Biol. J. Linn. Soc. 1997. Vol. 61. P. 51 – 94.

УДК 576.895.1:598.11

## СООБЩЕСТВА ГЕЛЬМИНТОВ ПРЫТКОЙ ЯЩЕРИЦЫ (*LACERTA AGILIS*) ЮГА СРЕДНЕГО ПОВОЛЖЬЯ

А.А. Кириллов

*Институт экологии Волжского бассейна РАН  
Россия, 445003, Тольятти, Комзина, 10  
E-mail: parasitolog@yandex.ru*

Поступила в редакцию 16.12.08 г.

**Сообщества гельминтов прыткой ящерицы (*Lacerta agilis*) юга Среднего Поволжья.** – Кириллов А.А. – В 1996 – 2002 гг. на территории Самарской области исследованы сообщества гельминтов прыткой ящерицы. Отмечены 10 видов паразитов. Приведены характеристики инфрасообществ и компонентных сообществ гельминтов рептилии. Проведен сравнительный анализ сообществ гельминтов прыткой ящерицы из разных районов исследования.

*Ключевые слова:* сообщества гельминтов, прыткая ящерица, Самарская область.

**Helminthic communities in sand lizard (*Lacerta agilis*) from the Southern Middle-Volga region.** – Kirillov A.A. – The helminthic communities of sand lizard from the Samara region were examined in 1996 – 2002. 10 parasite species in the reptiles were noted. Characteristics of the helminthic infracommunities and component communities of sand lizard are given. A comparative analysis of the helminthic communities of sand lizard from several districts of the territory under survey is made.

*Key words:* helminthic community, sand lizard, Samara region.

### ВВЕДЕНИЕ

В основе современной экологии как науки об экосистемах лежит учение о сообществах живых организмов. Живые организмы в экосистеме можно рассматривать на различных уровнях: на уровне отдельных особей, семейной группировки, популяций и сообществ. В.А. Догель (1958) рассматривал паразитофауну как совокупность паразитов, обитающих в одном каком-либо хозяине, представляющую собой своеобразный биоценоз, имеющий свои закономерности развития и свою динамику.

Термин «сообщество» частично совпадает с термином «биоценоз», но уже по видовому составу более нейтрален, поскольку ничего не говорит о наличии или отсутствии взаимодействия между составляющими его видами. А.О. Вуш с соавторами (1997) предлагают употреблять более распространенный термин «сообщество», безотносительно к отсутствию или наличию взаимодействия между его компонентами. В.Н. Беклемишев (1959, 1960), рассматривая популяции паразитов и их формы, указывает на их структурную неоднородность. Большинство паразитов не способны поддерживать свою численность в одной и той же особи хозяина за счет самопроизводства и представлены гемипопуляциями (Беклемишев, 1959). Позже В.Н. Беклемишев (1960) распространяет это понятие на всю совокупность фазовой группировки конкретной популяции паразита.

Следуя классификации В.Н. Беклемишева (1959), О.Н. Пугачев (1999) определил совокупность всех гемипопуляций как гемисообщество. В западной литературе

## СООБЩЕСТВА ГЕЛЬМИНТОВ ПРЫТКОЙ ЯЩЕРИЦЫ

этим терминам соответствует понятие «инфрасообщество» (Holmes, 1986; Parasite communities..., 1990). На уровне инфрасообщества происходит или не происходит взаимодействие инфрапопуляций (гемипопуляций) паразитов, происходит или не происходит взаимодействие.

Все инфрасообщества паразита в данной популяции хозяина образуют компонентное паразитическое сообщество (Holmes, Price, 1986; Parasite communities..., 1990). Совокупность всех компонентных сообществ, в том числе и свободноживущие стадии паразитов, в данной экосистеме формирует составное сообщество (Parasite communities..., 1990). В ряде работ по изучению сообществ паразитов позвоночных животных исследования выполнялись преимущественно на рыбах (Пугачев, 1999, 2000, 2002; Доровских, 2005 и др.). По гельминтам рептилий такие работы не проводились. Для изучения особенностей формирования сообществ гельминтов пресмыкающихся был выбран один из наиболее массовых и широко распространенных видов рептилий Среднего Поволжья – прыткая ящерица *Lacerta agilis* Linnaeus, 1758.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал по гельминтофауне прыткой ящерицы собран на территории Самарской области в 1996 – 2002 гг. Методом полного гельминтологического вскрытия (Скрябин, 1928; Ивашкин и др., 1971) исследовано 184 особи рептилии в 6 точках: Мордовинская пойма (пос. Мордово) – 63, Бузулукский бор – 60, Сокская пойма (дачный массив с. Грачевка) – 16, Васильевские острова Саратовского водохранилища – 15, Красносамарский лес (с. Малая Малышевка) – 15, зеленая зона г. Тольятти – 15.

При сборе и обработке паразитологического материала пользовались традиционными методиками (Ивашкин и др., 1971; Быховская-Павловская, 1985). Для характеристики инвазии рептилии гельминтами использовались общепринятые в паразитологии показатели: экстенсивность инвазии (ЭИ, %), интенсивность инвазии (ИИ, экз.) и индекс обилия гельминтов (ИО, экз.). При исследовании видового разнообразия для стандартизации объёма выборок использовался метод разрежения (Hurlbert, 1971):

$$E(S) = \sum \left\{ 1 - \left[ \frac{\binom{N - N_i}{n}}{\binom{N}{n}} \right] \right\},$$

где  $E(S)$  – ожидаемое число видов паразитов;  $N$  – общее число особей гельминтов в выборке;  $N_i$  – число особей гельминтов  $i$ -го вида;  $n$  – число особей гельминтов в стандартизированной выборке.

В соответствии со сложившимися в литературе подходами к описанию паразитарных сообществ (Пугачев, 1999, 2000; Holmes, 1986; Holmes, Price, 1986; Parasite communities..., 1990; Bush et al., 1997) в настоящей работе используются следующие понятия: инфрасообщество – все паразиты отдельной особи хозяина; компонентное сообщество – сумма инфрасообществ в данной популяции хозяина. Паразиты разделены на две группы: автогенные – прыткая ящерица для них является окончательным хозяином, аллогенные – использующие рептилий в качестве промежуточных хозяев.

Обработка материала по сообществам паразитов изложена в ряде работ (Пугачев, 1999, 2000, 2002; Доровских, Голикова, 2004; Доровских, 2005). Для сравнения паразитарных инфрасообществ рептилий по разнообразию использовался индекс Бриллуена. Анализ компонентных сообществ гельминтов проводился с использованием индексов видового разнообразия Шеннона и выравнинности видов по обилию (Мэггаран, 1992). Оценка достоверности различий между значениями индекса Шеннона для двух компонентных сообществ вычислялась с помощью критерия Стьюдента. Для оценки отношений доминирования видов в сообществах паразитов использовался индекс Бергера – Паркера (Мэггаран, 1992). Сходство между инфрасообществами оценивалось при помощи индекса сходства (Hurlbert, 1978):

$$C_{XY} = \sum \min(p_{Xi}, p_{Yi}),$$

где  $p_{Xi}$  – доля  $i$ -го вида в сообществе X,  $p_{Yi}$  – доля  $i$ -го вида в сообществе Y.

Сравнение компонентных сообществ гельминтов проводилось подобным образом на основе суммарной численности каждого вида. Для оценки сходства между сообществами паразитов без учета численности видов использовался индекс Жаккара.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

*Структура гельминтофауны.* Всего у прыткой ящерицы зарегистрировано 10 видов паразитов: 5 видов трематод, 2 – цестод и 3 – нематод (табл. 1). Пять видов (*Metaplagiorchis molini*, *Oochoristica tuberculata*, *Nematotaenia tarentolae*, *Spauligodon lacertae*, *Oswaldocruzia goezei*) являются обычными паразитами рептилии, из них только один вид *S. lacertae* является узкоспецифичным. К случайным паразитам ящерицы относятся *Plagiorchis elegans* (паразит птиц), *Prosotocus confusus* (паразит амфибий) и *Neoglyphe sobolevi* (паразит насекомоядных). Два вида – *Strigea strigis* и *Physaloptera clausa* – представлены личиночными формами.

Таблица 1

Гельминтофауна прыткой ящерицы юга Среднего Поволжья

Паразит	Бузулукский бор (n = 60)			Мордовинская пойма (n = 63)			Красносамарский лес (n = 15)			Васильевские о-ва (n = 15)		
	ЭИ	ИИ	ИО	ЭИ	ИИ	ИО	ЭИ	ИИ	ИО	ЭИ	ИИ	ИО
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
<i>Plagiorchis elegans</i> (Rudolphi, 1802)	–	–	–	6.4±3.1	1–5	0.2±0.1	–	–	–	–	–	–
<i>Metaplagiorchis molini</i> (Lent et Freitas, 1940)	–	–	–	1.6±1.6	1	0.02±0.02	–	–	–	–	–	–
<i>Prosotocus confusus</i> Looss, 1894	–	–	–	1.6±1.6	2	0.03±0.03	–	–	–	–	–	–
<i>Neoglyphe sobolevi</i> (Schaldybin, 1953) Yamaguti, 1958	–	–	–	–	–	–	–	–	–	9.1±9.1	2	0.2±0.2
<i>Strigea strigis</i> (Schränk, 1788), larvae	–	–	–	3.2±3.2	1	0.03±0.03	–	–	–	–	–	–
<i>Oochoristica tuberculata</i> (Rudolphi, 1819)	–	–	–	–	–	–	23.1±11.7	3–6	1.1±0.6	–	–	–

СООБЩЕСТВА ГЕЛЬМИНТОВ ПРЫТКОЙ ЯЩЕРИЦЫ

Окончание табл. 1

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
<i>Nematotaenia tarentolae</i> Lopez-Neyra, 1944	–	–	–	–	–	–	15.4±10.0	1–2	0.2±0.2	–	–	–
<i>Spauligodon lacertae</i> Sharpilo, 1966	5.0±2.8	3–29	0.8±0.6	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Oswaldocruzia goezei</i> Skrjabin et Schulz, 1952	10.0±3.9	1–3	0.2±0.1	1.6±1.6	3	0.1±0.1	–	–	–	9.1±9.1	2	0.2±0.2
<i>Physaloptera clausa</i> Rudolphi, 1819, larvae	3.3±2.3	1–4	0.1±0.1	1.6±1.6	49	0.8±0.8	30.8±12.8	1–71	1.7±0.9	–	–	–

Примечание. ЭИ – экстенсивность инвазии, %; ИИ – интенсивность инвазии, экз.; ИО – индекс обилия гельминтов, экз.

Сообщества гельминтов прыткой ящерицы Самарской области, по сравнению с данными других исследователей, в значительной степени обеднены (всего 10 видов паразитов с низкими показателями заражения). На территории бывшего СССР у прыткой ящерицы обнаружено 33 вида паразитов (Шарпило, 1976). Низкая общая зараженность животного, вероятно, связана с микроклиматическими условиями стаций обитания рептилий исследованных районов. Пресмыкающиеся отлавливались в сухих, прогреваемых солнцем стациях, где для инвазионного начала паразитов складываются неблагоприятные условия. Немаловажен и тот факт, что во всех районах исследования велико влияние деятельности человека.

Гельминтофауна прыткой ящерицы сильно изменяется как по районам, так и по стациям обитания рептилий (см. табл. 1). Значительные различия в видовом составе гельминтов пресмыкающегося из разных местообитаний объясняются шириной спектра питания ящерицы и отсутствием миграций. Пищевой рацион животного отражает численное соотношение объектов добычи в природе (Прыткая ящерица..., 1976). Поскольку прыткая ящерица не перемещается далее 20 – 25 м от своего убежища (Борисова, Фадеева, 1990), её пищевой рацион однообразен и включает в себя узкий круг типичных для данной стации беспозвоночных (промежуточных хозяев паразитов), что определяет состав гельминтов рептилии данной территории (Прыткая ящерица..., 1976). Отличия в гельминтофауне пресмыкающихся разных районов могут быть вызваны и различной степенью увлажненности стаций. Например, у 50 экз. рептилий, отловленных непосредственно на территории биологического стационара ИЭВБ РАН «Кольцовский» (Мордовинская пойма), было найдено всего 2 экз. паразитов – метацеркарии *S. strigis*, а у 13 ящериц, пойманных в лесных и околородных стациях, обнаружено дополнительно 5 видов гельминтов (см. табл. 1). На сухом хорошо прогреваемом участке пойменной террасы, где расположен стационар, основу питания прыткой ящерицы составляют прямокрылые, обнаруженные в подавляющем большинстве желудков вскрытых рептилий. В рационе ящериц из околородных стаций преобладают стрекозы, жуки, бабочки и пауки.

Не было зафиксировано ни одного гельминта у прыткой ящерицы из Сокской поймы (16 экз.) и из зеленой зоны г. Тольятти (15 экз.), что связано как с особенностями экологии рептилий этих районов (сухость стаций обитания), так и с антропогенным воздействием на биоценозы этих районов.

*Инфрасообщества.* Характеристики инфрасообществ прыткой ящерицы приведены в табл. 2. Все показатели инфрасообществ рептилии значительно варьируют.

Численность гельминтов в инфрасообществах низка как по видам (от 0.1±0.1 ящериц с Васильевских островов до 0.7±0.3 рептилий из Красносамарского леса), так и по особям паразитов (от 0.4±0.4 – Васильевские о-ва до 2.6±0.9 – Красносамарский лес).

Таблица 2

Характеристики инфрасообществ гельминтов прыткой ящерицы

Параметры	Бузулукский бор (n = 60)	Мордовинская пойма (n = 63)	Красносамар- ский лес (n = 15)	Васильевские о-ва (n = 15)
Исследовано (заражено) ящериц	60(10)	63(9)	15(6)	15(1)
Доля незараженных ящериц	0.83	0.86	0.60	0.93
Виды паразитов (X±m <sub>x</sub> / min-max)	0.3±0.06 / 0–2	0.3±0.1 / 0–2	0.7±0.3 / 0–3	0.1±0.1 / 0–2
Особей паразитов (X±m <sub>x</sub> / min-max)	1.2±0.4 / 0–29	1.1±0.8 / 0–49	2.6±0.9 / 0–71	0.4±0.4 / 0–2
АВ виды (X±m <sub>x</sub> / min-max)	0.2±0.05 / 0–1	0.1±0.05 / 0–2	0.5±0.2 / 0–2	0.1±0.1 / 0–2
АЛ виды (X±m <sub>x</sub> / min-max)	0.06±0.02 / 0–1	0.05±0.03 / 0–1	0.2±0.1 / 0–1	0
Доля АВ видов (X±m <sub>x</sub> / min-max)	0.15±0.05 / 0–1	0.1±0.03 / 0–1	0.2±0.1 / 0–1	0.09±0.09 / 0–1
Доля АЛ видов (X±m <sub>x</sub> / min-max)	0.02±0.01 / 0–0.67	0.05±0.03 / 0–1	0.3±0.1 / 0–1	0
УС виды (X±m <sub>x</sub> / min-max)	0.07±0.03 / 0–1	0.02±0.02 / 0–1	0.2±0.1 / 0–1	0
ШС виды (X±m <sub>x</sub> / min-max)	0.13±0.05 / 0–2	0.1±0.04 / 0–1	0.5±0.2 / 0–1	0.09±0.09 / 0–1
СЛ виды (X±m <sub>x</sub> / min-max)	0	0.05±0.03 / 0–1	0	0.09±0.09 / 0–1
Доля УС видов (X±m <sub>x</sub> / min-max)	0.06±0.03 / 0–1	0.01±0.01 / 0–0.33	0.03±0.02 / 0–0.33	0
Доля ШС видов (X±m <sub>x</sub> / min-max)	0.1±0.04 / 0–1	0.09±0.04 / 0–1	0.4±0.1 / 0–1	0.05±0.05 / 0–0.5
Доля СЛ видов (X±m <sub>x</sub> / min-max)	0	0.05±0.03 / 0–1	0	0.05±0.05 / 0–0.5
Доминантный вид (ДВ)	<i>O. goezei</i> (10.0)	<i>P. elegans</i> (6.4)	<i>P. clausa</i> (23.1)	–
Характеристика ДВ	АВ/ШС	АВ/ШС	АЛ/ШС	–
Индекс Бергера – Паркера (X±m <sub>x</sub> / min-max)	0.09±0.04 / 0–1	0.06±0.03 / 0–1	0.3±0.1 / 0–1	–
Индекс Жаккара (X±m <sub>x</sub> / min-max)	0.003±0.001 / 0–1	0.003±0.001 / 0–1	0.06±0.02 / 0–1	–
Сходство C <sub>xy</sub> (X±m <sub>x</sub> / min-max)	0.008±0.002 / 0–1	0.003±0.001 / 0–1	0.06±0.02 / 0–1	–
Выравниваемость (X±m <sub>x</sub> / min-max)	0.007±0.005 / 0–0.256	0.004±0.004 / 0–0.225	0.03±0.02 / 0–0.357	0.05±0.05 / 0–0.725
Индекс Бриллюена (X±m <sub>x</sub> / min-max)	0.013±0.002 / 0–0.45	0.006±0.001 / 0–0.37	0.07±0.05 / 0–0.77	0.03±0.03 / 0–0.45

Примечание. АВ – автогенные виды; АЛ – аллогенные виды; УС – узко специфичные виды; ШС – широко специфичные виды; СЛ – случайные виды; над чертой у доминантных видов в скобках указан процент инфрасообществ, в которых данный вид доминирует.

Количество автогенных видов паразитов (от 0.1±0.1 до 0.5±0.2) относительно выше, чем аллогенных (от 0 до 0.2±0.1). По критерию специфичности встречаемость паразитов в инфрасообществах рептилии снижается в ряду широко специфичные виды → узко специфичные виды → случайные виды.

В инфрасообществах гельминтов прыткой ящерицы Бузулукского бора и Мордовинской поймы доминируют широко специфичные автогенные виды паразитов *O. goezei* и *P. elegans*, а в сообществе паразитов Красносамарского леса – широко специфичный аллогенный гельминт *P. clausa*. В инфрасообществах гельминтов прыткой ящерицы Васильевских островов доминант не был выявлен ввиду только одного зараженного животного и равном количестве особей видов гельминтов, которые его инвазировали.

## СООБЩЕСТВА ГЕЛЬМИНТОВ ПРЫТКОЙ ЯЩЕРИЦЫ

Отмечается довольно низкое сходство инфрасообществ ящерицы как по качественным данным (индекс Жаккара), так и по количественным (сходство  $S_{XY}$ ) (см. табл. 2). Малое сходство инфрасообществ паразитов ящерицы можно объяснить низким процентом зараженных животных и разным спектром питания рептилий в каждой конкретной станции.

Низкие показатели заражения прыткой ящерицы гельминтами определили незначительные величины индексов видового разнообразия (индексы доминирования, Бриллуена и выравненности видов по обилию).

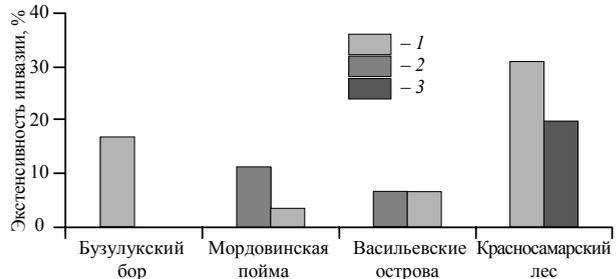
Анализ структуры и видового разнообразия инфрасообществ гельминтов рептилий показал, что они нестабильны и малопредсказуемы. Инфрасообщества гельминтов прыткой ящерицы сходны, в определенной мере, с сообществами свободноживущих организмов, но не являются полноценными сообществами. Этот тип сообщества паразитов хорошо отделен территориально в организме хозяина, но образующие его популяционные группировки паразитов не обладают способностью самовоспроизводиться.

*Компонентные сообщества.* Данные сообщества гельминтов прыткой ящерицы уже в большей степени, чем инфрасообщества, похожи на сообщества свободноживущих организмов, поскольку у рептилии значительная часть паразитов автогенные (для которых данный хозяин является окончательным) и могут поддерживать свою численность за счет самовоспроизводства, но территориально такие сообщества ограничены хуже.

Организационная структура компонентных сообществ гельминтов животного в разных районах исследования неоднородна. По показателям зараженности рептилии различными систематическими группами гельминтов компонентные сообщества паразитов можно классифицировать по типу Trematoda – Nematoda – Cestoda – Acanthocephala (Евланов, Рубанова, 1998; Кириллов, Евланов, 1998). Компонентные сообщества гельминтов ящерицы Мордовинской поймы и Васильевских островов представлены по типу Trematoda – Nematoda. Структура сообщества ящерицы Красносамарского леса иная: Nematoda – Cestoda. Компонентное сообщество прыткой ящерицы Бузулукского бора упрощено и представлено только нематодами (рисунок).

Среди компонентных сообществ гельминтов *L. agilis* наиболее представлен видовой состав сообщества Мордовинской поймы (6 (4.6) видов), беден состав сообщества гельминтов остальных районов (2 – 3).

Разный видовой состав гельминтов ящерицы в районах исследований обуславливает низкие показате-



Зараженность прыткой ящерицы отдельными классами гельминтов: 1 – Nematoda, 2 – Trematoda, 3 – Cestoda

ли сходства компонентных сообществ паразитов этой рептилии (табл. 3). Наибольшее сходство по коэффициенту Жаккара отмечено у сообществ гельминтов ящериц Мордовинской поймы и Бузулукского бора (0.29). По показателю сходства

$C_{XY}$  наиболее сходны сообщества гельминтов ящериц Бузулукского бора и Васильевских островов (0.20) (см. табл. 3).

**Таблица 3**

Сходство компонентных сообществ гельминтов прыткой ящерицы

Район	Бузулукский бор	Мордовинская пойма	Красносамарский лес	Васильевские острова
Кoeffициент Жаккара				
Бузулукский бор		0.29	0.20	0.25
Мордовинская пойма	0.29		0.13	0.14
Красносамарский лес	0.20	0.13		0
Васильевские острова	0.25	0.14	0	
Показатель сходства $C_{XY}$ (Hurlbert, 1978)				
Бузулукский бор		0,05	0,07	0,20
Мордовинская пойма	0,05		0,05	0,05
Красносамарский лес	0,07	0,05		0
Васильевские острова	0,20	0,05	0	

Характеристики компонентных сообществ гельминтов прыткой ящерицы представлены в табл. 4. В отличие от инфрасообществ в компонентных сообществах гельминтов прыткой ящерицы доминантом в двух районах исследований является широко специфичный аллогенный гельминт *Ph. clausa*.

**Таблица 4**

Характеристика компонентных сообществ гельминтов прыткой ящерицы

Параметры	Бузулукский бор ( $n = 60$ )	Мордовинская пойма ( $n = 63$ )	Красносамарский лес ( $n = 15$ )	Васильевские о-ва ( $n = 15$ )
Виды паразитов	3 (2.7)	6 (4.6)	3	2
Особи паразитов	71	67	39	4
АВ виды	2	4	2	2
АЛ виды	1	2	1	–
Доля АВ видов	0.66	0.66	0.66	1
Доля АЛ видов	0.33	0.33	0.33	–
УС виды	1	1	1	–
ШС виды	2	4	2	1
СЛ виды	–	1	–	–
Доля УС видов	0.33	0.17	0.33	–
Доля ШС видов	0.66	0.67	0.66	0.5
Доля СЛ видов	–	0.17	–	–
Доминантный вид ДВ	<i>S. lacertae</i>	<i>P. clausa</i>	<i>P. clausa</i>	–
Характеристика ДВ	АВ УС	АЛ ШС	АЛ ШС	–
Индекс Бергера – Паркера	0.72	0.73	0.56	0.50
Выравненность, E	0.698	0.523	0.815	1.000
Индекс Шеннона, H	0.767	0.938	0.895	0.694

*Примечание.* В скобках – общее число видов паразитов по методу разрезания (Hurlbert, 1971). Условные обозначения см. табл. 2.

Достоверные отличия индексов Шеннона отмечены для сообществ гельминтов ящериц Красносамарского леса и Мордовинской поймы (при  $p < 0.05$ ). По остальным районам исследования различия индекса Шеннона недостоверны.

## СООБЩЕСТВА ГЕЛЬМИНТОВ ПРЫТКОЙ ЯЩЕРИЦЫ

По показателям индексов видового разнообразия так же, как и по общему количеству видов, наблюдаются значительные различия между характеристиками инфрасообществ и компонентных сообществ паразитов ящериц. Так, среди инфрасообществ гельминтов рептилии по индексу Бриллюена наиболее разнообразны сообщества паразитов рептилий Красносамарского леса (см. табл. 2). На уровне компонентных сообществ паразитов ящериц наиболее высоко видовое разнообразие в сообществах Мордовинской поймы и Красносамарского леса (см. табл. 4). По показателям выравненности и индекса Бергера – Паркера наблюдаются такие же отличия (см. табл. 2, 4). Различия в характеристиках инфрасообществ и компонентных сообществ гельминтов прыткой ящерицы связаны, во-первых, со значительным варьированием видового состава сообществ паразитов разных районов, а во-вторых, с чрезвычайно низкой общей зараженностью этой рептилии в условиях Самарской области.

Анализ сообществ гельминтов прыткой ящерицы из разных районов области показал, что наиболее неблагоприятная обстановка сложилась в экосистемах зеленой зоны г. Тольятти и Сокской поймы, где гельминты у рептилий не были обнаружены и у данного хозяина было зафиксировано всего два вида гельминтов. Наименьший антропогенный пресс по показателям видового разнообразия зафиксирован в Красносамарском лесу и Мордовинской пойме (см. табл. 2, 4).

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Сообщества гельминтов прыткой ящерицы Самарской области по сравнению с другими регионами в значительной степени обеднены (10 видов паразитов). Низкая общая зараженность животного, вероятно, связана с микроклиматическими условиями стадий обитания рептилий исследованных районов.

Инфрасообщества гельминтов *L. agilis* не отличаются стабильностью и предсказуемостью. Компонентные сообщества более стабильны.

Можно выделить общие закономерности как у инфрасообществ, так и у компонентных сообществ прыткой ящерицы: доминирование в сообществах широко специфичных аллогенных видов гельминтов связано с накоплением личинок паразитов в хозяевах в течение нескольких лет вследствие того места, которое занимает рептилия в естественных экосистемах (пищевой объект для хищных птиц и млекопитающих); доминирование в некоторых сообществах автогенных, узко специфичных видов паразитов может быть связано с количеством генераций этих видов гельминтов или со временем взятия проб.

Влияние человека на природные экосистемы снижает видовое разнообразие гельминтов. В антропогенно преобразованных экосистемах (зеленая зона г. Тольятти, Сокская пойма) гельминты вообще не обнаружены. Снижение индекса Шеннона (Бриллюена) и одновременное увеличение индекса доминирования могут свидетельствовать об антропогенной нагрузке.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Беклемишев В.Н. Популяции и микропопуляции паразитов и нидиколов // Зоол. журн. 1959. Т. 38, № 4. С. 1128 – 1137.

- Беклемишев В.Н. Пространственная и функциональная структура популяций // Бюл. МОИП. Отд. Биол. 1960. Т. 65, № 2. С. 41 – 50.
- Борисова В.И., Фадеева Г.А. Эколого-паразитологические исследования прыткой ящерицы в различных экосистемах // Наземные и водные экосистемы. 1990. Вып. 13. С. 34 – 41.
- Быховская-Павловская И.Е. Паразиты рыб. Руководство по изучению. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1985. 123 с.
- Догель В.А. Паразитофауна и окружающая среда. Некоторые вопросы экологии паразитов пресноводных рыб // Основные проблемы паразитологии рыб. Л.: Изд-во ЛГУ, 1958. С. 9 – 54.
- Доровских Г.Н. Компонентные сообщества паразитов пескаря (*Gobio gobio*) из бассейнов рек Северная Двина и Мезень // Паразитология. 2005. Т. 39, № 3. С. 221 – 236.
- Доровских Г.Н., Голикова Е.А. Сезонная динамика структуры компонентных сообществ паразитов голяна речного *Phoxinus phoxinus* (L.) // Паразитология. 2004. Т. 38, № 5. С. 413 – 425.
- Евланов И.А., Рубанова М.В. Методологические особенности использования многовидовых ассоциаций гельминтов рыб для оценки состояния водных экосистем // Экологические проблемы крупных рек – 2: Тез. докл. Междунар. конф. / Ин-т экологии Волжского бассейна РАН. Тольятти, 1998. С. 193.
- Ивашкин В.М., Контримавичус В.Н., Назарова Н.С. Методы сбора и изучения гельминтов наземных млекопитающих. М.: Наука, 1971. 123 с.
- Кириллов А.А., Евланов И.А. Использование паразитов обыкновенного ужа для мониторинга наземных биоценозов // Экологические проблемы крупных рек – 2: Тез. докл. Междунар. конф. / Ин-т экологии Волжского бассейна РАН. Тольятти, 1998. С. 67.
- Мэгарран Э. Экологическое разнообразие и его измерение. М.: Мир, 1992. 121 с.
- Прыткая ящерица: монографическое описание вида. М.: Наука, 1976. 295 с.
- Пугачев О.Н. Паразиты пресноводных рыб Северной Азии (фауна, экология паразитарных сообществ, зоогеография): Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 1999. 51 с.
- Пугачев О.Н. Паразитарные сообщества речного голяна (*Phoxinus phoxinus* L.) // Паразитология. 2000. Т. 34, №3. С. 196 – 208.
- Пугачев О.Н. Паразитарные сообщества и нерест рыб // Паразитология. 2002. Т. 36, № 1. С. 3 – 10.
- Скрябин К.И. Метод полных гельминтологических вскрытий позвоночных, включая человека. М.: Изд-во МГУ, 1928. 45 с.
- Шарпило В.П. Паразитические черви пресмыкающихся фауны СССР. Киев: Наук. думка, 1976. 287 с.
- Bush A.O., Lafferty K.D., Lotz J.M., Shostak A.W. Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis et al. revisited // J. Parasitol. 1997. Vol. 83, № 4. P. 575 – 583.
- Holmes J.C. The structure of helminth communities // Parasitology – Who Vedit?: Proc. of the 6<sup>th</sup> Intern. Congr. of Parasitology / Ed. M.J. Howell. Canberra, 1986. P. 203 – 208.
- Holmes J.C., Price P.W. Communities of parasites // Community Ecology: Pattern and Process / Eds. J. Kikkawa, D.J. Anderson. Oxford, 1986. P. 178 – 213.
- Hurlbert S.H. The non-concept of species diversity: a critique and alternative parameters // Ecology. 1971. Vol. 52. P. 577 – 586.
- Hurlbert S.H. The measurement of niche overlap and some derivatives // Ecology. 1978. Vol. 59. P. 67 – 77.
- Parasite communities: patterns and processes / Eds. G.W. Esch, A.O. Bush, J.M. Aho. L.; N.Y.: Chapman and Hall, 1990. 130 p.

УДК 599.323.43:595.13

**ДИНАМИКА СООБЩЕСТВА ГЕЛЬМИНТОВ  
РЫЖЕЙ ПОЛЕВКИ (*CLETHRIONOMYS GLAREOLUS*)  
В ПОСЛЕДУЮЩИЕ ДРУГ ЗА ДРУГОМ ГОДЫ**

**Н.Ю. Кириллова**

*Институт экологии Волжского бассейна РАН  
Россия, 445003, Тольятти, Комзина, 10  
E-mail: parasitolog@yandex.ru*

Поступила в редакцию 16.12.08 г.

**Динамика сообщества гельминтов рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*) в последующие друг за другом годы.** – Кириллова Н.Ю. – Проведен анализ структуры сообщества гельминтов рыжей полевки Жигулевского государственного заповедника в 2000 – 2003 гг. Сообщество гельминтов грызуна насчитывает 19 видов паразитов. Из них 10 обнаруживаются на протяжении всех четырех лет исследований и образуют основу гельминтофауны животного. Изменения в сообществе гельминтов рыжей полевки касаются редких и единичных паразитов. Доминантные и обычные виды гельминтов встречаются у рыжей полевки из года в год как результат реализации основных трофических связей животных.

*Ключевые слова:* гельминты, сообщество, рыжая полевка, Жигулевский заповедник.

**Dynamics of the helminth community of bank vole (*Clethrionomys glareolus*) in subsequent years.** – Kirillova N.Yu. – The structure of the helminth community of bank vole from Zhiguli State Nature Reserve in 2000 – 2003 is analyzed. The helminth community of the rodent totals 19 parasite species. Of them 10 ones have been observed during all the four survey years and form the core of the helminth community of the animal. Changes in the helminth community of bank vole concern rare and sole parasite species. Dominant and subdominant helminth species have been observed in the animal year after year as a result of realization of basic trophic contacts of the rodents.

*Key words:* helminth, community, bank vole, Zhiguli State Nature Reserve.

**ВВЕДЕНИЕ**

Важность изучения состава паразитов животных из года в год показал В.А. Догель (1962), который отмечал, что в различные годы, отличающиеся по климатическим условиям, зараженность отдельными видами паразитов может меняться в очень широких пределах. Изучение закономерностей формирования пространственно-временной структуры сообществ гельминтов животных и факторов, определяющих ее изменение, является одним из важных направлений популяционной паразитологии (Евланов, 1998).

Отечественные ученые уделяли большое внимание исследованию изменений состава паразитов животных в последующие друг за другом годы. Изучение этого вопроса отражено в работах ряда авторов по рыбам (Шульман, Рыбак, 1961; Шульман, Гроздилова, 1969; Османов, 1975; Аникиева, Малахова, 1985; Бочарова и др., 1988), рептилиям (Юрахно и др., 1986; Борисова, Фадеева, 1990; Кириллов, Евланов, 1999), амфибиям (Марков, Рогоза, 1955; Куранова, 1988; Чихляев, 2004), птицам (Марков, 1940; Олигер, 1940; Зехнов, 1949; Гинецинская, 1952). На грызу-

нах подобные работы проводились В.В. Васильевым (1949), А.В. Добровольским (1952), Н.Н. Семеновй (1965), Д.Д. Завалеевой (1977), Л.С. Шалдыбиным с соавторами (1985), А.И. Чечулиным и В.В. Пановым (1989), С.В. Бугмыриным (2003). Результаты исследований показывают, что зараженность позвоночных животных гельминтами в разные годы не одинакова, а изменяется в широких пределах.

Изучение особенностей формирования сообществ гельминтов рыжей полевки в последующие друг за другом годы имеет важное прикладное значение. Именно в этом случае удастся получить объективные данные о численности популяций отдельных видов паразитов. Мониторинговые данные о состоянии популяций видов сообщества за длительный промежуток времени позволяют дать оценку изменениям на разных уровнях биоценоза.

### **МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ**

Изучение особенностей формирования сообщества гельминтов рыжей полевки в последующие друг за другом годы проводилось в Жигулевском государственном заповеднике (ЖГЗ) в течение полевых сезонов (апрель – октябрь) 2000 – 2003 гг.

Методом полного гельминтологического вскрытия исследовано 384 особи рыжей полевки разного возраста и пола. Отлов животных проводился методом ловчих канавок в сочетании с конусами, давилками «Геро», живоловками. Фиксацию и обработку паразитологического материала выполняли по стандартным методикам (Ивашкин и др., 1971; Аниканова и др., 2007). Для характеристики инвазии полевок гельминтами использовались следующие показатели: экстенсивность заражения (ЭИ, %) и индекс обилия гельминтов (ИО, экз.). Доминирование отдельных видов паразитов определяли с помощью индекса доминирования Ковнацкого (Баканов, 1987). Группы доминирования гельминтов: 100 – 10 – доминанты; 10 – 1 – субдоминанты; 1 – 0.001 – адоминанты. Влияние плотности популяции хозяина на его зараженность гельминтами оценивали с помощью корреляционного анализа (Рокицкий, 1968).

Оценка достоверности различий зараженности рыжей полевки в последующие друг за другом годы проведена с использованием критерия Стьюдента.

В анализе изменений сообщества гельминтов грызуна в последующие друг за другом годы использовались данные метеорологического поста ЖГЗ за 2000 – 2003 гг.

### **РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ**

Сообщество гельминтов рыжей полевки включает 19 видов паразитов. Из года в год состав сообщества паразитов грызуна изменяется незначительно и колеблется от 12 до 15 видов гельминтов. Из общего числа видов 10 встречаются на протяжении всех четырех лет исследований и образуют ядро гельминтофауны полевки ЖГЗ (табл. 1). Этот факт свидетельствует о значительном постоянстве структуры сообщества гельминтов животного в последующие друг за другом годы.

В сообществе гельминтов полевки каждого года количество доминантных и субдоминантных видов паразитов колеблется от 3 до 6. При этом состав этих ви-

## ДИНАМИКА СООБЩЕСТВА ГЕЛЬМИНТОВ

дов и степень их доминирования для каждого года изменяются (рис. 1). Следует отметить, что доминанты *H. mixtum*, *H. polygyrus* и субдоминант *P. omphalodes* в сообществе гельминтов полевки встречаются во все годы исследования.

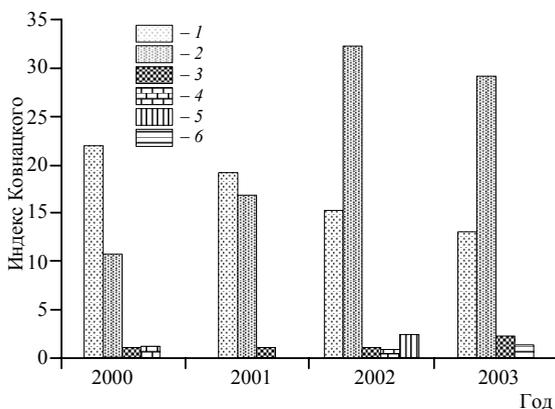
**Таблица 1**

Изменение состава гельминтов рыжей полевки  
в последующие друг за другом 2000 – 2003 годы

Паразит	2000 (n = 75)		2001 (n = 120)		2002 (n = 84)		2003 (n = 105)	
	ЭИ	ИО	ЭИ	ИО	ЭИ	ИО	ЭИ	ИО
<i>Plagiorchis elegans</i> (Rudolphi, 1802)	–	–	0.7	0.01	–	–	1.3	0.01
<i>Corrigia vitta</i> (Dujardin, 1845)	–	–	–	–	–	–	2.7	1.4
<i>Dicrocoelium lanceatum</i> Stiles et Hassall, 1896	–	–	0.7	0.1	–	–	–	–
<i>Aprostatandrya macrocephala</i> (Douthitt, 1915)	–	–	1.3	0.01	–	–	–	–
<i>Aprostatandrya caucasica</i> Kirshenblatt, 1938	4.0	0.1	7.9	0.1	6.7	0.1	–	–
<i>Paranoplocephala omphalodes</i> (Hermann, 1783)	14.7	0.4	15.2	0.3	21.3	0.5	26.7	*1.5
<i>Catenotaenia cricetorum</i> Kirshenblatt, 1949	2.7	0.04	2.6	0.05	1.3	0.1	4.0	0.1
<i>Hymenolepis diminuta</i> Rudolphi, 1819	4.0	0.05	2.6	0.05	5.3	0.1	***26.7	**0.7
<i>Rodentolepis straminea</i> (Goeze, 1782)	–	–	–	–	–	–	2.7	0.03
<i>Tetratirotaenia polyacantha</i> (Leuckart, 1856), larvae	–	–	–	–	2.7	0.04	2.7	0.04
<i>Heligmosomum mixtum</i> (Schulz, 1952)	50.7	4.3	58.3	*2.6	***78.7	*3.4	77.3	3.2
<i>Heligmosomoides polygyrus</i> (Dujardin, 1845)	32.0	3.3	39.1	3.4	***62.7	*9.0	*74.7	7.5
<i>Trichocephalus muris</i> Schrank, 1788	6.7	0.1	7.3	0.1	5.3	0.1	12.0	0.13
<i>Syphacia montana</i> Yamaguti, 1943	9.3	1.0	3.9	0.3	*10.7	1.4	*4.0	2.6
<i>Hepaticola hepatica</i> (Bancroft, 1893)	1.3	0.02	–	–	–	–	–	–
<i>Eucoleus bacillatus</i> (Eberth, 1863)	2.7	0.2	0.7	0.6	–	–	4.0	0.2
<i>Capillaria annulosa</i> (Dujardin, 1845)	5.3	0.2	4.6	0.1	**16.0	**2.4	*6.7	**0.2
<i>Mastophorus muris</i> (Gmelin, 1790)	2.7	0.04	1.3	0.02	2.7	0.1	*16.0	*0.6
<i>Moniliformis moniliformis</i> Bremser, 1811	5.3	0.1	6.6	0.2	8.0	0.4	5.3	0.2
Всего видов	13		15		12		15	

*Примечание.* ЭИ – экстенсивность инвазии, %; ИО – индекс обилия гельминтов, экз.; \* – достоверные различия при  $p < 0.05$ , \*\* – при  $p < 0.01$ , \*\*\* – при  $p < 0.001$ .

Несмотря на относительное постоянство состава гельминтов, в зараженности полевки отдельными видами паразитов в разные годы наблюдаются существенные изменения. В зависимости от частоты встречаемости гельминтов и инвазии ими животного можно разделить всех паразитов на две группы: 1) гельминты, встречающиеся в отдельные годы или ежегодно, с низкими показателями заражения (ЭИ < 20%); 2) гельминты, присутствующие ежегодно, и зараженность ими превышает 20%.



**Рис. 1.** Состав доминантных и субдоминантных видов сообщества гельминтов рыжей полевки в 2000 – 2003 гг.

Первая группа паразитов включает в себя большинство видов гельминтов (15): трематоды *P. elegans*, *C. vitta*, *D. lanceatum*, цестоды *A. macrocephala*, *A. caucasica*, *C. cricetorum*, *R. straminea*, *T. polyacantha*, larvae, нематоды *T. muris*, *S. montana*, *H. hepatica*, *C. annulosa*, *E. baccillatus*, *M. muris*, скребень *M. moniliformis* (см. табл. 1). Преобладающая часть гельминтов первой группы является паразитами со сложным циклом развития. Рыжая полевка – наземный зеленояд. Поедая травянистую растительность, полевка случайно заглатывает промежуточных хозяев паразитов – почвенных клещей (*A. macrocephala*, *A. caucasica*, *C. cricetorum*) и муравьев (*D. lanceatum*) (Определитель..., 1978). В засушливые года происходит высыхание растительности, и грызун больше поедает семена, плоды, ягоды, что приводит к снижению зараженности рыжей полевки данными паразитами или даже к их выпадению из сообщества гельминтов в отдельные годы. Так, *A. macrocephala* и *D. lanceatum* встречаются только в 2001 г.; *A. caucasica* отсутствует в 2003 г.; *C. cricetorum* встречается ежегодно, но показатели инвазии рыжей полевки этим гельминтом низки (см. табл. 1).

При недостатке травянистого корма грызун может поедать моллюсков и мокриц, что приводит к заражению трематодами *P. elegans* и *C. vitta* (Определитель..., 1978). Трематоды относятся к единичным паразитам рыжей полевки. *P. elegans* встречается только в 2001, 2003 гг.; *C. vitta* – в 2003 г. (см. табл. 1).

У полевки цестода *R. straminea* регистрируется редко. Основными хозяевами гельминта являются мыши. Инвазия происходит при случайном заглатывании яиц вместе с пищей (Определитель..., 1978). Этот паразит был зафиксирован у рыжей полевки только в 2003 г. (см. табл. 1).

Личинка цестоды *T. polyacantha* у полевки встречается в 2002, 2003 гг. Показатели инвазии животного этим паразитом низки, что, вероятно, связано с низкой плотностью популяций окончательных хозяев (хищники семейства Собачьи) в данном районе исследований (см. табл. 1).

Нематода *M. muris* встречается во все годы исследований. Отмечены единичные находки нематоды у грызуна в 2000 – 2002 гг. В 2003 г. произошло значительное повышение показателей инвазии животного этим паразитом. Различия в зараженности полевки *M. muris* статистически достоверны (см. табл. 1). Рост инвазии можно объяснить тем, что летом в 2003 г. сложились благоприятные условия для развития промежуточных хозяев нематоды – жуков-навозников и многоножек (относительно большое количество осадков – 65 мм при сравнительно невысоких для лета температурах – среднемесячная  $t$  воздуха  $+16^{\circ}\text{C}$ ). Высокая плотность этих беспозвоночных в биоценозе отразилась на их доле в спектре питания рыжей полевки и, следовательно, на инвазии грызуна бионематодой.

В инвазии рыжей полевки скребнем *M. moniliformis* в разные годы значительные изменения не отмечены. Показатели заражения грызуна скребнем невысоки и варьируют в небольших пределах (см. табл. 1). Различия в зараженности статистически недостоверны. Инвазия грызуна паразитом указывает на стабильное употребление в пищу рыжей полевкой жуков-чернотелок (промежуточных хозяев гельминта) (Определитель..., 1979), но доля этих жесткокрылых в рационе животного крайне мала.

Развитие геонематод *T. muris*, *S. montana*, *H. hepatica*, *C. annulosa*, *E. baccillatus* тесно связано с наземной средой (Определитель..., 1979). Инвазия ими грызуна происходит в результате перорального проникновения яиц гельминтов из окружающей среды. Зараженность животного геонематодами в разные годы характеризуется существенными изменениями показателей заражения. Это, в первую очередь, связано со значительно большей зависимостью геогельминтов от абиотических факторов по сравнению с паразитами со сложным циклом развития и, в меньшей степени, с вероятностью встречи животного-хозяина с инвазионным началом, так как с изменением абиотических факторов в биоценозе происходят изменения в экологии самого животного. В частности, наблюдается снижение экстенсивности заражения грызуна *S. montana*, *C. annulosa*, *E. baccillatus* в 2001 г., повышение зараженности в 2002 г. и очередной спад инвазии в 2003 г. В отношении *T. muris* зафиксирована иная динамика – в 2003 г. показатели заражения полевки нематодой значительно возрастают. В большинстве случаев отмечаемые годовые различия в инвазии статистически достоверны (см. табл. 1). Спад зараженности полевки в 2001 г. обусловлен засушливым летом (среднемесячное количество осадков – 36 мм), поскольку в сухие годы яйца нематод быстро высыхают и гибнут в окружающей среде. В 2003 г. холодная погода в летние месяцы (среднемесячная  $t$  воздуха  $+16^{\circ}\text{C}$ ) задержала развитие свободноживущих стадий нематод. В 2002 г. создаются благоприятные условия для развития яиц гельминтов (большое количество осадков – 54 мм; относительно невысокая среднемесячная  $t$  воздуха  $+18^{\circ}\text{C}$ ) и, следовательно, для инвазии грызуна геогельминтами.

Вторая группа паразитов представлена 4 видами гельминтов: *P. omphalodes*, *H. diminuta*, *H. mixtum*, *H. polygyrus*. Паразиты встречаются в сообществе гельминтов рыжей полевки на протяжении всех четырех лет исследований (см. табл. 1). Показатели заражения грызуна этими гельминтами меняются из года в год, что связано с разными климатическими условиями каждого года. Зараженность полевки *P. omphalodes* из года в год изменяется незначительно. Инвазия грызуна цестодой характеризуется стабильным ростом показателей заражения в последующие друг за другом годы. Различия статистически достоверны лишь для 2002 – 2003 гг. по показателю индекса обилия гельминтов.

Инвазия полевки *H. diminuta* характеризуется низкими показателями инвазии в 2000 – 2002 гг. Только в 2003 г. отмечен статистически достоверный рост показателей заражения животного этим гельминтом (см. табл. 1).

Динамика заражения рыжей полевки геонематодами *H. mixtum*, *H. polygyrus* характеризуется ростом показателей инвазии на протяжении 2000 – 2003 гг. Отмечаемые годовые различия в инвазии, как правило, статистически достоверны (см. табл. 1). В отличие от геонематод первой группы, заражение хозяина *H. mixtum*, *H. polygyrus* происходит личинками паразитов, которые локализуются на листьях травянистых растений, что повышает выживаемость гельминтов в засушливые периоды года. Кроме того, высокая численность паразитов в популяции хозяина обуславливает накопление инвазионного начала в окружающей среде, что повышает вероятность его инвазии этими геонематодами.

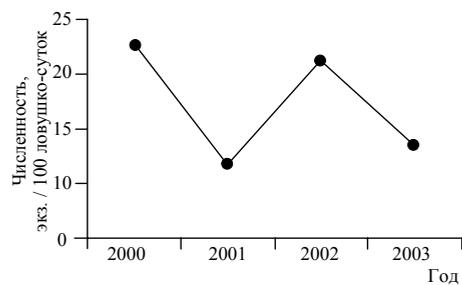
Классификация экологических факторов, предложенная А.С. Мончадским (1962), позволяет наиболее точно анализировать двойственность среды обитания паразитов: 1) первично-периодические факторы, действующие непосредственно на

паразита, определяют возможность существования его и хозяина; 2) вторично-периодические факторы, связанные с изменениями в биологии и экологии хозяина под воздействием изменяющихся первично-периодических факторов.

На заражение полевки паразитами первой группы оказало влияние расхождение биологических особенностей развития самих паразитов с экологией их окончательного хозяина, т. е. разнонаправленность действия первично- и вторично-периодических факторов. Значительное расхождение между действием этих факторов привело к тому, что паразиты первой группы встречаются у микромаммалий не каждый год и с невысокими показателями инвазии.

Постоянство встречаемости паразитов второй группы у рыжей полевки свидетельствует о совместной направленности действия первично- и вторично-периодических факторов, что создает благоприятные условия для инвазии ими хозяина в разные годы. Большая или меньшая зараженность микромаммалий этими гельминтами в отдельные годы говорит об отклонениях параметров среды каждого года от среднестатистических показателей.

Анализ сообщества гельминтов рыжей полевки в годы подъема и спада численности грызуна показал, что плотность популяции рыжей полевки не оказывает существенного влияния на состав сообщества паразитов. Так, в годы увеличения плотности популяции грызуна (2000, 2002 гг.) отмечается обеднение видового состава гельминтов (13 и 12 видов соответственно), а в годы депрессии численности животного (2001, 2003 гг.) видовой состав паразитов несколько расширяется (по 15 видов) (рис. 2).



**Рис. 2.** Динамика численности рыжей полевки в Жигулевском государственном заповеднике

Анализируя значения индекса обилия гельминтов всех групп паразитов каждого года, можно отметить, что общая паразитарная нагрузка в период роста популяции рыжей полевки уменьшается (2000 г. — 9.3 экз.; 2002 г. — 17.5 экз.), а в годы снижения плотности популяции грызуна происходит относительное увеличение общего индекса обилия гельминтов (2001 г. — 10.7 экз.; 2003 г. — 19.9 экз.). Очевидно, это связано с возрастной структурой популяции животного. В годы увеличения численности в популяции грызуна преобладают молодые особи, которые в меньшей степени инвазированы паразитами, а в период спада численности основу популяции составляют взрослые животные, широкий спектр питания и большая активность которых определяют расширение видового состава гельминтов. Кроме того, с возрастом животного происходит процесс аккумуляции паразитов в организме грызуна от более ранних инвазий. При низкой плотности популяции полевки может происходить многократное заражение животного паразитами одного и того же вида.

Показатели заражения животного отдельными видами гельминтов в годы подъема и спада численности полевки изменяются в широких пределах. Зараженность такими видами паразитов, как *P. omphalodes*, *H. mixtum*, *H. polygyrus* за пе-

риод 2000 – 2003 гг. независимо от плотности популяции грызуна, увеличивается (см. табл. 1, рис. 1). У рыжей полевки отмечены гельминты, показатели инвазии которыми в годы с низкой плотностью населения грызуна увеличиваются, например *T. muris* (см. табл. 1). Только в случае с *S. montana* наблюдается как достоверное увеличение показателей инвазии в годы подъема численности хозяина, так и снижение показателей заражения в годы низкой плотности населения полевки.

Для десяти видов паразитов, образующих ядро сообщества гельминтов рыжей полевки, проведен корреляционный анализ зависимости численности паразитов от плотности популяции хозяина (табл. 2). Только у трех видов нематод отмечается средняя или сильная связь между сопряженными признаками. Так, по показателю ЭИ у *T. muris*  $r > 0.5$  (средняя степень сопряженности); у *S. montana* по показателю ЭИ  $r > 0.7$  (сильная связь); у *H. mixtum* по показателю ИО  $r > 0.7$  (сильная связь). Для остальных 7-ми видов паразитов коэффициент корреляции по модулю меньше 0.5 (см. табл. 2). Имеет место слабая связь между сопряженными признаками.

Положительные значения коэффициента корреляции, отмеченные по показателям ЭИ и ИО, – у нематоды *C. annulosa* и скребня *M. moniliformis*; только по ЭИ – у нематоды *S. montana*; только по ИО – у *H. mixtum* и *H. polygyrus*, свидетельствуют о положительной связи между признаками, когда рост численности хозяина сопровождается увеличением показателей заражения этими паразитами. Для остальных видов гельминтов корреляция отрицательная, что говорит об отсутствии зависимости зараженности хозяина паразитами от его плотности населения.

Следует отметить, что только у геонематод отмечена сильная связь показателей заражения с плотностью популяции хозяина. У *H. mixtum* – по показателю ИО; у *S. montana* – по показателю ЭИ. Значения коэффициента корреляции для всех 10-ти видов гельминтов недостоверны. Четырехлетний период исследования ( $df = 2$ ,  $r = 0.950$  при  $p \leq 0.05$ ) не позволяет констатировать значимую корреляцию для паразитов рыжей полевки.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, качественный состав сообщества гельминтов рыжей полевки в период 2000 – 2003 гг. остается относительно одинаковым и колеблется незначительно. Изменения касаются, главным образом, редких и единичных паразитов (адоминанты). Доминантные и субдоминантные виды гельминтов встречаются у рыжей полевки из года в год в результате реализации основных трофических связей животного.

**Таблица 2**  
Коэффициент корреляции между численностью рыжей полевки и её зараженностью гельминтами

Вид	Экстенсивность инвазии	Индекс обилия гельминтов
<i>Paranoplocephala omphalodes</i>	-0.29	-0.38
<i>Catenotaenia cricetorum</i>	-0.53	-0.42
<i>Hymenolepis diminuta</i>	-0.41	-0.47
<i>Heligmosomum mixtum</i>	-0.21	0.89
<i>Heligmosomoides polygyrus</i>	-0.30	0.10
<i>Trichocephalus muris</i>	-0.61	-0.21
<i>Syphacia montana</i>	0.94	-0.10
<i>Capillaria annulosa</i>	0.41	0.45
<i>Mastophorus muris</i>	-0.40	-0.41
<i>Moniliformis moniliformis</i>	0.12	0.16

В зараженности рыжей полевки паразитами в последующие друг за другом годы наибольшие изменения наблюдаются в отношении геогельминтов, что связано с питанием грызуна растительной пищей. Геогельминты в значительной мере подвержены действию абиотических факторов среды. Различия в инвазии грызуна ими в большинстве случаев статистически достоверны.

Несмотря на наличие определенной связи между численностью рыжей полевки и её зараженностью паразитами, плотность популяции хозяина не является единственным фактором, влияющим на динамику сообщества гельминтов грызуна в разные годы. На зараженность животных паразитами влияет целый ряд факторов – как биотических (обильность кормовых ресурсов, многолетний ход численности хозяина, биологические особенности гельминтов, численность промежуточных и резервуарных хозяев и др.), так и абиотических (высота снежного покрова,  $t$  воздуха, влажность среды и т.д.), которые действуют в совокупности.

Относительное постоянство сообщества гельминтов рыжей полевки в последующие друг за другом годы может служить индикатором состояния окружающей среды: изменения качественного состава гельминтов или количественных показателей заражения микромаммалий паразитами будет говорить об изменении экологической ситуации.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Аниканова В.С., Бугмырин С.В., Иешко Е.П.* Методы сбора и изучения гельминтов мелких млекопитающих / Карел. науч. центр РАН. Петрозаводск, 2007. 145 с.

*Аникиева Л.В., Малахова Р.П.* Межгодовые колебания численности паразитов ряпушки *Coregonus albula* // VIII Всесоюз. совещ. по паразитам и болезням рыб: Тез. докл. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1985. Вып. 9. С. 8 – 9.

*Баканов А.И.* Количественная оценка доминирования в экологических сообществах. Борок, 1987. 64 с. Деп. в ВИНТИ 08.12.1987, № 8593 – В87.

*Борисова В.И., Фадеева Г.А.* Эколого-паразитологические исследования прыткой ящерицы в различных экосистемах // Наземные и водные экосистемы. 1990. Вып. 13. С.34 – 41.

*Бочарова Т.А., Головки Г.И., Гундризер А.Н.* Изменение паразитофауны рыб озера Малые Чаны за длительный период времени // Вопросы экологии беспозвоночных. Томск: Изд-во Томск. гос. ун-та, 1988. С. 102 – 113.

*Бугмырин С.В.* Эколого-фаунистический анализ паразитов мышевидных грызунов южной Карелии: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск, 2003. 18 с.

*Васильев В.В.* Паразитофауна грызунов и насекомых из окрестностей Ленинграда // Учен. зап. Ленингр. гос. ун-та. Сер. биол. 1949. Т. 101, вып. 19. С. 73 – 81.

*Гинецинская Т.А.* Паразиты пастушковых птиц и поганок Астраханского заповедника // Тр. Ленингр. о-ва естествоиспыт. 1952. Т. LXXI, вып. 4. С. 53 – 72.

*Добровольский А.В.* Паразитарные заболевания у ондатры // Зоол. журн. 1952. Т. 31, вып. 4. С. 640 – 642.

*Догель В.А.* Общая паразитология. Л.: Изд-во ЛГУ, 1962. 464 с.

*Евланов И.А.* Пространственно-временная структура популяций гельминтов: итоги и перспективы исследований // Теоретические и прикладные проблемы гельминтологии: Материалы Всерос. симп. / Ин-т паразитологии РАН. М., 1998. С. 157 – 164.

*Завалева Д.Д.* Зависимость гельминтофауны мышевидных грызунов Крыма от экологических факторов. // Науч. докл. высшей школы. Биол. науки. 1977. № 4. С. 50 – 53.

*Зехнов М.И.* Динамика паразитофауны галки // Учен. зап. Вологод. пед. ин-та. Сер. биол. 1949. № 5. С. 29 – 116.

## ДИНАМИКА СООБЩЕСТВА ГЕЛЬМИНТОВ

*Ивашкин В.М., Контримавичус В.Н., Назарова Н.С.* Методы сбора и изучения гельминтов наземных млекопитающих. М.: Наука, 1971. 123 с.

*Кириллов А.А., Евланов И.А.* Особенности функционирования сообщества гельминтов ужа обыкновенного *Natrix natrix* в последующие друг за другом годы // Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии / Ин-т экологии Волжского бассейна РАН. Тольятти, 1999. Вып. 3. С. 71 – 73.

*Куранова В.Н.* Гельминтофауна бесхвостых амфибий поймы Средней Оби, ее половозрастная и сезонная динамика // Вопросы экологии беспозвоночных. Томск: Изд-во Томск. ун-та, 1988. С. 134 – 154.

*Марков Г.С.* Сезонные и годовичные изменения паразитофауны скворца в связи с изменениями метеорологических факторов // Зоол. журн. 1940. Т. 19, № 5. С. 39 – 47.

*Марков Г.С., Рогоза М.Л.* Годовые различия паразитофауны травяной лягушки (*Rana temporaria*) // Зоол. журн. 1955. Т. 34, вып. 6. С. 1203 – 1209.

*Мончадский А.С.* Экологические факторы и принципы их классификации // Журн. общей биологии. 1962. Т. 23, № 5. С. 370 – 380.

*Олигер И.М.* Паразитофауна рябчика на севере Горьковской области // Учен. зап. Ленингр. гос. ун-та. Сер. биол. 1940. Вып. 13, № 59. С. 65 – 73.

Определитель гельминтов грызунов фауны СССР. Цестоды и трематоды. М.: Наука, 1978. 232 с.

Определитель гельминтов грызунов фауны СССР. Нематоды и акантоцефалы. М.: Наука, 1979. 270 с.

*Османов С.О.* Многолетние изменения паразитофауны рыб Аральского моря // Паразитология. 1975. Т. 9, вып. 6. С. 476 – 483.

*Рокицкий П.Ф.* Основы вариационной статистики для биологов. Минск: Изд-во Белорус. гос. ун-та, 1968. 222 с.

*Семёнова Н.Н.* Влияние погодных условий на гельминтофауну мышевидных грызунов // Материалы науч. конф. Волгоград: Изд-во Волгоград. гос. пед. ин-та, 1965. С. 165 – 167.

*Чечулин А.И., Панов В.В.* Динамика гельминтологических комплексов грызунов в Северной Барабе // Экология гельминтов позвоночных Сибири. Новосибирск: Наука. Сиб. отделение, 1989. С. 124 – 145.

*Чихляев И.В.* Гельминты земноводных (Amphibia) Среднего Поволжья (фауна, экология): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2004. 19 с.

*Шалдыбин Л.С., Аникин В.И., Будник Р.Д.* Результаты двухлетнего изучения гельминтофауны мышей трех стационаров Горьковской области // Гельминты и их промежуточные хозяева: Межвуз. сб. Горький: Изд-во Горьков. гос. пед. ин-та, 1985. С. 42 – 56.

*Шульман С.С., Гроздилова Т.А.* Изменение паразитофауны некоторых рыб оз. Селигер в следующие друг за другом годы // Эколого-паразитологические исследования на озере Селигер. Л.: Изд-во ЛГУ, 1969. С. 167 – 200.

*Шульман С.С., Рыбак В.Ф.* Изменение паразитофауны рыб Портозера и Кончозера за длительный период времени // Вопросы паразитологии Карелии: Тр. Карел. фил. АН СССР. Петрозаводск, 1961. № 30. С. 24 – 54.

*Юрахно М.В., Крутик И.В., Орештейн Л.В.* Об изменениях гельминтоценоза прыткой ящерицы в зависимости от стадий и в разные годы // Природоохранные исследования экосистем горного Крыма. Симферополь: Изд-во Симфероп. гос. ун-та, 1986. С. 134 – 136.

УДК 599+591.52

**ИНФОРМАЦИОННОЕ ПОЛЕ ЛЕСНОЙ КУНИЦЫ –  
MARTES MARTES (LINNAEUS, 1758) В СНЕЖНЫЙ ПЕРИОД ГОДА  
В УСЛОВИЯХ СТЕПНЫХ ЛЕСОВ УКРАИНЫ**

**А.В. Михеев**

*НИИ биологии Днепрпетровского национального университета им. О. Гончара  
Украина, 49010, Днепрпетровск, просп. Гагарина, 72  
E-mail: zestforest@ua.fm*

Поступила в редакцию 08.12.08 г.

**Информационное поле лесной куницы – *Martes martes* (Linnaeus, 1758) в снежный период года в условиях степных лесов Украины.** – Михеев А.В. – На основе материалов полевых исследований представлена характеристика следовой активности лесной куницы в степных лесах юго-восточной Украины в условиях снежного покрова. Интенсивность сигнальной нагрузки информационного поля (ИП) данного вида составляет в среднем  $29.05 \pm 16.83$  сигн./км маршрута. Увеличение количества следов практически линейно зависит от возраста снега (коэффициент Пирсона  $r = 0.87$ ). Биогеоэкологическую основу ИП (79.05% от общего количества выявленных сигналов) составляют характерные для района исследований лесные биогеоценозы (насаждения лещины, дубравы, судубравы, естественные сосновые боры). Динамика следовой активности куницы определяется физическими характеристиками снежного покрова и экологической спецификой отдельных стадий. Распределение следов жизнедеятельности зверька в условиях снежного покрова характеризуется как случайное, либо агрегированное в различной степени. С течением времени на снежном покрове происходит образование комплекса взаимосвязанных сигнальных элементов ИП. При этом среднее расстояние между следами в высокой отрицательной степени коррелирует с возрастом снега ( $r = -0.90$ ).

*Ключевые слова:* лесная куница, следовая активность, следы жизнедеятельности, лесные биогеоценозы, поведенческая экология.

**Pine Marten *Martes martes* (Linnaeus, 1758) information field in the snow period in the steppe forests of Ukraine.** – Mikheyev A.V. – The pine marten tracking activity in the steppe forests of the southeast Ukraine under snow cover conditions is characterized on the basis of materials of field surveys. The sign loading intensity of the information field (IF) of the species is  $29.05 \pm 16.83$  signs/route km on the average. The increase of the number of signs depends on the snow age almost linearly (Pearson's  $r = 0.87$ ). The IF biogeocenotic core (79.05% of all the revealed signs) is made by the typical (for the area under survey) forest biogeocenoses such as hazel plantings, oakeries, mixed oak and pine forests, native pine forests. The marten tracking activity dynamics is determined by the physical characteristics of the snow cover and the ecological specificity of separate biotopes. The sign distribution of a separate animal in the conditions of snow cover is characterized as casual or, rather, aggregated to a various degree. With time a complex of interrelated signal IF elements is formed on the snow cover. The average distance between signs correlates with snow age to a high negative degree ( $r = -0.90$ ).

*Key words:* pine marten, tracking activity, sign, forest biogeocenosis, behavioral ecology.

**ВВЕДЕНИЕ**

Формирование научной концепции изучения информационных аспектов поведенческой экологии животных тесно связано с именем известного зоолога Н.П. Наумова (1973), который впервые обосновал понятие «биологического сигналь-

## ИНФОРМАЦИОННОЕ ПОЛЕ ЛЕСНОЙ КУНИЦЫ

ного поля» как сложной совокупности изменений, вносимых деятельностью организмов в среду в границах населенной ими территории. Упорядоченная во времени и в пространстве система сигналов приобретает информационное значение и выступает не только регулятором поведения индивидов, но и становится специфическим и очень мощным экологическим фактором организации и управления процессами, происходящими в популяциях и сообществах животных (Никольский, 2003).

Однако приходится констатировать, что объем исследований в этом направлении до настоящего времени остается весьма незначительным. Результаты современного развития интересной и плодотворной (в том числе и в прикладном плане) концепции отображены, к сожалению, лишь в немногочисленных публикациях узкого круга специалистов (Владимирова, 2001; Никольский, 2003; Мозговой, 2005). На наш взгляд, сегодняшняя объективная нехватка практических результатов и попыток теоретического осмысления и развития основных положений концепции обусловлена временным отставанием количества от качества. Предложенная немногим более 30 лет назад, концепция биологического сигнального поля все еще находится в стадии развития, чему, несомненно, будут способствовать любые исследования на стыке этологии и экологии животных. Образно говоря, перед исследователями поведенческой экологии в этом направлении открывается широчайшее, поистине «непаханое поле».

Целью настоящей работы являлась характеристика особенностей формирования информационного поля лесной куницы *Martes martes* (Linnaeus, 1758) как аспекта ее поведенческой экологии в снежный период года в условиях экстремальных лесов степной зоны Украины.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Наш подход акцентирован на изучении *зоогенных информационных полей* (ЗИП) – информационно-коммуникативных систем (совокупностей следов жизнедеятельности), формируемых животными адекватно разнообразию соответствующих биогеоэкологических условий (Михеев, 2003). Таким образом, исходный термин Н.П. Наумова, с одной стороны, конкретизирован нами путем замены «биологического» на «зоогенное», а с другой – расширен за счет перехода от «сигнального» к «информационному». Считаем, что первоначальный смысл – рассматривать *поле* как совокупность сигналов различной природы – совершенно ничего не утратил после такого терминологического видоизменения, поскольку, если «сигнал» еще не подразумевает «информацию», то «информация», по определению, содержит в себе указание на то, что именно сигнал является основной единицей передачи сообщений. В качестве «сигнала» выступает любое качественное изменение, вносимое животными в среду обитания.

Процесс сбора полевого материала базировался на ранее разработанных методических подходах (Михеев, 2003). Показатели информационного поля (ИП) изучаемого вида определяли в ходе учетов (с подсчетом количества пройденных шагов) на маршрутах общей протяженностью 175 км в снежные периоды (с учетом градиента возраста снежного покрова) 2002 – 2007 гг. на базе Присамарского био-

геоэкологического стационара Комплексной экспедиции ДНУ (Днепропетровская область, Украина). Фиксировали следующие параметры: тип биогеоценоза (БГЦ), структура местообитаний, характер и количество следов жизнедеятельности лесной куницы. Последний параметр определяли либо прямым подсчетом (остатки добычи, экскременты и проч.), либо как количество шагов, содержащих в себе данный сигнал (следовые дорожки).

Были изучены показатели следовой активности лесной куницы в различных типах лесных БГЦ: дубравы (Д); искусственные сосновые насаждения (ИС); березово-осиновые колки (К); орешники (О); осинники (ОС); участки соснового редколесья (РС); естественные сосновые боры (С); субори (СБ); судубравы (СД). Участки на стыке различных типов насаждений выделялись в качестве отдельных элементов общей биоэкологической структуры, например: осинник + сосновый бор (ОС+С).

Статистическая обработка данных включала, прежде всего, расчет показателя сигнальной нагрузки ИП – количества сигналов на единицу длины маршрута, сигн./км. Распределение следов жизнедеятельности в различных типах БГЦ оценивали с помощью показателя биотопической приуроченности  $F_{ij}$  (Песенко, 1982). Общие закономерности биоэкологического распределения следов в градиенте сроков снеготложения определяли с помощью анализа соответствий (Correspondence Analysis) в пакете прикладных программ Statistica 6.0 фирмы StatSoft, Inc. Особенности пространственного размещения отдельных сигналов оценивали с помощью индекса агрегированности Дажа (дисперсия, деленная на среднее арифметическое). Степень корреляции количественных значений выражали через коэффициент Пирсона ( $r$ ). Для оценки степени пространственной взаимосвязи между элементами ИП рассчитывали среднее расстояние между ними в метрах (по алгоритму «ближайшего соседа»).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

*Общая характеристика следовой активности.* Установлено, что в снежный период года в лесных БГЦ степной зоны Украины следы жизнедеятельности лесной куницы составляют 6.51% от совокупности сигнальных элементов биоэкологического ИП териофауны в целом. Интенсивность сигнальной нагрузки данного вида оценивается в  $29.05 \pm 16.83$  сигн./км маршрута. Данный показатель в значительной степени варьирует ( $Cv = 141.87$ ). Фактором, во многом определяющим неравномерный по количеству и размещению сигнальных элементов характер ИП изучаемого вида, является время, прошедшее после последнего выпадения снега (рис. 1). Проиллюстрировать широкий диапазон изменчивости количества следов можно на примере 7-суточного срока снеготложения, когда этот показатель, по нашим данным, составлял  $0.71 - 80.80$  сигн./км ( $Cv = 170.95$ ). Вместе с тем общий тренд нарастания количества следов по мере «старения» снежного покрова является практически линейным ( $r = 0.87$ ).

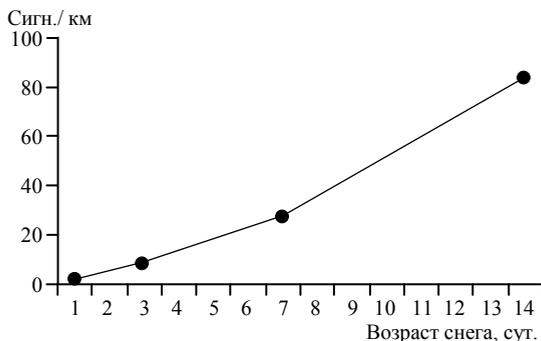
В первые часы после даже небольшого снегопада следы куницы на маршрутах практически не встречаются; зверек затаивается и не выходит на охоту. Известно, что при неблагоприятных условиях куницы способны передвигаться по ветвям

## ИНФОРМАЦИОННОЕ ПОЛЕ ЛЕСНОЙ КУНИЦЫ

деревьев, либо на некоторое время переходить к подснежному образу жизни, добывая мелких млекопитающих в пустотах под валежником и корнями деревьев (Бакеев, 1966; Граков, 1966; Абелинцев, 1973; Терновский, 1977; Fischer, 1991). По нашим наблюдениям, только к концу первых суток фиксируется возрастание подвижности с увеличением показателя сигнальной нагрузки до  $1.66 \pm 0.58$  сигн./км, что можно объяснить постепенной активизацией исследовательского и пищедобывательного поведения куниц в условиях формирования нового по своим свойствам субстрата.

Неравномерно распределяются элементы ИП куницы также и на фоне специфичных условий конкретных станций, что может быть объяснимо, в том числе, различной приуроченностью отдельных типов активности (Porter et al., 2005). Отмечено, например, что зверьки не избегают открытых пространств замерзших водоемов (в том числе и в дневные часы). Напротив, через 7 суток после выпадения снега на замерзшем русле р. Самара ИП куницы характеризовалось значением  $96.83 \pm 39.12$  сигн./км, что оказалось даже выше среднего показателя для двухнедельного периода снегоотложения в условиях лесных БГЦ. Благодаря небольшому весу, куница не испытывает значительных затруднений при передвижении по обледеневшей снежной поверхности (насту), хотя следовая активность зверька в этих условиях не отличается высокой интенсивностью (до  $3.33 \pm 1.14$  сигн./км).

*Биогеоэцотическая структура ИП.* В плане размещения элементов ИП лесной куницы в различных типах леса наибольшее их количество (32.17%) зафиксировано в насаждениях лещины, приуроченных к центральной пойме (табл. 1). Это связано, по-видимому, как с достаточными защитными свойствами указанных насаждений, так и с обеспеченностью кормом (ветки, кора, орехи осеннего урожая и проч.) различных мелких млекопитающих, составляющих в этот период основную добычу хищника.



**Рис. 1.** Динамика количества элементов информационного поля лесной куницы в зависимости от возраста снега

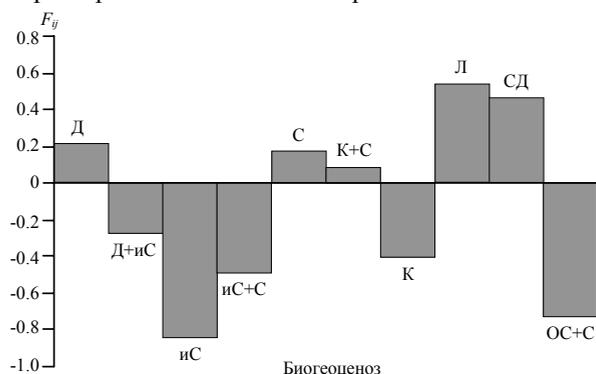
**Таблица 1**

Биогеоэцотическая структура информационного поля лесной куницы в снежный период года

Тип биогеоэценоза	Кол-во элементов ИП, %
Дубравы	12.97
Судубравы	22.63
Орешники	32.17
Естественные сосновые боры	11.28
Березово-осиновые колки	2.99
Искусственные сосновые насаждения	0.59
Дубравы + искусственные сосновые насаждения	3.83
Березово-осиновые колки + естественные сосновые боры	10.10
Искусственные сосновые насаждения + естественные сосновые боры	2.29
Осинники + естественные сосновые боры	1.15

Биогеоценологическую основу ИП данного вида (10.10 – 22.63%) составляют характерные для района исследований пойменные и аренные лесные БГЦ: дубравы, судубравы, естественные сосновые боры, а также переходные зоны от сосняков к колковым формациям. Интересно отметить, что в собственно колках следы куницы встречаются значительно реже (2.99%), а на стыке колков с искусственными насаждениями сосны (иС+К) не зарегистрированы вовсе. В крайне незначительном объеме следовая активность зверька проявляется в экотонных стадиях ОС+С, в искусственных сосновых насаждениях, а также в их пограничных участках – как с дубравами, так и с коренными сосновыми борами. Также отмечено, что куницы избегают разреженных сосняков.

Дополнительной количественной иллюстрацией отмеченных особенностей является показатель  $F_{ij}$ . Расчеты показывают, что в аспекте размещения на снежном покрове сигнальных элементов ИП куницы для указанных типов лесных БГЦ характерна в той или иной мере положительная степень относительной биотопической приуроченности (рис. 2).



**Рис. 2.** Степень биотопической приуроченности элементов информационного поля лесной куницы в различных типах лесных биогеоценозов в снежный период года

диапазон активно посещаемых куницей типов леса значительно сужается. Наиболее предпочитаемыми для ее следовой активности оказываются насаждения лещины ( $F_{ij} = 0.82$ ) и естественные сосновые боры на арене ( $F_{ij} = 0.14$ ).

Отмеченные явления объясняются тем обстоятельством, что предпочитаемые куницами типы пойменных и аренных БГЦ являются не только характерными, но и территориально доминирующими в комплексе лесных насаждений района исследований. В их пределах располагаются основные участки обитания зверьков. Таким образом, в период снегоотложения биогеоценологическая структура ИП куницы отражает соответствующую степень использования ресурсов, разнообразие которых формирует пространственную нишу отдельных особей и популяции в целом. При этом избегание куницей некоторых типов леса во многом определяется скудностью кормовой базы, слабыми защитными свойствами насаждений, отсутствием пригодных для создания убежищ стадий, а также наличием выраженного фактора беспокойства вблизи населенных пунктов (охота, рекреация, движение автотранспорта, лесохозяйственная деятельность).

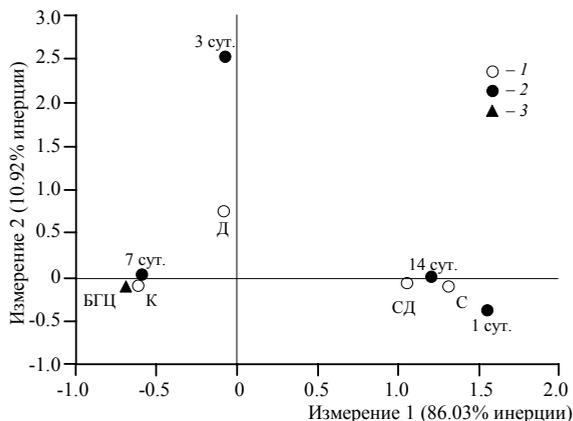
По нашим наблюдениям, выходы куниц на замерзшее русло реки приурочены к пойменным дубравам, а также стыкам дубрав с сосновыми насаждениями. На локальных участках в границах этих прибрежных БГЦ следовая активность зверька достигает значительных величин (79.40 – 486.79 сигн./км). В условиях наста сигнальная нагрузка проявляется незначительно, в пределах 1.95 – 11.5 сигн./км. При этом диа-

## ИНФОРМАЦИОННОЕ ПОЛЕ ЛЕСНОЙ КУНИЦЫ

Общая оценка биогеоценотического распределения сигнальных элементов ИП кунцы с учетом градиента сроков снегоотложения проведена с помощью анализа соответствий. Графическая интерпретация результатов приведена на рис. 3, их статистическое описание в соответствующей алгоритму терминологии содержится в табл. 2.

Статистическая оценка качества решения (см. табл. 2) позволяет получить информацию о качестве представления соответствующей точки-строки в координатной системе, определяемой выбранной размерностью. Следует подчеркнуть, что все выбранные варианты типов леса характеризуются высоким значением данного параметра (0.93 – 1.00). Относительная инерция представляет долю общей инерции, принадлежащую данной точке (градации фактора), и не зависит от выбранной размерности.

По степени наибольшего влияния на изучаемое явление рассмотренные типы леса можно расположить в следующей убывающей последовательности: судубравы, естественные сосновые боры на арене, насаждения лещины в пойме реки, дубравы (см. табл. 2).



**Рис. 3.** Графическая интерпретация результатов статистического анализа биогеоценотического распределения следов лесной кунцы в градиенте сроков снегоотложения: 1 – типы исследованных биогеоценозов, 2 – градации сроков снегоотложения, 3 – группа биогеоценозов (Д+иС, иС, иС+С, К+С, Л, ОС+С) с идентичными координатами в двухмерной статистической плоскости (см. табл. 2)

**Таблица 2**

Табличная интерпретация результатов статистического анализа биогеоценотического распределения следов лесной кунцы в градиенте сроков снегоотложения

Тип биогеоценоза	Координата измерения 1	Координата измерения 2	Оценка качества решения	Относительная инерция
Дубравы	-0.11	0.78	1.00	0.10
Дубравы + искусственные сосновые насаждения	-0.71	-0.13	1.00	0.02
Искусственные сосновые насаждения	-0.71	-0.13	1.00	0.00
Искусственные сосновые насаждения + естественные сосновые боры	-0.71	-0.13	1.00	0.01
Березово-осиновые колки	-0.62	-0.13	1.00	0.01
Березово-осиновые колки + естественные сосновые боры	-0.71	-0.13	1.00	0.06
Орешники	-0.71	-0.13	1.00	0.20
Осинники + естественные сосновые боры	-0.71	-0.13	1.00	0.01
Естественные сосновые боры	1.31	-0.11	0.93	0.25
Судубравы	1.06	-0.09	0.96	0.32

Результаты анализа соответствий также позволяют выявить биогеоценотические особенности формирования ИП лесной куницы в градиенте сроков снегоотложения (см. рис. 3). Можно отметить, что как на начальном (1 сут.) так и на самом позднем (14 сут.) периодах снегоотложения наиболее значимыми для распределения элементов ИП куницы являются типичные аренные БГЦ – судубравы и естественные сосновые боры. Это, в первую очередь, определяется расположением различного рода убежищ и связанных с ними центров активности, значение которых сохраняется как сразу после выпадения снега, так и в условиях сформированного, «старого» снежного покрова.

Спустя 3 сут. после образования снежного покрова следовая активность зверька приурочена в основном к дубравным БГЦ в пойме реки, что объясняется активизацией пищедобывательного поведения и соответствующим распределением основной добычи – мелких млекопитающих. Зависимость активности и подвижности хищника от обилия и характера размещения кормов показана, в частности, в ряде публикаций (Терновский, 1977; Волков, 1983; Воронин, 1986; Дидорчук, Приклонский, 1990).

Недельный период снегоотложения характеризуется пространственным смещением активности зверька в направлении таких типов леса, как искусственные сосновые насаждения, колки на арене, насаждения лещины, а также экотонные станции (Д+иС, иС+С, К+С, ОС+С); роль дубравных БГЦ при этом снижается. Данное наблюдение иллюстрирует увеличение интенсивности и протяженности перемещений зверьков, а также характер освоения ими стадий в пределах индивидуальных участков, субстрат которых был изменен при отложении снега, что вызвало частичное или полное выпадение из ИП ранее сформированных сигнальных комплексов.

Таким образом, на фоне различных сроков снегоотложения следовая активность куницы варьирует не только по интенсивности, но и по биогеоценотической приуроченности, что позволяет судить о характере адаптивной стратегии оптимизации экологической ниши в этот сложный период.

*Пространственная структура ИП.* Варьирование биогеоценотической структуры ИП куницы сопровождается характерными изменениями расположения отдельных его элементов в пространстве различных местообитаний. Распределение следов жизнедеятельности зверька в условиях снежного покрова характеризуется как случайное, либо агрегированное в различной степени (1.05 – 1.78). В таких достаточно специфических стациональных условиях, как замерзшая поверхность реки, размещение следов приближается к случайному (0.84), в условиях наста носит исключительно агрегированный характер (1.55). Наши наблюдения в целом согласуются с литературными данными: именно для кунных в снежный период наиболее характерно пульсирование пространственного размещения следов, в результате чего формируются отдельные их сгущения, разделенные значительными промежутками (Корытин, Соломин, 1983; Forsey, Baggs, 2001).

В ходе наших исследований проводилась оценка размещения сигнальных элементов ИП не только в пространстве в целом, но также относительно следов своего же вида. Разумеется, такое сопоставление в ходе различных наблюдений

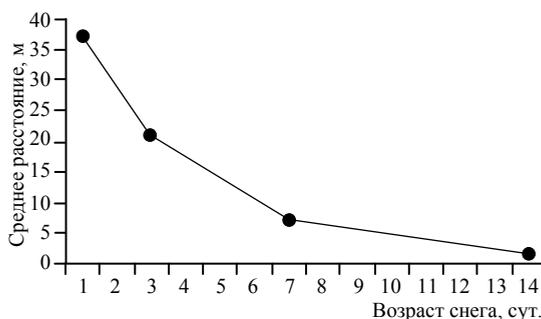
## ИНФОРМАЦИОННОЕ ПОЛЕ ЛЕСНОЙ КУНИЦЫ

проводилось как относительно следов других особей, так и в рамках совокупности следов одного и того же зверька. Тем не менее, выявляемая тенденция к пространственному совпадению следов жизнедеятельности позволяет судить о стратегии освоения местообитаний и поддержания территориальности на уровне отдельных особей и популяции в целом.

Установлено, что за период исследований среднее расстояние между следами куницы составляет  $16.55 \pm 7.86$  м, что подразумевает значительную плотность и насыщенность ИП сигнальными элементами. Не исключением в данном случае является и заснеженный речной лед, где данный показатель оценивается в  $4.40 \pm 2.20$  м. Напротив, в условиях, когда снег покрывается снежной коркой, на фоне резкого снижения интенсивности следовой активности куницы дистанция между отдельными следами ее жизнедеятельности резко возрастает – в среднем до  $180.64 \pm 49.70$  м.

В динамике показателя средней дистанции между отдельными следами прослеживается четкая зависимость от возраста снега (рис. 4).

С течением времени степень их пространственного совмещения неуклонно повышается, при этом возраст снега и среднее расстояние между следами в высокой отрицательной степени коррелируют между собой ( $r = -0.90$ ). Такой процесс постепенной концентрации отдельных сигнальных элементов ИП куницы находит объяснение в результатах полевых исследований ее территориального поведения. Указывается, что, несмотря на характерную для данного вида млекопитающих территориальность, зверьки в этот период года не стремятся защищать обитаемый участок (Граков, 1966) и даже на локальном участке суточной активности нередко можно встретить следы нескольких особей (Ефимов, 1983).



**Рис. 4.** Динамика степени пространственной взаимосвязи элементов информационного поля лесной куницы в зависимости от возраста снега

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В снежный период года в условиях степных лесов Украины следовая активность лесной куницы определяется сложным комплексом биогеоценотических факторов и значительно варьирует по своей интенсивности, которая в среднем оценивается достаточно высоким уровнем сигнальной нагрузки ИП ( $29.05 \pm 16.83$  сигн./км,  $Cv = 141.87$ ).

Приуроченность отдельных типов активности животных определяется, прежде всего, спецификой защитных и кормовых условий различных стадий. При этом отмечаются как посещения открытых биотопов (например, замерзших водоемов), так и передвижения в условиях наста (до  $3.33 \pm 1.14$  сигн./км), а также активность в дневные часы. В биогеоценотической структуре ИП лесной куницы доминируют

насаждения лещины, дубравы, судубравы, естественные сосновые боры (в целом 79.05% от общего количества выявленных сигналов), где в этот период года располагаются основные участки обитания зверьков и реализуется их пищедобывательная активность. Варьирование биогеоэкологической приуроченности элементов ИП в градиенте различных сроков снегоотложения носит адаптивный характер, отражающий стратегии оптимизации экологической ниши в этот сложный период. Пространственное распределение следов жизнедеятельности лесной куницы характеризуется как случайное, либо агрегированное в различной степени (1.05 – 1.78), что согласуется с результатами исследований экологии данного вида в других частях ареала. На фоне общего линейного тренда ( $r = 0.87$ ) нарастания количества следов животных по мере «старения» снежного покрова отмечается неуклонное сокращение средней дистанции между ними ( $r = -0.90$ ). Образование с течением времени комплекса взаимосвязанных сигнальных элементов ИП соответствует оптимизации территориального поведения и внутривидовых контактов лесной куницы в условиях коренного изменения субстратных характеристик лесных местообитаний.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абеленцев В.И.* Лесная куница. Украина и Молдавия // Соболев, куницы, харза. М.: Наука, 1973. С. 161 – 172.
- Бакеев Ю.Н.* К питанию лесной куницы на Среднем Урале // Учен. зап. Уральск. ун-та. 1966. № 47. С. 58 – 65.
- Владимирова Э.Д.* Описание информационно-коммуникативных процессов в экосистемах с использованием семиотической терминологии // Вестн. Самар. гос. ун-та. Естественнонауч. сер. 2001. № 2. С. 163 – 177.
- Волков В.А.* Адаптивные особенности лесной куницы, обеспечивающие сохранение средней плотности ее популяционных группировок // Популяционная изменчивость вида и проблемы охраны генофонда млекопитающих / Ин-т эволюционной морфологии и экологии животных им. А.Н. Северцова АН СССР. М., 1983. С. 217 – 218.
- Воронин А.А.* Экологические основы учета лесной куницы на юге Нечерноземья // Тез. докл. Всесоюз. совещания по проблеме кадастра и учета животного мира. М.: Росагропром-нопт, 1986. С. 114 – 115.
- Граков Н.Н.* Лесная куница на Европейском Севере СССР // Бюл. МОИП. Отд. Биол. 1966. Т. 71, вып. 3. С. 73 – 81.
- Дидорчук М.В., Приклонский С.Г.* Суточный ход куницы и факторы его определяющие // Тез. докл. V съезда Всесоюз. териол. о-ва АН СССР. М.: ВАСХНИЛ, 1990. Т. 2. С. 70 – 71.
- Ефимов В.А.* О территориальности и поведении лесных куниц // Поведение животных в сообществах: Материалы III Всесоюз. конф. по поведению животных. М.: Наука, 1983. Т. 2. С. 154.
- Корытин С.А., Соломин Н.Н.* Изучение активности зверей по следам // Механизмы поведения: Материалы III Всесоюз. конф. по поведению животных. М.: Наука, 1983. Т. 1. С. 227 – 229.
- Михеев А.В.* Систематизация следов жизнедеятельности как метод изучения информационно-коммуникативных связей в сообществах млекопитающих // Экология и ноосфера. 2003. Т. 13, № 1 – 2. С. 93 – 98.
- Мозговой Д.П.* Информационно-знаковые поля и поведение млекопитающих: теория и практика // Вестн. Самар. гос. ун-та. Естественнонауч. сер. 2005. № 2. С. 238 – 249.

## ИНФОРМАЦИОННОЕ ПОЛЕ ЛЕСНОЙ КУНИЦЫ

*Наумов Н.П.* Сигнальные (биологические) поля и их значение для животных // Журн. общ. биологии. 1973. Т. 34, № 6. С. 808 – 817.

*Никольский А.А.* Экологические аспекты концепции биологического сигнального поля млекопитающих // Зоол. журн. 2003. Т. 82, вып. 4. С. 443 – 449.

*Песенко Ю.А.* Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука, 1982. 287 с.

*Терновский Д.В.* Биология куницеобразных. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1977. 280 с.

*Fischer J.* Gelbkehlchen auf der spur Ausneun im verschneiten Winterwald // Wild und Hund. 1991. Vol. 94, № 4. P. 62 – 65.

*Forsey E.S., Baggs E.M.* Winter activity of mammals in riparian zones and adjacent forests prior to and following clear-cutting at Copper Lake, Newfoundland, Canada // Forest Ecology and Management. 2001. Vol. 145, № 3. P. 163 – 171.

*Porter A.D., Clair C.C. St., Vries A. de.* Fine-scale selection by marten during winter in a young deciduous forest // Canadian J. of Forest Research. 2005. Vol. 35, № 4. P. 901 – 909.

УДК 598.243.8(470.55/.58)

**О ПРОСТРАНСТВЕННОЙ СТРУКТУРЕ ПОЛИВИДОВЫХ КОЛОНИЙ,  
ОСНОВАННЫХ ЧАЙКОВЫМИ ПТИЦАМИ,  
НА ВОДОЕМАХ ЮЖНОГО ЗАУРАЛЬЯ**

**И.П. Чухарева<sup>1</sup>, С.П. Харитонов<sup>2</sup>**

<sup>1</sup> Южно-Уральский государственный университет  
Россия, 454080, Челябинск, просп. Ленина, 76  
E-mail: ornis12007@yandex.ru

<sup>2</sup> Центр кольцевания птиц России ИПЭЭ РАН  
Россия, 119071, Москва, Ленинский просп., 33  
E-mail: serpkh@gmail.com

Поступила в редакцию 04.12.08 г.

**О пространственной структуре поливидовых колоний, основанных чайковыми птицами, на водоемах Южного Зауралья.** – Чухарева И.П., Харитонов С.П. – Работу проводили в 2004 – 2008 гг. в колониях озерных чаек и чаек-хохотуний на ряде водоемов Челябинской области. Гнезда чайковых птиц и сопутствующих видов картировались при помощи GPS и рулетки. Получены данные с 12-ти смешанных колоний. Основным видом-сателлитом в колониях озерной чайки являлась черношейная поганка. Одна из таких колоний была расположена в биотопе, где птицы могли относительно свободно выбирать место для гнезда. В этих условиях при формировании колонии основную роль играют социальные отношения между птицами. Тогда среди и чаек и черношейных поганок наблюдается сегрегация: в центре колонии гнездятся более сильные особи, на краю – более слабые. Во второй такой колонии птицы не имели свободы выбора места для гнезда, поэтому расположение гнезд практически целиком определялось возможностями биотопа гнездования. Другие сателлитные виды обычно строят свои гнезда ближе к гнездам чаек, чем к гнездам своего вида. Степень близости гнезд также зависит от биотопов гнездования.

*Ключевые слова:* структура колоний, поливидовые колонии, чайковые.

**On the spatial structure of mixed colonies initiated by gulls on water bodies of the Southern Transurals.** – Chukhareva I.P. and Kharitonov S.P. – Surveys were conducted in the colonies of Black-headed and Yellow-legged Gulls on several water bodies of the Chelyabinsk region in 2004 – 2008. The nests of gulls and their satellite species were mapped by means of GPS and a tape-line. Data from 12 mixed colonies were obtained. Black-necked grebe is the main satellite species in the Black-headed gull colonies. One of such mixed colonies was located in such a habitat where the birds were relatively free in their nest site choice. Under these conditions the main colony-formation factor is the social relations between birds. As a result, segregation among gulls and grebes is observed: the center of the colony was occupied by stronger birds while the periphery was populated with weaker ones. In another mixed colony the breeding habitat allowed no free choice of nest sites. Therefore, the nest distribution was almost totally determined by the habitat structure at this place. Other satellite species usually built their nests closer to gull nests than to the nests of the same species. The inter-nest distance depends on the breeding habitat structure.

*Key words:* colony structure, multi-species colony, gull.

**ВВЕДЕНИЕ**

Существует целая категория поливидовых колоний, когда один вид находит у другого защиту от хищников. На Сиваше морские голубки (*Larus genei* Breme, 1840) и пестроносые крачки (*Sterna sandvicensis*, Latham, 1787) могут гнездиться только

## О ПРОСТРАНСТВЕННОЙ СТРУКТУРЕ ПОЛИВИДОВЫХ КОЛОНИЙ

под защитой гнездящихся речных крачек (*Sterna hirundo* Linnaeus, 1758), которые в состоянии изгнать чаек-хохотуней (*Larus cachinnans* Pallas, 1811) с острова, где гнездятся как сами речные крачки, так и другие виды птиц (Kharitonov, 1999). К фактам такого же рода могут быть отнесены случаи гнездования гусеобразных в колониях чайковых (Формозов, 1969; Волков и др., 1998; Quinn et al., 2003), а также менее агрессивных чайковых рядом с колонией более агрессивных (Fuchs, 1977). Тяготение уток разных видов к колониям чайковых, в частности озерной чайки (*Larus ridibundus* Linnaeus, 1766), убедительно доказано: на озерных островках в Латвии при образовании колоний озерной чайки численность уток на тех же островках возрастает до 5 раз и моментально снижается, если чайки с островов уходят (Янаус, Меднис, 2005). Также хорошо продемонстрировано, что утки, гнездящиеся в колониях чайковых, имеют больший успех размножения (Vaananen, 2000). Птицы, гнездящиеся под прикрытием колоний более агрессивных чайковых, нередко буквально «платят дань». Например, серебристые чайки (*Larus argentatus* Pontoppidan, 1963) съедают какое-то количество яиц черных казарок (*Branta bernicla* Linnaeus, 1758) (Волков и др., 1998). Озерные чайки также разоряют часть гнезд гнездящихся рядом пестроногих крачек (Fuchs, 1977).

Черношейная поганка (*Podiceps nigricollis* C.L. Brehm, 1831) из-за ряда своих биологических особенностей (некриптическая окраска яиц, тяжелый и маневренный полет, небольшая агрессивность) практически неспособна образовывать моновидовые колонии. В ходе своего цикла размножения эта птица вынуждена находить поведенческие способы компенсации своих явно неадаптивных особенностей. Один из этих способов – закрывать кладку растительностью при сходе с гнезда. Однако для этого птицы должны быть предупреждены о приближении хищника заранее. Такое предупреждение им могут обеспечить более маневренные и активные озерные чайки. Кроме того, озерные чайки, как более агрессивный вид, обеспечивают гнездящимся в их колонии поганкам и защиту от хищников. В то же время по черношейным поганкам нет данных, чтобы этот вид «платил дань» озерным чайкам для гнездования в их колонии.

В этом смысле было бы интересно рассмотреть структуру смешанных колоний озерных чаек и черношейных поганок. Показано, что пространственные особенности расположения гнезд являются хорошим индикатором социальных отношений между особями в поселении (Харитонов, 2007). Несмотря на то, что явление подселения одних видов в колонии других общеизвестно, данных о закономерностях взаимного расположения гнезд разных видов практически нет. Тем более нет интерпретации социальных отношений между видами на основе расположения их гнезд. Собранные нами данные позволяют понять некоторые такие закономерности. Цель статьи – описать пространственную структуру поливидовых колоний на основе озерной чайки и чайки-хохотуньи. Затем, по данным о пространственной структуре, попытаться «расшифровать» характер отношений между разными видами. Основное внимание будет уделено смешанным колониям озерных чаек с черношейными поганками. Также мы коснемся гнездования лысух (*Fulica atra* Linnaeus, 1758) и ряда видов уток и куликов в колониях чайковых.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Работу проводили в 2004 – 2008 гг. в Челябинской области: в окрестностях городов Челябинска, Копейска, Миасса, Мисяша и Еманжелинска. Колонии чайковых птиц посещались до 4 раз за сезон. Во время посещений колоний гнезда всех найденных видов птиц картировались при помощи GPS-навигатора Garmin 12XL и рулетки. Рулетку использовали в случае, если расстояние между гнездами было менее 2 м. При картировании колоний с гнезд чайковых птиц снимались их биологические характеристики: стадия сезона размножения, число яиц в кладке, размеры гнезда и яиц, окраска яиц, фотографировался материал гнезда и т.д. В статье будут использованы лишь данные по расположению гнезд разных видов.

Гнезда по их координатам или измеренным расстояниям наносились на оцифрованные карты в программе MapInfo. Математические характеристики пространственного распределения – плотность гнездования и тип распределения гнезд, то есть отличие распределений гнезд от распределения Пуассона – получены при помощи компьютерной программы «Карта колонии» («Colonmap») (Харитонов, 1999). Тип распределения определялся методом «ближайшего соседа» (Clark, Evans, 1954). Случайное распределение гнезд означает, что птицы в данном месте селятся независимо друг от друга. Отклонение от случайного распределения в сторону равномерного указывает на конкуренцию или антагонизм. Групповое распределение указывает на стремление организмов селиться ближе друг к другу. Таким образом, тип пространственного распределения (математический) является индикатором характера взаимодействий (биологических) между объектами (Харитонов, 2007). Дополнительная статистическая обработка данных проводилась при помощи программы StatGraf-5.

При обработке данных нам пришлось принять во внимание одну систематическую ошибку, которая возникала при сборе данных. Из-за особенностей биотопов гнездования изучаемых видов в районе исследований, когда по колонии нельзя было перемещаться пешком и весьма затруднительно на лодке, использовать рулетку удавалось не всегда. Поэтому GPS приходилось использовать шире, чем это в норме допустимо при малых расстояниях между гнездами (Харитонов, 2007). Известно, что при небольших (несколько десятков сантиметров) изменениях положения точек на местности координаты этих точек не меняются. Как показала ранее проведенная проверка, при оценке распределения объектов, закартированных с пониженной точностью, возникает «ослучаивание» распределения, то есть при небольших отклонениях от распределения Пуассона, которое при точном картировании было бы зафиксировано как групповое или равномерное, при картировании GPS замечено не будет, и распределение будет оценено как случайное (Харитонов, 2007). Это суживает наши возможности при вынесении заключения о характере распределения гнезд. Однако если отклонение от распределения Пуассона довольно велико, то подобные отклонения при оценке распределений уже замечаются. Из-за этих неточностей упускается возможность анализировать малые отклонения, но более сильные отклонения все же удается зафиксировать.

Что касается расстояний между гнездами, вычисленных на основании не очень точных координат, то здесь каждое конкретное расстояние, безусловно, не

## О ПРОСТРАНСТВЕННОЙ СТРУКТУРЕ ПОЛИВИДОВЫХ КОЛОНИЙ

является точным. Однако при вычислении средних расстояний даже для небольших выборок систематические ошибки каждого расстояния частично нивелируются, точность средних значений повышается. Тем не менее, отличие от значений, полученных более точными методами, обычно остается (Харитонов, 2007). Поэтому полученные нами средние расстояния мы использовали только для сравнения друг с другом. Как и в случае оценки распределений, меньшая точность может нивелировать реальные отличия, но значительные различия средних зафиксировать удавалось. Однако для колоний чаек-хохотуний и видов птиц, гнездящихся в этих колониях, полученные расстояния между гнездами вполне можно считать реальными, поскольку эти колонии значительно менее плотные, чем колонии озерных чаек с черношейными поганками. Поэтому ошибка в координатах GPS здесь сказывается значительно меньше.

Крупных смешанных колоний озерных чаек и черношейных поганок было две. Первая – колония у пос. Севостьяново, 2006 г., 55°07' с.ш., 61°53' в.д., (84 гнезда озерных чаек и 43 гнезда черношейных поганок). Вторая – колония на затопленной части фруктовых садов у завода «Сигнал», 2008 г., 55°05' с.ш., 61°32' в.д., (по 51 гнезду каждого вида). Кроме того, в 12 колониях чайковых отмечено гнездование лысух, уток и куликов. Всего рассмотрено 48 гнезд этих подсееляющихся птиц (таблица).

Расстояния между гнездами чаек и гнездами других сопутствующих видов  
(кроме черношейной поганки)

Место и год	Вид чаек и число гнезд в колонии	Среднее минимальное расстояние между гнездами чаек ± стандартная ошибка, м	Виды птиц, гнездящихся вместе с чайками и число гнезд этого вида	Среднее минимальное расстояние между гнездами сопутствующего вида ± стандартная ошибка, м	Расстояние до ближайших гнезд чаек, м (среднее, если гнезд больше 1)
1	2	3	4	5	6
Сухомесово, 2004	Озерная чайка, 249	1.56±0.1	Лысуха, 1	–	4.3
Сухомесово, 2005	Хохотунья, 6	16.9±6.6	Лысуха, 4	44.6±5.6	21.7±7.3
Сухомесово, 2005	Озерная чайка, 87	3.19±0.17	Чибис, 2	24.6	190
Еманжелинск, 2005	Речная крачка, 3	360.0±349.0	Малый зуек, 1	–	6.43
Севостьяново, 2005	Озерная чайка, 7	5.25±3.09	Белокрылая крачка, 4	11.7±5.25	12.33±0.93
			Лысуха, 2	60.3	28.1±4.95
			Чибис, 1		64.17
Севостьяново, 2006	Озерная чайка, 84	1.86±0.19	Лысуха, 3	11.7±1.36	7.29±2.96
Сухомесово, 2006	Озерная чайка, 134	3.42±0.28	Красноголовый нырок, 1	–	4.4
			Широконоска, 4	121.4±25.7	92.5±44.0
			Лысуха, 5	25.2±4.0	5.6±2.2
Сухомесово, 2006	Хохотунья, 6 + озерная, 2	24.3±5.8	Лысуха, 2	28.7	27.3±14.0

## Окончание таблицы

1	2	3	4	5	6
Сухомесово, 2007	Озерная чайка, 214	2.20±0.11	Лысуха, 3	24.3±18.8	10.6±7.8
			Широконоска, 1	–	40.5
Кундравы, 2007	Озерная чайка, 46	6.4±1.2	Лысуха, 1		1.06
			Чомга, 5	59.5±21.5	6.63±3.04
Мисяш, 2008	Хохотунья, 16	28.1±14.3	Лысуха, 2	353.4	8.9±6.06
Сухомесово, 2008	Хохотунья, 5 + озерная, 3	30.4±13.6	Лысуха, 2	31.2	17.4±11.7
			Широконоска, 1	–	95.8
			Чибис, 1	–	41.3

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Смешанная колония в биотопе с относительно свободным выбором места гнездования. Черношейные поганки поселились в большей части колонии озерных чаек у пос. Севостьяново. Для области, занятой поганками, можно провести границу по тому принципу, как нами определяется граница колонии. Этой границей

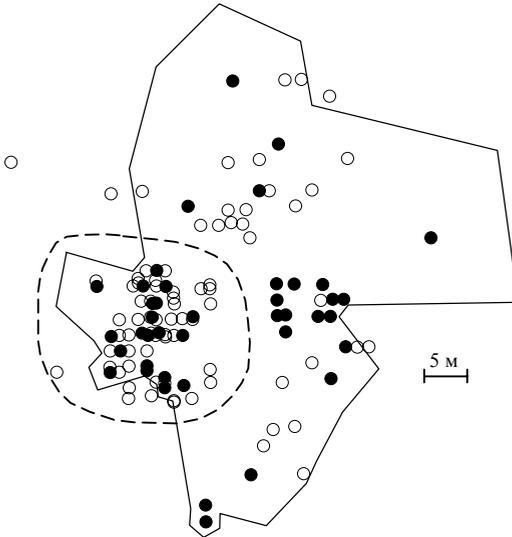


Рис. 1. Смешанная колония озерных чаек и черношейных поганок в окрестностях пос. Севостьяново в 2006 г. Светлые кружки – гнезда озерных чаек, темные кружки – гнезда черношейных поганок. Сплошной линией обведена область колонии чаек, занятая гнездами поганок. Границей этой области является кривая (ломаная) линия, проведенная на таком расстоянии от каждого краевого гнезда поганки, которое было равно расстоянию от данного гнезда до его ближайшего соседа. Штриховой линией обведен биологический центр (наиболее предпочитаемое место) колонии

считается кривая (ломаная) линия, проведенная вокруг поселения (или части поселения) на таком расстоянии от каждого краевого гнезда, которое было равно расстоянию от данного гнезда до его ближайшего соседа (Kharitonov, Siegel-Causey, 1988). В эту же область смешанного поселения чаек и поганок попадает 76 из 84 гнезд озерных чаек – подавляющее большинство (рис. 1). Именно эту основную часть колонии мы и будем рассматривать. В пределах этой колонии довольно хорошо удалось выделить биологический центр колонии. Центр – это место, где поселились первые особи и где наибольшая плотность гнездования озерных чаек. Биологический центр колонии располагается не в геометрическом центре колонии, а на ее геометрическом краю, что, впрочем, весьма характерно для озерных чаек (Kharitonov, Siegel-Causey, 1988). Во всей этой области среднее расстояние до ближайшего соседа у озерных чаек –  $176.1 \pm 17.2$  см, у черношейных поганок –  $253.8 \pm 41.0$  см. Разница между этими средними

## О ПРОСТРАНСТВЕННОЙ СТРУКТУРЕ ПОЛИВИДОВЫХ КОЛОНИЙ

близка к достоверной (сравнение по статистическому тесту Манн – Уитни (Mann – Whitney): 76 гнезд озерных чаек и 43 гнезда поганки,  $Z = 1.67$ ,  $P = 0.095$ ).

Математический анализ показал, что в пределах всего рассматриваемого района колонии распределение гнезд и озерных чаек и черношейных поганок – достоверно групповое (для озерных чаек  $n = 76$  гнезд; коэффициент Кларка – Эванса  $R$  (Clark, Evans, 1954) =  $0.74 < 1$ ;  $P = 0.00005$ ; для черношейных поганок  $n = 43$  гнезда;  $R = 0.80 < 1$ ;  $P = 0.016$ ). В наиболее плотной части колонии озерных чаек гнезда черношейных поганок своих собственных групп не образуют (см. рис. 1). Ближе к биологическому краю колонии (хотя частью это геометрический центр) плотность озерных чаек меньше. Здесь видно, что поганки располагаются уже на большем расстоянии от чаек, кроме того, гнезда поганок образуют свои моновидовые группы.

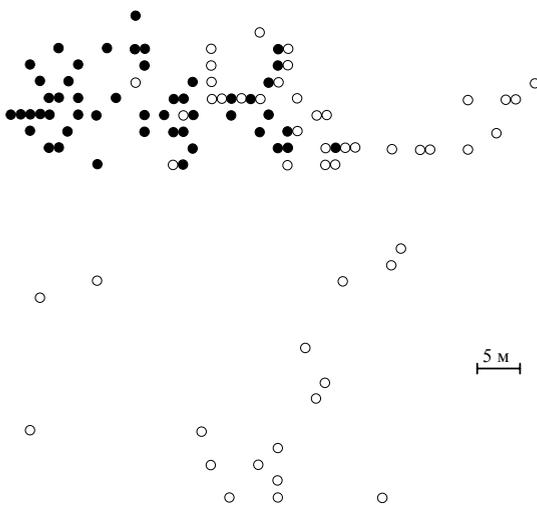
На периферии и на краю среднее расстояние между ближайшими соседними гнездами озерных чаек составляло  $318.4 \pm 33.9$  см ( $n = 25$ ), черношейных поганок –  $370.8 \pm 72.4$  см ( $n = 21$ ). Среднее расстояние от гнезда поганки до гнезда чайки здесь  $391.2 \pm 76.0$  см ( $n = 21$ ). В этой части колонии (см. рис. 1) расстояние между гнездами поганок и ближайшими гнездами чаек недостоверно отличалось от расстояния как между гнездами поганок, так и между гнездами чаек. В центре среднее расстояние между ближайшими соседними гнездами озерных чаек оказалось  $103.7 \pm 9.8$  см ( $n = 51$ ), что хотя и вычислено со значительным применением GPS-координат, тем не менее, хорошо согласуется с пиком расстояний между гнездами у озерных чаек в плотных колониях (Харитонов, 1982). У черношейных поганок здесь среднее расстояние между ближайшими соседями –  $143.1 \pm 25.8$  см ( $n = 22$ ). Среднее расстояние от гнезда поганки до гнезда чайки в центре колонии –  $65.8 \pm 8.2$  см ( $n = 22$ ). Гнезда поганок здесь были достоверно ближе к гнездам чаек, чем к другим гнездам поганок (количество расстояний между гнездами поганок – 22, поганок и чаек – тоже 22;  $Z = 2.62$ ,  $P = 0.009$ ). А также гнезда поганок были достоверно ближе к гнездам чаек, чем гнезда самих чаек друг к другу (количество расстояний между гнездами чаек – 51, поганок и чаек – 22;  $Z = 2.7$ ,  $P = 0.007$ ). При этом в центре гнезда поганок были достоверно ближе к гнездам чаек, чем на краю ( $n_1 = 22$ ,  $n_2 = 21$ ,  $Z = 5.13$ ,  $P < 0.0001$ ).

*Смешанная колония в биотопе с ограниченной свободой выбора места гнездования.* Совершенно иная структура смешанной колонии озерных чаек и черношейных поганок наблюдалась в 2008 г. на окраине садов возле завода «Сигнал». В этой смешанной колонии озерные чайки и черношейные поганки занимали свои относительно обособленные области (рис. 2). Поскольку, в отличие от колонии у пос. Севостьяново, учета гнезд здесь в начале заселения озерных чаек не проводилось, трудно с уверенностью определить центр колонии озерных чаек. Черношейные поганки гнездятся здесь только возле плотной части колонии озерных чаек. Области гнездования чаек и поганок перекрываются частично (см. рис. 2).

Среднее расстояние между гнездом поганки и ближайшим гнездом чайки в области перекрытия равно  $166.4 \pm 15.4$  см ( $n = 21$ ), что недостоверно отличается от расстояния до ближайшего соседа у озерных чаек ( $214.9 \pm 22.2$  см,  $n = 34$ ) в плотной части их колонии ( $Z = 0.278$ ,  $P = 0.78$ ), а также между ближайшими соседними гнездами черношейных поганок ( $182.2 \pm 12.0$  см,  $n = 51$ ;  $Z = 0.271$ ,  $P = 0.78$ ). Сред-

ние расстояния между гнездами только поганок и только чаек в плотной части их колонии также отличаются недостоверно ( $n_1 = 51$ ,  $n_2 = 34$ ,  $Z = 0.396$ ,  $P = 0.69$ ). В разреженной части колонии чаек 17 гнезд, среднее минимальное расстояние между ними  $468.8 \pm 88.1$  см.

*Другие виды в колониях чайковых птиц.* Одни виды образуют смешанные колонии с чайковыми – черношейные поганки, лысухи и красноголовые нырки (*Aythya ferina* Linnaeus, 1758). Другие селятся возле, а не посреди колоний чаек. К последним относятся широконоски (*Anas clypeata* Linnaeus, 1758) и чибисы (*Vanellus vanellus* Linnaeus, 1758). Часть лысух тоже селятся не среди гнезд чаек, а рядом с колонией (Чухарева, 2007). Белокрылые крачки (*Chlidonias leucopterus*, Temminck, 1815) отмечены на краю колонии озерных чаек, причем расстояния от гнезд озерных чаек до гнезд крачек были примерно такими же, как и между гнездами самих крачек. Лысухи и чомги (*Podiceps cristatus* Linnaeus, 1758) гнездятся относительно близко к гнездам чаек, широконоска – на большем расстоянии, чибисы – еще дальше от гнезд чаек (см. таблицу).



**Рис. 2.** Смешанная колония озерных чаек и черношейных поганок на окраине территории завода «Сигнал» в 2008 г. Светлые кружки – гнезда озерных чаек, темные кружки – гнезда черношейных поганок

относительно близко к гнездам чаек, широконоска – на большем расстоянии, чибисы – еще дальше от гнезд чаек (см. таблицу).

## ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Мы не проводили наблюдений за поведением черношейных поганок и чаек в момент их подселения в колонию озерных чаек. Однако о характере такого подселения много говорит сама структура колоний. Известно, что черношейные поганки начинают кладку, когда у вида-инициатора колонии уже имеются полные кладки (Курочкин, 1982; Гордиенко, 2001), то есть в период, когда агрессивность озерных чаек значительно снижается (Харитонов, Зубакин, 1984). У самих черношейных поганок размер охраняемой территории очень мал – всего 0.6 м вокруг гнезда (Курочкин, 1982). Кроме того, в районах колонии с разной плотностью гнезда поганок расположены на разном расстоянии от гнезд озерных чаек, причем это расстояние уменьшается с увеличением плотности колонии, что говорит о «силовом» способе подселения поганок в колонию. То есть черношейным поганкам при заселении необходимо преодолеть сопротивление озерных чаек.

Для колонии у пос. Севостьяново характер распределения чаек и поганок, а также разница в расстояниях между гнездами одного и разных видов в центре и на краю колонии позволяют объяснить все эти различия. Для этого нам также необ-

## О ПРОСТРАНСТВЕННОЙ СТРУКТУРЕ ПОЛИВИДОВЫХ КОЛОНИЙ

ходимо привлечь данные, полученные еще Паттерсоном (Patterson, 1965). Этот исследователь показал, что в тех частях колонии, где плотность озерных чаек низка, озерные чайки начинают реагировать на чужака на довольно большом расстоянии – более 10 м. Однако при этом нельзя сказать, что в менее плотных местах чайки более агрессивны. Согласно тем же исследованиям (Patterson, 1965) показана «непрочность» первичной агрессивной реакции озерных чаек – в менее плотных местах эти птицы хоть и реагируют издалека, но при упорстве вторгающихся особей подпускают их гораздо ближе к своему гнезду, чем в плотной части. Если пришелец проявляет упорство, то чайки в этих районах оказываются психически слабыми. Они не могут противостоять упорно вторгающимся особям – почти 30% из них могут проникнуть почти до самого гнезда. В плотных частях колонии гнездящиеся чайки начинают реагировать на чужака на более близком расстоянии – около 3 м. Однако здесь чайки психически более сильные (потому они и смогли поселиться с большой плотностью). Почти ни одна вторгающаяся птица здесь не допускается до гнезда (Patterson, 1965).

Имея в виду вышеуказанные расстояния между гнездами чаек и поганок, мы видим, что на периферии и на краю колонии поганки не приблизились к чайкам на столь близкое расстояние, как в центре. Это можно объяснить тем, что поганки на разреженной периферии психически более слабые, не являются упорными и «останавливаются» в своем приближении к гнездам чаек практически на том же расстоянии, как между гнездами самих поганок. Поганки, хотя и стремятся загнестись возле озерных чаек, на периферии колонии вторгаются не столь упорно и поселяются в соответствии с первой агрессивной реакцией озерных чаек (хотя одна пара в разреженной части все же оказалась упорной – подошла прямо под гнездо озерной чайки).

В центре наоборот – поганки проявляют большое упорство, чтобы построить свое гнездо ближе к гнезду озерной чайки. Ведь чем ближе к чайке окажутся черношейные поганки, тем более защищенными от хищников окажутся их гнезда. Гнездящимся в центре колонии поганкам удастся приблизиться к гнездам чаек в 7 раз ближе, чем поганкам на периферии колонии. Это даже ближе, чем гнезда поганок друг другу и гнезда озерных чаек друг к другу. Несколько гнезд здесь располагаются вплотную к гнездам чаек. Следовательно, поганки здесь более упорные, а значит – и психически более сильные, чем на периферии.

В результате получается следующая картина. Из более ранних исследований известно, что в центре колонии гнездятся психически более сильные озерные чайки, чем на краю (Харитонов, 1983). Наши исследования показали, что структура колонии черношейных поганок, приходящих в колонию озерных чаек позже, когда гнездование озерных чаек в самом разгаре, сходна со структурой «материнской» колонии озерных чаек. То есть в центре колонии селятся наиболее психически сильные (видимо, более старшие по возрасту и более качественные) поганки, чем на периферии и краю колонии.

На схеме (см. рис. 1) хорошо видно, что биологический центр колонии и у чаек и у поганок один и тот же (о поганках здесь можем судить только по плотности). Видимо, законы заселения колонии озерных чаек и черношейных поганок одинаковые: птицы с каждой новой волной заселяются частью в центр, где пред-

почитаемость и плотность больше, а кто не смог – «сбрасываются» на край, где на каждом конкретном месте селится меньше волн, потому и большая плотность не успевает сформироваться.

Причину совершенно иной структуры смешанной колонии этих двух видов у завода «Сигнал» можно понять, если обратить внимание на разницу в структуре гнездового биотопа в этих местах. У пос. Севостьяново – поля полегшего тростника и куски сплавин. Эти плоские площадки дают возможность в их пределах относительно свободно выбирать птицам место для гнезда. Поэтому у нас и получилось, что гнезда здесь распределяются в соответствии с социальными отношениями птиц, биотоп имеет меньшее значение. В смешанной колонии у завода «Сигнал» основной биотоп гнездования – это затопленное мелкой водой бывшее картофельное поле. Приподнятые ряды земли явились основой для куртин водной растительности, на которых только и могли быть построены гнезда. Здесь пространственную структуру колонии определяет структура самого гнездового биотопа, поэтому отношения между озерными чайками и черношейными поганками в данном месте складываются по-другому.

В колонии у завода «Сигнал» узкие, кочковатые полосы растительности разделены узкими полосами воды. И чайки, и поганки гнездятся на этих узких полосах растительности, отчего на карте колонии отчетливо просматриваются ряды гнезд (см. рис. 2). При этом птицы обоих видов гораздо менее свободны в выборе места для гнезда, чем в случае колонии у пос. Севостьяново, где биотоп менее структурирован. При слишком тонких полосках биотопа, пригодных для строительства гнезда, черношейные поганки уже не могут приблизить свои гнезда к гнездам озерных чаек так, как они могли это делать при свободном выборе места для гнезда. Здесь лишь одной паре поганок удалось приблизить свое гнездо вплотную к гнезду озерной чайки.

Расположение гнезд других видов по отношению к гнездам чаек обусловлено двумя факторами. Первый – уже упомянутое стремление целого ряда видов птиц гнездиться возле колоний чайковых. Второй фактор – «степень приближения» к чайкам определяется тем, насколько «позволит» тот биотоп, в котором каждый конкретный вид гнездится. Черношейные поганки и лысухи, как и чайки, в состоянии строить плавучие гнезда, поэтому они нередко гнездятся попеременно с гнездами чаек. Красноголовые нырки нередко строят гнезда прямо на заламах тростника, где и озерные чайки. Широконоскам и ряду видов куликов свойственно гнездиться на сыром лугу (Мороз, Чухарева, 2007). Поэтому они и оказываются всегда на краю колонии, нередко на значительном расстоянии от нее. Хотя пары широконосок много времени проводят среди колоний чаек, свои гнезда они приближают к гнездам чаек настолько, насколько близко гнездовой биотоп широконосок расположен к болотам с колонией чаек. Однако из-за того, что защитное влияние чайковых колоний распространяется на более чем 100 м от краевых гнезд (Fuchs, 1977), гнезда, даже расположенные в другом биотопе, тоже оказываются под защитой.

Если же биотоп гнездования у вида-основателя колонии и сопутствующего вида сходен, то тут влияет территориальное поведение вида-хозяина. Например, если лысухи в колонии озерных чаек располагаются от гнезд самих чаек на рас-

## О ПРОСТРАНСТВЕННОЙ СТРУКТУРЕ ПОЛИВИДОВЫХ КОЛОНИЙ

стояниях, сравнимых с расстояниями между гнездами самих озерных чаек, то в колониях чайки-хохотуньи – сравнимых с таковыми между гнездами хохотуньи. Гнезда сопутствующих видов обычно располагаются на меньшем расстоянии от гнезд вида-хозяина, чем от гнезд своего вида (см. таблицу). Это отмечается не только для видов, которые гнездятся с чайковыми в одном и том же биотопе (лысуха, чомга), но и для широконоски, которая гнездится на лугах. Однако такого сильного приближения, как у черношейных поганок (вида, в наибольшей степени приспособленного к гнездованию с чайками), когда гнезда сопутствующего вида могут быть ближе к гнездам вида-хозяина, чем сами гнезда вида-хозяина, для других сопутствующих видов не отмечено.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Черношейные поганки стремятся расположить свои гнезда вперемежку с гнездами озерных чаек и, по возможности, максимально приблизить свои гнезда к гнездам чаек. В центре колонии чаек черношейные поганки проявляют большее, чем на краю, упорство, чтобы построить свое гнездо ближе к гнезду озерной чайки. Там поганкам удается приблизиться к гнездам чаек в 7 раз ближе, чем поганкам на периферии колонии. Это даже ближе, чем гнезда поганок друг другу и гнезда озерных чаек друг к другу. В центре колонии чаек селятся наиболее психически сильные (видимо, более старшие по возрасту и более качественные) поганки, чем на периферии и на краю колонии.

Если и чайки и поганки свободны в выборе места гнезда, то структура их колонии определяется социальными отношениями этих двух видов. Если биотоп гнездования таков, что птицы ограничены в выборе места для гнезда, то структура колоний, в том числе и смешанных, больше обусловлена структурой самого биотопа, нежели взаимоотношениями между видами.

Представители большинства других видов-сателлитов, стремящихся гнездиться возле чайковых, обычно гнездятся на меньшем расстоянии от гнезд вида-хозяина, чем от гнезд своего вида. Это касается не только тех видов, которые строят гнезда в том же биотопе, что и сами чайки, но и видов, гнездящихся в других, по соседству расположенных биотопах.

*Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 08-04-90700).*

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Волков С.В., Айхорн Г., Софронов Ю.Н. Гнездование черных казарок на севере дельты Лены в 1997 г. // Казарка: Бюл. рабочей группы по гусеобразным северной Евразии. 1998. № 4. С. 120 – 128.

Гордиенко Н.С. Водоплавающие птицы Южного Зауралья. Миасс: УрО РАН, 2001. 100 с.

Курочкин Е.Н. Черношейная поганка *Podiceps nigricollis* С.L. Brehm, 1831 // Птицы СССР. История изучения. Гагары, поганки, трубконосые. М.: Наука, 1982. С. 301 – 312.

Мороз Е.А., Чухарева И.П. Гнездование широконоски в окрестностях пос. Сухомесово // Зоологические исследования регионов России и сопредельных территорий: Материалы II Междунар. конф. Н. Новгород: Деловая Полиграфия, 2007. С. 179 – 180.

Формозов А.Н. Взаимоотношения водоплавающей дичи, чаек, куликов и некоторых хищников на гнездовых в открытых ландшафтах СССР // Тр. IX Междунар. конгресса биологов-охотоведов / Междунар. союз биологов-охотоведов. М., 1970. С. 483 – 486.

Харитонов С.П. Регуляция плотности гнездования в колонии озерной чайки // Биологические науки. 1982. 10. С. 28 – 34.

Харитонов С.П. Структура колонии и динамика переселений озерных чаек (*Larus ridibundus*) в сезон размножения // Зоол. журн. 1983. Т. 62, №7. С. 1066 – 1076.

Харитонов С.П., Зубакин В.А. Процесс формирования пар у озерных чаек // Зоол. журн. 1984. Т. 63, №1. С. 95 – 104.

Харитонов С.П. Компьютерная программа «Карта колонии», исполняемый файл – colonmap.exe. М., 1999.

Харитонов С.П. Изучение пространственного распределения гнезд в колонии. Методы и теоретические аспекты исследований морских птиц // Материалы V Всерос. школы по морской биологии. Ростов н/Д: Изд-во ЮНЦ РАН, 2007. С. 83 – 104.

Чухарева И.П. Особенности гнездования серебристых чаек и лысух в окрестностях пос. Сухомесово // Методы и теоретические аспекты исследования морских птиц: Материалы V Всерос. школы по морской биологии. Ростов н/Д: Изд-во ЮНЦ РАН, 2007. С. 247 – 248.

Янауэ М., Меднис А. Влияние контроля растительности на гнездовые популяции уток на озере Энгуре, Латвия, в 1986 – 2004 годах // Гусеобразные птицы северной Евразии: Тез. докл. Третьего Междунар. симпоз. СПб., 2005. С. 294 – 295.

Clark P.J., Evans F.C. Distance to the nearest neighbour as a measure of spatial relationships in populations // Ecology. 1954. Vol. 35, №4. P. 445 – 453.

Fuchs E. Predation and anti-predator behaviour in a mixed colony of terns *Sterna* sp. and Black-headed Gulls *Larus ridibundus* with special reference to the Sandwich Tern, *Sterna sandvicensis* // Ornis Scand. 1977. Vol. 8, №1. P. 17 – 32.

Kharitonov S.P. Environmental factors affecting the breeding success in several gull and tern species at Sivash Lake, the Sea of Azov // Ring. 1999. Vol. 21, №1. P. 141.

Kharitonov S.P., Siegel-Causey D. Colony formation in seabirds // Current Ornithology. 1988. № 5. P. 223 – 272.

Patterson J.J. Timing and spacing of broods in the black-headed gull (*Larus ridibundus* L.) // Ibis. 1965. Vol. 107, №4. P. 433 – 459.

Quinn J.L., Prop J., Kokorev Ya., Black J. Predator protection or similar habitat selection in red-breasted goose nesting associations: extremes along a continuum // Animal Behaviour. 2003. Vol. 65, №2. P. 297 – 307.

Vaananen V.-M. Predation risk associated with nesting in gull colonies by two *Aythya* species: observations and an experimental test // J. Avian Biol. (former Ornis Scand.). 2000. Vol. 31, №1. P. 31 – 35.

УДК 528.94:630\*1

## ПРЕДСКАЗАТЕЛЬНОЕ КАРТИРОВАНИЕ ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМ В ГЕОЭКОЛОГИИ

Л.С. Шарая

*Институт экологии Волжского бассейна РАН  
Россия, 445003, Тольятти, Комзина, 10  
E-mail: L\_Sharaya@mail.ru*

Поступила в редакцию 18.07.08 г.

**Предсказательное картирование лесных экосистем в геоэкологии.** – Шарая Л.С. – Предсказательные карты ряда характеристик лесных экосистем были рассчитаны на основе выявленных статистически значимых связей с абиотическими факторами. Последние служили предикторами для интерполяции и экстраполяции измеренных характеристик на всю занимаемую лесом территорию. Проведено сравнение функциональных параметров экосистем смешанных лесов и лесостепи, представлены их предсказательные карты, которые содержат значения в каждом своем элементе. Обсуждаются закономерности пространственных изменений свойств лесных массивов в разных природно-климатических зонах, рассмотрены критерии применимости этого подхода.

*Ключевые слова:* предсказательное картирование, лесная экосистема, абиотические факторы, фитоценоз, геоморфометрия.

**Predictive mapping of forest ecosystems in geocology.** – Sharaya L.S. – Predictive maps of several features of forest ecosystems were calculated on the basis of statistically significant interrelationships between these features and abiotic factors. The latter ones serve as predictors for interpolation and extrapolation of the measured characteristics to the whole territory covered with forest. The functional parameters of ecosystems are compared for mixed forests and forest-steppe, their predictive map images are presented that contain the corresponding values at each grid point. Interrelationships in the spatial variability of forest ecosystems are discussed, and applicability criteria of this approach are considered.

*Key words:* predictive mapping, forest ecosystem, abiotic factors, phytocenosis, geomorphometry.

### ВВЕДЕНИЕ

Согласно известному определению К. Тролля (Troll, 1971), *геоэкология*, или ландшафтная экология, есть «изучение главных сложных причинно-следственных связей между живыми сообществами и окружающей средой», которое «выражается регионально в определенном узоре распределения (ландшафтная мозаика, ландшафтный узор)». В то же время в сплошных лесных массивах закономерности этого узора для различных характеристик экосистемы остаются невидимыми для исследователя из-за практической невозможности измерений их на десятках или сотнях тысячах тестовых площадок. По той же причине многолетний сбор данных в лесоведении по выделам и кварталам нередко ограничен довольно простыми показателями (запас древесины, продуктивность эдификаторов).

Изучению связей внутри лесных экосистем разных уровней посвящен большой ряд экспериментальных и концептуальных исследований отечественной шко-

лы ландшафтоведения (Арманд, 1975; Сочава, 1975; Крауклис, 1979; Исаченко, 2001, Коломыц, 2008 и др.). Однако только с развитием географических информационных систем (ГИС) стал возможен расчет самих карт биотических характеристик экосистем на основе их связи с абиотическими факторами, такими как характеристики рельефа или данные космоснимков. Постепенно некоторые способы интерполяции и экстраполяции измеренных характеристик в ГИС были осознаны как весьма перспективные для почвоведения, геоботаники и геоэкологии. Начиная примерно со времени опубликования обзора (Scull et al., 2003) по использованию этого подхода в почвоведении, где явно определен термин «предсказательное картирование» (predictive mapping), этот термин быстро нашел признание также в геоботанике (Lees et al., 2006) и стал все чаще употребляться в экологии (Dullinger et al., 2005; MacMillan et al., 2007; Jones et al., 2008). В последнем случае, скорее, как противопоставляемый различным динамическим или пространственно-временным моделям.

А.В. McBratney с соавторами (2000) в обзоре отмечает, что среди различных переменных окружающей среды наиболее диагностически ценными оказываются характеристики рельефа. Наука о количественном анализе рельефа – геоморфометрия, попытки развития которой предпринимались и отечественными исследователями (Ласточкин, 1987, 1991; Симонов, 1998; Пузаченко и др., 2002), получила в последние годы существенное развитие. Число определяемых в каждой точке количественных характеристик рельефа возросло от шести до 18-ти, описан также физический смысл каждой из этих *морфометрических величин* (МВ) (Shary et al., 2002). Такое изменение в настоящее время позволяет более полно описывать различные аспекты действия рельефа как интегративного абиотического фактора, являющегося перераспределителем влаги, тепла и света, и выявлять причины, приводящие к формированию пространственных узоров в экосистемах.

Целью работы является описание возможностей предсказательного картирования лесных экосистем, установление некоторых критериев применимости подходов этого рода, а также изучение закономерностей пространственной изменчивости экосистем разных природно-климатических зон при использовании расширенного набора МВ.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объектами исследования явились лесные экосистемы Жигулевского низкорного массива и Приокско-Террасного заповедника (ПТЗ). Первый находится близ южной границы лесостепи в условиях контрастного гидротермического режима, обусловленного особенностями рельефа (Шарая, 2007), и высокого контраста почв (Гагарина, Абакумов, 2004), второй – в подзоне смешанных хвойно-широколиственных лесов в значительно менее контрастных условиях рельефа и почв Москворецкой равнины. Каждая из этих экосистем представляет собой сплошной лесной массив, поэтому вопросы, связанные со спецификой фрагментированных на «островки» лесов (например, с различием эдификаторов в разных островках леса), в настоящей работе не рассматриваются.

В изучаемых лесных экосистемах измерения экологических факторов проводились на 40 – 45 тестовых площадках размером 20 × 20 м каждая, методики и из-

мерявшиеся характеристики экосистем описаны в работе Э.Г. Коломыца (2008). Данные о высотах земной поверхности экосистемы Жигули взяты из проекта SRTM НАСА, аналогичные данные для экосистемы ПТЗ – из топографических карт, затем преобразованы в матрицы высот в проекции Гаусса – Крюгера с шагом решетки 50 м для экосистемы Жигули и 20 м для экосистемы ПТЗ. Матрицы были использованы для расчета всех морфометрических величин по методикам, описанным в работе Р.А. Шары с соавторами (2002) и для построения карт в программе «Аналитическая ГИС Эко» (Шарый, 2006 а). В работе рассчитывались карты характеристик экосистем, но на рисунках они представлены в виде карто-схем.

Согласно определению (Scull et al., 2003), предсказательное картирование есть разработка вычислительной или статистической модели взаимосвязи между переменными окружающей среды и характеристиками экосистемы, которая затем применяется к географической базе данных для создания предсказательной карты. Для этих целей обычно используется множественная регрессия. В работе N.J. McKenzie, P.J. Ryan (1999) отмечено, что не так важен конкретный вид статистики, как введение и использование новых диагностически ценных переменных окружающей среды.

В настоящей работе использовалась линейная множественная регрессия вида

$$X = a \cdot MB_1 + b \cdot MB_2 + c \cdot MB_3 + d, \quad (1)$$

где  $X$  – характеристика экосистемы,  $MB_1$ ,  $MB_2$  и  $MB_3$  – три линейно независимые морфометрические величины,  $a$ ,  $b$ ,  $c$ ,  $d$  – вычисляемые из сравнения измеренных значений  $X$  и рассчитанных значений  $MB$  коэффициенты регрессии. Методика решения уравнения (1) описана, например, в работе D.C. Montgomery, E.A. Peck (1982).

В используемом подходе расчет осуществляется для всех троек линейно независимых  $MB$  из 18-ти, и выбирается тройка  $MB$ , для которой найдено самое большое значение рангового коэффициента корреляции Спирмана  $r_s$ . На практике может использоваться не весь набор 18-ти  $MB$ , поскольку некоторые из них, такие как полные кривизны, могут давать нереалистичные всплески вблизи мест резкого изменения крутизны (у краев речных долин и др.), что делает регрессию аналогичной пошаговой. Этот подход позволяет выделять наилучшие предикторы из общего списка  $MB$ . Дополнительно нормирование каждой  $MB$  на диапазон от 0 до 1 в уравнении (1) позволяет оценивать вклад каждой из трех  $MB$  по относительным значениям коэффициентов регрессии  $a$ ,  $b$ ,  $c$  (Tomer, Anderson, 1995). Уравнения регрессии ниже даны именно в таком виде.

Полный список  $MB$  с описанием смысла каждой приведен в работах Р.А. Шары с соавторами (2002), П.А. Шарого (2006); в таблице даны обозначения и краткое описание используемых в описании результатов  $MB$  из этого списка.

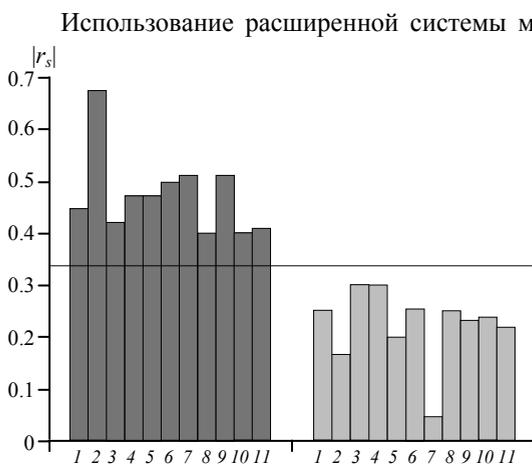
Н.М. Сибирцев (Почвоведение..., 1951) первый отметил, что терморезим склонов характеризуется в первую очередь перпендикулярностью падения солнечных лучей на земную поверхность, зависящей как от крутизны, так и от экспозиции склонов. Освещенность является прямой характеристикой этой перпендикулярности (она равна 100% для перпендикулярного падения лучей и 0% для теневых склонов), в то время как экспозиция склонов характеризует ее частично: крутые южные склоны прогреваются значительно сильнее, чем пологие.

## Обозначения, названия и смысл морфометрических величин

МВ, обозначение	Что описывает
Крутизна, $GA$	Скорость потоков
Освещенность, $F(a, b)^*$	Интенсивность прямого солнечного излучения
Высота, $Z$	Изменение температуры и давления атмосферы
Вертикальная кривизна, $kv$	Выпуклость профиля склона
Площадь сбора, $MCA$	Суммирует сближающиеся в плане потоки
Полная аккумуляционная кривизна, $KA$	Зоны относительной аккумуляции и сноса
Полная кольцевая кривизна, $KR$	Расчлененность (изрезанность) рельефа
Горизонтальная избыточная кривизна, $khe$	Эти две МВ расщепляют расчлененность рельефа на горизонтальную и вертикальную компоненты
Вертикальная избыточная кривизна, $kve$	

\* Освещенность зависит от двух углов:  $a$  – склонение от горизонта,  $b$  – азимут Солнца, отсчитываемый от севера по часовой стрелке.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ



**Рис. 1.** Сравнение тесноты статистической связи характеристик экосистемы с рельефом при использовании хорошо известной крутизны (справа) и расширенного набора МВ (слева). Горизонтальная черта обозначает уровень значимости  $P = 0.05$ ; столбики ниже этой черты отвечают статистически незначимой корреляции, выше – значимой. Характеристики экосистемы Жигули: 1 – гранулометрический состав почв, 2 – тип местоположения, 3 – мощность гумусового горизонта, 4 – бонитет лесного фитоценоза, 5 – средняя высота подроста, 6 – средняя высота подростка, 7 – количество подростка лиственных пород, 8 – общая надземная масса подростка и подростка, 9 – зеленая масса напочвенного покрова, 10 – отношение продуктивности к фитомассе, 11 – коэффициент годичного оборота фитомассы

звоняет не только полнее описать рельеф, но и обнаруживать статистически достоверные связи между характеристиками экосистемы и МВ там, где они ранее не обнаруживались (рис. 1).

Предсказательные карто-схемы годичного прироста ствольной древесины для экосистем ПТЗ и Жигули показаны на рис. 2, 3.

Уравнение регрессии для прироста древесины в экосистеме ПТЗ имеет вид

$$X = 4.59 \cdot kv + 4.04 \cdot F(35.210) + 0.93 \cdot MCA - 0.83 \quad (r_s = 0.54; P < 10^{-3}), \quad (2)$$

а уравнение регрессии для прироста древесины в экосистеме Жигули –

$$X = 4.65 \cdot Z - 2.53 \cdot F(35.260) - 2.00 \cdot kv + 0.68 \quad (r_s = 0.76; P < 10^{-6}). \quad (3)$$

Согласно уравнениям (2) и (3), ведущими предикторами для прироста ствольной древесины в равнинной экосистеме ПТЗ оказываются вертикальная кривизна и освещенность, а в низкогорной экосистеме Жигули – высота и освещенность. Недостаток влаги в экосистеме Жигули приводит к

увеличенному приросту древесины в гидроморфных участках местности, в то время как противоположная тенденция (прирост увеличен в автоморфных участках) прослеживается для гумидных условий экосистемы ПТЗ. В свою очередь, гидроморфизм почв связан с определенными МВ, такими как описывающие поверхностный сток вертикальная кривизна (Troeh, 1964) и площадь сбора (Martz, de Jong, 1988) и описывающая терморезим склонов освещенность (McKenzie, Ryan, 1999). Отмеченной противоположности тенденций как раз и отвечают противоположные знаки при вертикальной кривизне и освещенности в уравнениях регрессии (2) и (3).

Вогнутым участкам профиля склона ( $kv < 0$ ) отвечает большее увлажнение, чем выпуклым (Шарый, 2006 б), а потому знак коэффициента регрессии при  $kv$  отрицателен для тяготеющих к гидроморфным участкам экосистемы Жигули (прирост стволовой скелетной древесины увеличен) и положителен – для экосистемы ПТЗ с обратной тенденцией.

Зависимость коэффициента корреляции  $r_s$  от склонения Солнца в освещенности оказывается весьма слабой практически для всех характеристик экосистем, однако  $r_s$  существенно возрастает для ряда характеристик экосистем при юго-западном азимуте Солнца. Это явление, отмечавшееся еще Н.М. Сибирцевым (Почвоведение..., 1951), связано с тем, что наиболее существенный прогрев корнеобитаемого слоя почв и пород наступает несколько позднее полудня (поскольку на проникновение тепла в глубь почвы требуется время), и потому в уравнениях регрессии (2) и (3) более тесная связь наблюдалась для юго-западного азимута. В целом связь различных характеристик экосистемы с азимутом неодинакова, и для ряда характеристик может наблюдаться более тесная связь с юго-восточным азимутом. По-видимому, это

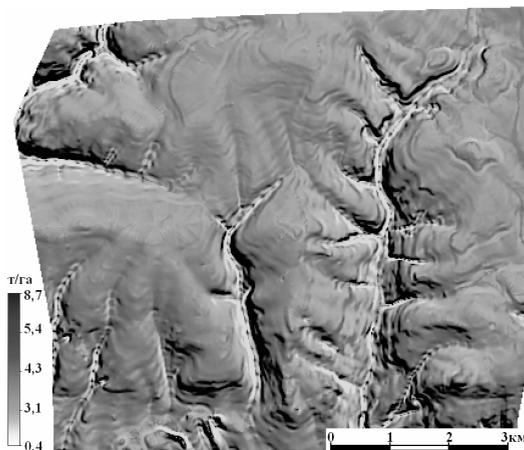


Рис. 2. Карто-схема годичного прироста стволовой скелетной древесины для экосистемы Приокско-Террасного заповедника

Зависимость коэффициента корреляции  $r_s$  от склонения Солнца в освещенности оказывается весьма слабой практически для всех характеристик экосистем, однако  $r_s$  существенно возрастает для ряда характеристик экосистем при юго-западном азимуте Солнца. Это явление, отмечавшееся еще Н.М. Сибирцевым (Почвоведение..., 1951), связано с тем, что наиболее существенный прогрев корнеобитаемого слоя почв и пород наступает несколько позднее полудня (поскольку на проникновение тепла в глубь почвы требуется время), и потому в уравнениях регрессии (2) и (3) более тесная связь наблюдалась для юго-западного азимута. В целом связь различных характеристик экосистемы с азимутом неодинакова, и для ряда характеристик может наблюдаться более тесная связь с юго-восточным азимутом. По-видимому, это

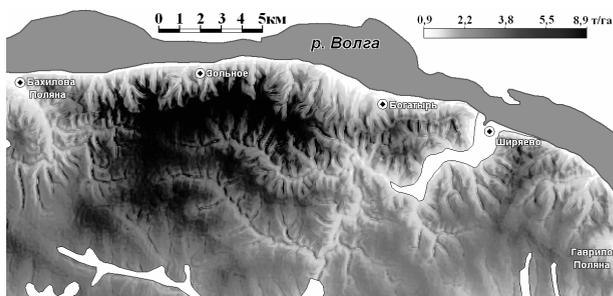


Рис. 3. Карто-схема годичного прироста стволовой скелетной древесины для экосистемы Жигули. Белым цветом показаны участки без леса

связано с тем, что отклонения от южного азимута различны для разных времен года (Почвоведение..., 1951). Например, для температуры почвы на глубине 30 см (измерявшейся в 11 – 12 часов в первой половине июля) наблюдалось увеличение  $r_s$  для юго-восточного положения Солнца (рис. 4).

Уравнение регрессии для этого абиотического экологического фактора имеет вид

$$X = 2.63 \cdot GA - 2.45 \cdot KA + 0.79 \cdot F(35.135) + 11.55 \quad (r_s = 0.76; P < 10^{-6}). \quad (4)$$

Юго-восточному азимуту здесь отвечает наибольшее значение  $r_s$  потому, что

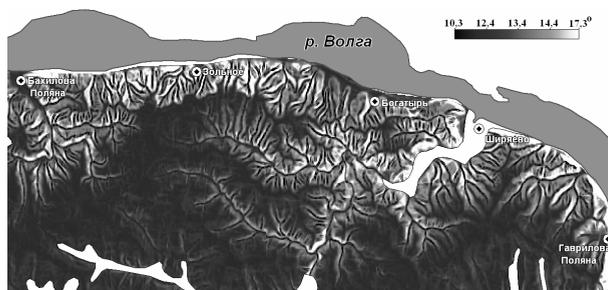


Рис. 4. Карто-схема температуры почвы на глубине 30 см для экосистемы Жигули

до полудня успевают прогреться лишь юго-восточные склоны.

Предсказательные карты ряда других абиотических характеристик экосистемы Жигули (типы местоположения, гранулометрический состав почв, запасы влаги) описаны автором ранее (Шарая, 2007). Карто-схемы пространственного распределения массы лесной подстилки для экосистем Жигули и ПТЗ показаны на рис. 5, 6. Уравнение регрессии для экосистемы Жигули в этом случае имеет вид

$$X = 22.3 \cdot GA + 18.7 \cdot F(35.130) - 10.7 \cdot MCA + 1.7 \quad (r_s = 0.73; P < 10^{-6}), \quad (5)$$

для экосистемы ПТЗ –

$$X = -26.5 \cdot GA - 17.7 \cdot MCA + 16.7 \cdot F(35.160) + 32.5 \quad (r_s = 0.56; P < 10^{-3}). \quad (6)$$

Ведущими предикторами в экосистеме ПТЗ оказываются важнейшие в теории водной эрозии МВ – крутизна и площадь сбора, в то время как в экосистеме Жигули одним из двух ведущих предикторов оказывается освещенность, т.е. характеристика терморжима склонов. В гумидных условиях ПТЗ масса лесной подстилки уменьшается с ростом крутизны, что вызвано, по-видимому, существенным разви-

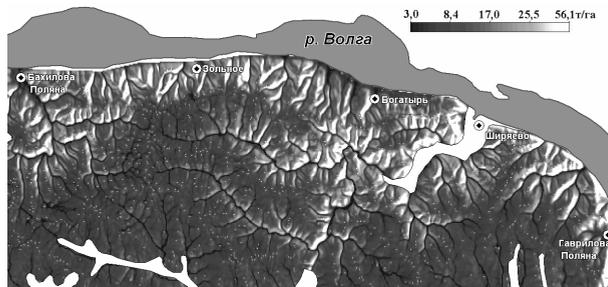


Рис. 5. Карто-схема массы лесной подстилки для экосистемы Жигули

тием здесь эрозионных процессов, в то время как в условиях недостатка влаги в экосистеме Жигули (где нет рек) масса лесной подстилки увеличивается с ростом крутизны.

Отметим, что в моделировании водной эрозии заметные сдвиги произошли при замене «универсального уравнения эрозии», исполь-

зовавшего длину склона (не имеющую существенного физического смысла, так как не описывает ни форму склона, ни особенностей гидрологических процессов) на модифицированное уравнение с площадью сбора (Moore et al., 1991).

Рассмотрим некоторые критерии применимости методов предсказательного картирования. Уже из самой сути этих методов как индикационных следует, что обязательным условием их применимости является статистическая достоверность связи между данной характеристикой экосистемы и характеристиками рельефа (и/или другими данными, такими как космоснимки). Используемое в парных статистических сравнениях критическое значение  $P = 0.05$  вряд ли следует механически переносить на предсказательное картирование, поскольку существующую здесь вероятность столкнуться с неизученными отклонениями в материнских и других породах нельзя *a priori* считать малой. По-видимому,  $P < 10^{-3}$  здесь можно было бы рассматривать как более приемлемый уровень значимости.

Изучаемый физико-географический регион должен быть в достаточной мере пространственно однороден по условиям формирования, а не состоять, например, наполовину из базальтовой плиты и наполовину – из осадочных отложений. Эта однородность условий формирования устанавливается обычно геологическими и другими обследованиями местности, но обычно все же не выполняется для весьма протяженных регионов, таких как бассейн р. Волги, в пределах которого мощность осадочных отложений меняется от нескольких десятков метров близ Воронежского щита до нескольких километров в Самарской области. Представленные выше сравнения двух находящихся в различных климатических и геологических условиях экосистем показывают разные знаки коэффициентов регрессии, так что механический перенос полученных для одной экосистемы коэффициентов регрессии на другую хотя технически чрезвычайно прост (и доступен в используемой программе), но дает нереалистичные результаты.

Выбор площадок исследования для измерения характеристик экосистемы должен осуществляться таким образом, чтобы в нем были учтены все основные различные относительные положения в ландшафте – от элювиальных до аллювиальных. В противном случае найденные при недостаточно полном учете этих местоположений статистические связи (коэффициенты регрессии) будут неполно характеризовать экосистему и могут привести к нереалистичным результатам предсказательного картирования. В почвоведении, где есть возможность осуществ-

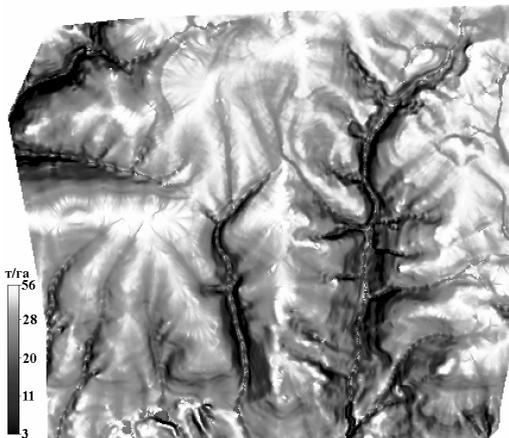


Рис. 6. Карто-схема массы лесной подстилки для экосистемы Приокско-Тerrasного заповедника

влять измерения на сотнях площадок, около 10% от их числа не используется в регрессии, но используется для верификации – выборочной проверки качества результатов предсказательного картирования по известным статистическим критериям (McBratney et al., 2000).

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Практическая неосуществимость массовых измерений характеристик лесных экосистем делает перспективным использование абиотических переменных среды, таких как характеристики рельефа, для получения количественных предсказательных карт, где в каждом элементе содержится число – значение характеристики экосистемы.

Сравнение результатов предсказательного картирования для двух неодинаковых по условиям формирования лесных экосистем выявило существенные различия в организации пространственных узоров изучавшихся характеристик экосистем, которые связаны с различием климатических условий и выражаются в разном отклике характеристик этих экосистем на изменения гидротермических условий.

Использование расширенного набора морфометрических величин с явно описанным физическим смыслом позволяет выявлять статистически значимые связи в условиях, в которых они ранее не обнаруживались. Методы нелинейной множественной регрессии могли бы позволить в большей степени выявить эффекты совместного действия различных абиотических факторов при изучении взаимосвязей и решении задач предсказательного экологического картирования.

Автор признателен профессору Э.Г. Коломыц за любезно предоставленные данные полевых исследований по лесным экосистемам и П.А. Шарому за возможность использовать программу «Аналитическая ГИС Эко» и обсуждение результатов анализа.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Арманд Д.Л.* Наука о ландшафте. М.: Мысль, 1975. 287 с.
- Гагарина Э.И., Абакумов Е.В.* Перспективы почвенных исследований в Жигулевском заповеднике // Изв. Самар. науч. центра РАН. 2004. Спецвып. «Природное наследие России», ч. 1. С. 158 – 164.
- Исаченко А.Г.* Экологическая география России. СПб.: Изд-во С.-Петербур. ун-та, 2001. 328 с.
- Коломыц Э.Г.* Локальные механизмы глобальных изменений природных экосистем. М.: Наука, 2008. 427 с.
- Крауклис А.А.* Проблемы экспериментального ландшафтоведения. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1979. 232 с.
- Ласточкин А.Н.* Морфодинамический анализ. Л.: Недра, 1987. 256 с.
- Ласточкин А.Н.* Рельеф земной поверхности (принципы и методы статической геоморфологии). Л.: Недра, 1991. 340 с.
- Почвоведение – курс лекций, читанных студентам Института сельского хозяйства и лесоводства в Новой Александрии // *Сибирцев Н.М.* Избр. соч.: В 2 т. Т. 1. Почвоведение. М.: Сельхозгиз, 1951. 472 с.
- Пузаченко Ю.Г., Онуфрения И.А., Алещенко Г.М.* Количественные методы классификации форм рельефа // Изв. РАН. Сер. географ. 2002. №6. С. 17 – 25.

## ПРЕДСКАЗАТЕЛЬНОЕ КАРТИРОВАНИЕ ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМ

- Симонов Ю.Г.* Морфометрический анализ рельефа. Смоленск: Изд-во Смолен. гос. ун-та, 1998. 272 с.
- Сочава В.Б.* Учение о геосистемах. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1975. 40 с.
- Шарая Л.С.* Количественный анализ пространственной изменчивости некоторых параметров состояния экосистемы Жигули // Бюл. «Самарская Лука». 2007. Т. 16, №4. С. 639 – 659.
- Шарый П.А.* ECOGIS // ESTI MAP – официальный представитель PB MapInfo в России и странах СНГ [Электронный ресурс]. М., 2006 а. Режим доступа: [http://www.esti-map.ru/Программное\\_обеспечение/ECOGIS/tabid/89/Default.aspx](http://www.esti-map.ru/Программное_обеспечение/ECOGIS/tabid/89/Default.aspx). 11.06.2009.
- Шарый П.А.* Геоморфометрия в науках о Земле и экологии: обзор методов и приложений // Изв. Самар. науч. центра РАН. 2006 б. Т. 8, №2. С. 458 – 473.
- Dullinger S., Dirnböck T., Köck R., Hochbichler E., Englisch T., Sauberer N., Grabherr G.* Interactions among tree-line: differential effects of pine on spruce and larch // J. of Ecology. 2005. Vol. 93. P. 948 – 957.
- Jones M.M., Tuomisto H., Olivas P.C.* Differences in the degree of environmental control on large and small tropical plants: just a sampling effect? // J. of Ecology. 2008. Vol. 96, №2. P. 367 – 377.
- Lees B.G., Van Niel K.P., Laffan S.W.* Predictive vegetation mapping and DEM error // Intern. Symp. on Terrain Analysis and Digital Terrain Mapping (TADTM 2006): Proceedings of TADTM 2006. Nanjing, China, 2006. P. 42 – 45.
- MacMillan R.A., Torregrosa A., Moon D., Coupe R., Philips N.* Automated predictive mapping of ecological entities // Geomorphometry: Concepts, Software, Applications / Eds. T. Hengl, H.I. Reuter. Luxembourg: Office for Official Publications of the European Communities, 2007. Chapter 27. P. 457 – 477.
- Martz L.W., Jong E. de.* CATCH: a Fortran program for measuring catchment area from digital elevation models // Computers and Geosciences. 1988. Vol. 14, № 5. P. 627 – 640.
- McBratney A.B., Odeh I.O.A., Bishop T.F.A., Dunbar M.S., Shatar T.M.* An overview of pedometric techniques for use in soil survey // Geoderma. 2000. Vol. 97, № 3 – 4. P. 293 – 327.
- McKenzie N.J., Ryan P.J.* Spatial prediction of soil properties using environmental correlation // Geoderma. 1999. Vol. 89, № 1 – 2. P. 67 – 94.
- Montgomery D.C., Peck E.A.* Introduction to Linear Regression Analysis. New York: John Wiley & Sons, 1982. 504 p.
- Moore I.D., Grayson R.B., Ladson A.R.* Digital terrain modelling: a review of hydrological, geomorphological, and biological applications // Hydrological Processes. 1991. Vol. 5. P. 3 – 30.
- Scull P., Franklin J., Chadwick O.A., McArthur D.* Predictive soil mapping: a review // Progress in Physical Geography. 2003. Vol. 27, № 2. P. 171 – 197.
- Shary P.A., Sharaya L.S., Mitusov A.V.* Fundamental quantitative methods of land surface analysis // Geoderma. 2002. Vol. 107, № 1 – 2. P. 1 – 32.
- Tomer M.D., Anderson J.L.* Variation of soil water storage across a sand plain hillslope // Soil Science Society of America Journal. 1995. Vol. 59, № 4. P. 1091 – 1100.
- Troeh F.R.* Landform parameters correlated to soil drainage // Soil Science Society of America Proceedings. 1964. Vol. 28, № 6. P. 808 – 812.
- Troll C.* Landscape ecology (geocology) and biogeocenology – a terminology study // Geoforum. 1971. Vol. 8. P. 43 – 46.

## КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

УДК 581.9 (470.32)

### К ХАРАКТЕРИСТИКЕ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА СТЕПНЫХ МЕСТООБИТАНИЙ БРАНДУШКИ РАЗНОЦВЕТНОЙ (*BULBOCODIUM VERSICOLOR* (KER-GAWL.) SPRENG.) В ВОРОНЕЖСКОЙ ОБЛАСТИ

**В.А. Агафонов, Б.И. Кузнецов, В.В. Негрбов**

*Воронежский государственный университет  
Россия, 364006, Воронеж, Университетская пл., 1  
E-mail: agafonov@mail.ru*

Поступила в редакцию 29.09.08 г.

**К характеристике растительного покрова степных местообитаний брандушки разноцветной (*Bulbocodium versicolor* (Ker-Gawl.) Spreng.) в Воронежской области.** – Агафонов В.А., Кузнецов Б.И., Негрбов В.В. – Приведены сведения о флористическом окружении популяций редкого охраняемого на федеральном уровне ранневесеннего эфемероида *Bulbocodium versicolor* (Ker-Gawl.) Spreng. В местах массового произрастания вида на степных склонах балок в окрестностях с. Краснофлотское Петропавловского района Воронежской области зарегистрировано более 100 видов сосудистых растений из 21-го семейства, из которых 3 вида занесены в Красную книгу Российской Федерации, 16 таксонов нуждаются в специальных мерах охраны на территории Воронежской области. Подчеркивается необходимость организации охраны уникального флористического комплекса исследованной территории.

*Ключевые слова:* степная флора, редкий вид, охрана.

**Steppe vegetation characteristics of *Bulbocodium versicolor* (Ker-Gawl.) Spreng. inhabitation in the Voronezh region.** – Agafonov V.A., Kuznetsov B.I., and Negrobov V.V. – Data on the floristic environment of populations of the rare early-spring species *Bulbocodium versicolor* (Ker-Gawl.) Spreng, protected on a federal level, are resulted. The places of mass growth of the species are situated on the steppe slopes of beams near Krasnoflotskoe village (Petropavlovsky district, the Voronezh region). In this territory more than 100 species of vascular plants from 21 families are registered, 3 species entering the Red book of the Russian Federation, 16 taxa require special measures of protection in the Voronezh region. The necessity to organize protection of this unique floristic complex in the territory is emphasized.

*Key words:* steppe flora, rare species, protection.

*Bulbocodium versicolor* (Ker-Gawl.) Spreng. – юго-восточноевропейский вид, ареал которого простирается от Средиземноморья и юго-востока Европы на западе до Заволжья и Предкавказья на востоке (Цвелев, 1979). В списке нуждающихся в охране дикорастущих редких и исчезающих видов флоры на территории Центра европейской части СССР (Редкие..., 1981) данному таксону присвоена категория 3 (сокращающиеся в численности виды), в вышедшей через 7 лет Красной книге РСФСР (1988) таксон был отнесен к категории уязвимых видов. В новом перечне объектов растительного мира, занесенных в Красную книгу Российской Федерации

## К ХАРАКТЕРИСТИКЕ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА

(по состоянию на 1 июня 2005 г.), утвержденном приказом Министерства природных ресурсов Российской Федерации от 25 октября 2005 г. № 289, категория статуса вида осталась неизменной – 2 (сокращающийся в численности), что говорит о сохраняющейся на протяжении более чем двух десятилетий негативной тенденции снижения численности брандушки разноцветной на территории европейской России.

В Воронежской области брандушка произрастает близ северной границы ареала, ее популяции зарегистрированы на территории 15 административных районов (Голицын, Матюшенко, 1964; Камышев, 1971; Агафонов, Микулин, 1997; Агафонов, 2001, 2006; Григорьевская, 2007). В планирующейся к изданию Красной книге Воронежской области брандушке разноцветной присвоена категория 2. Основной причиной такого состояния популяций на территории области является антропогенное воздействие – сбор населением на букеты, выкапывание луковиц для пересадки на приусадебные участки в частные коллекции и, вероятно, в большей степени – перевыпас, уничтожение местообитаний в результате распашки и иных видов коренного преобразования. Если характер распространения вида на территории области в настоящее время установлен довольно полно, то сведения о флористическом окружении ранневесенних синузий брандушки очень скудны и, пожалуй, исчерпываются данными, приведенными в статье С.В. Голицына и Ю.А. Доронина (1964).

Цель настоящей работы заключалась в изучении флористического окружения брандушки разноцветной, образующей ранневесеннюю синузию в растительном покрове степных склонов бассейна Среднего Дона.

Исследования проведены в местах массового произрастания брандушки разноцветной в Петропавловском районе в окрестностях с. Краснофлотское на склонах степных балок Герасимов и Гавриков. Балка Герасимов располагается в 2 км к северо-западу от с. Краснофлотское, балка Гавриков – в 1.5 км к юго-востоку от села. Балки со всех сторон окружены пашнями, максимальная протяженность склонов от пашни до тальвега составляет 60 м, протяженность балок – около 7 км. В результате рекогносцировочного осмотра склонов балок во время цветения брандушки в апреле нами выделены три участка с наиболее многочисленными ценопопуляциями вида, размещенные на склонах различной крутизны и экспозиции. Площадь, занимаемая популяциями брандушки, составляет здесь от 10 до 30 га. Описания растительного покрова выполнено 27 и 28 июня 2008 г. на трех участках: описание № 1 – слабопологий склон западной экспозиции балки Герасимов, почва черноземного типа; описание № 2 – балка Гавриков, в 7 км к юго-востоку от описания № 1, крутой склон юго-восточной экспозиции, почва мелкоземистая глинистая; описание № 3 – балка Гавриков, крутой склон южной экспозиции, близ описания № 2. Видовой состав фиксировался на аровых площадках и маршрутных ходах; помимо выявления флористического состава, определялось общее проективное покрытие травостоя и проективное покрытие каждого вида в пределах аровых площадок. Для уточнения видовой принадлежности некоторых видов, а также для документирования интересных находок собран гербарный материал, который хранится в Гербарии Воронежского государственного университета (VOR) на кафедре ботаники и микологии.

Не останавливаясь подробно на структурных особенностях ценопопуляций брандушки, которым будет посвящена специальная статья, отметим, что в обследованных

дованных местонахождениях численность особей на 1 м<sup>2</sup> колеблется от 91 до 158, причем из них в генеративном состоянии находятся от 14 до 72 особей. В целом численность популяций в обследованных балках несколько выше, чем в местонахождениях на степных склонах правого берега долины р. Ольховатки в Подгоренском районе (Голицын, Доронин, 1964), где С.В. Голицыным регистрировалось от 50 до 100 особей на 1 м<sup>2</sup>. Ранневесеннее окружение брандушки составляют такие виды, как *Gagea podolica* Schult. et Schult. fil., *Scilla sibirica* Haw., *Corydalis solida* (L.) Clairv., *Ornithogalum kochii* Parl., *Erophila verna* (L.) Bess., *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh., *Veronica verna* L., *Tulipa biebersteiniana* Schult. et Schult. fil.

В приведенных ниже флористических списках звездочкой помечены редкие, нуждающиеся в охране, постоянном наблюдении и интересные в ботанико-географическом отношении таксоны.

**Описание № 1.** По склону встречаются молодые, высотой до 1.5 м, деревья *Pyrus communis* L. (1 – 3 особи на аре). Общее проективное покрытие травостоя составляет 100%. Доминантами выступают *Elytrigia repens* (L.) Nevski и *Festuca valesiaca* Gaud. s.l., проективное покрытие которых – 60 – 80%, местами эти виды образуют почти чистые пятна до 5 м<sup>2</sup>. На некоторых участках в содоминанты выходит *Bromopsis riparia* (Rehm.) Holub. Из других злаков встречаются *Poa angustifolia* L., \**Stipa pennata* L. (отдельные куртины из нескольких особей на площади 0.5 – 1 м<sup>2</sup>), редко и спорадично – \**S. lessingiana* Trin. & Rupr., *Elytrigia intermedia* (Host) Nevski, *Phleum phleoides* (L.) H. Karst., *Koeleria cristata* (L.) Pers. Из семейства **Fabaceae** зарегистрированы: *Vicia cassubica* L., *Coronilla varia* L., *Medicago falcata* L., *M. romanica* Prodan, *M. lupulina* L., *Trifolium alpestre* L., *Oxytropis pilosa* (L.) DC., *Lotus stepposus* Kramina, \**Astragalus rupifragus* Pall., *A. onobrychis* L., *Melilotus officinalis* (L.) Pall., *Chamaecytisus ruthenicus* (Fisch. ex Vorosch.) Klask. (местами образует небольшие заросли до 5 – 10 м<sup>2</sup>). Семейство **Cyperaceae** представлено *Carex humilis* Leyss., *C. praecox* Schreb., не играющими заметной роли в сложении растительного покрова данного участка. Из представителей других семейств отмечены: **Alliaceae** – *Allium rotundum* L.; **Apocynaceae** – *Vinca herbacea* Waldst. & Kit.; **Asteraceae** – *Achillea millefolium* L., *A. nobilis* L., *A. setacea* Waldst. & Kit., *Artemisia austriaca* Jacq., *Carduus hamulosus* Ehrh., *Centaurea pseudomaculosa* Dobrocz., *C. scabiosa* L., *Hieracium virosus* Pall., *H. bauhini* Besser, *Senecio erucifolius* L., *S. jacobaea* L., *Taraxacum serotinum* (Waldst. & Kit.) Poir., \**Tragopogon dasyrhyinchus* Artemczuk, *T. podolicus* (DC.) S.A. Nikitin; **Boraginaceae** – *Nonea pulla* DC.; **Brassicaceae** – *Berteroa incana* (L.) DC. (очень редко, спорадично); **Campanulaceae** – \**Campanula bononiensis* L., *C. sibirica* L.; **Convolvulaceae** – *Convolvulus arvensis* L.; **Dipsacaceae** – *Knautia arvensis* (L.) J.M. Coult., *Scabiosa ochroleuca* L.; **Euphorbiaceae** – *Euphorbia virgata* Waldst. & Kit.; **Illecebraceae** – \**Herniaria besseri* Fisch. ex Hornem.; **Labiatae** – *Otites chersonensis* (Zapal) Klok., *Salvia nutans* L., *S. tesquicola* Klokov & Pobed., *Stachys recta* L., *Thymus marschallianus* Willd.; **Malvaceae** – *Lavatera thuringiaca* L.; **Plantaginaceae** – *Plantago lanceolata* L., *P. stepposa* Kuprian.; **Polygalaceae** – *Polygala comosa* Schkuhr; **Ranunculaceae** – \**Adonis volgensis* Stev. ex DC., \**Anemone sylvestris* L. (пятна до 5 м<sup>2</sup>), \**Clematis lathyrifolia* Besser ex Rehb., *Ranunculus auricomus* L.; **Rosaceae** – *Agrimonia eupatoria* L., *Fragaria viridis* (Duchesne) Weston, *Potentilla argentea* L., *P. recta* L.; **Rubiaceae** – *Asperula cynanchica* L., *Galium verum* L.; **Scrophulariaceae** – *Verbascum lychnitis* L., *V. orientale*

Bieb., *V. phoeniceum* L., *Veronica prostrata* L., *Veronica austriaca* L.; **Umbelliferae** – *Eryngium campestre* L. (редко), *E. planum* L., *Falcaria vulgaris* Bernh.

**Описание № 2.** Общее проективное покрытие – 80%. Здесь, в более ксерофитных условиях, обильны *Stipa pennata*, *S. lessingiana*, *Elytrigia intermedia*, *Carex humilis*, *Astragalus austriacus*, встречается *Poa compressa* L. Помимо видов, отмеченных в описании № 1, также встречены представители семейств: **Asteraceae** – *Anthemis tinctoria* L., *Centaurea marschalliana* Spreng., *Galatella villosa* (L.) Rchb. (довольно обильна в верхней трети склона), *\*Jurinea multiflora* (L.) B. Fedtsch.; **Brassicaceae** – *Erucastrum armoracioides* (Czern. ex Turcz.) Cruchet, *Erysimum marschallianum* Andrzej.; **Caryophyllaceae** – *Arenaria micradenia* Bieb., *Gypsophila paniculata* L., *Silene multiflora* (Ehrh.) Pers.; **Fabaceae** – *\*Astragalus macropus* Bunge; **Labiatae** – *Ajuga chia* Schreb., *Phlomis pungens* Willd.; **Ranunculaceae** – *Thalictrum minus* L.; **Rosaceae** – *\*Amygdalus nana* L., *Filipendula vulgaris* Moench, *\*Rosa jundzillii* Besser; **Scrophulariaceae** – *Linaria vulgaris* Mill. Местами обильна *\*Ephedra distachya* L., представленная здесь женскими особями и образующая заросли на площади от 10 до 20 м<sup>2</sup>. Также в нижней трети склона спорадически встречается *\*Gladiolus tenuis* Bieb.

На третьем обследованном участке (описание № 3) проективное покрытие падает до 60 – 70%, спорадически встречаются голые пятна коричневатого цвета почвы в 1 – 2 дм. В верхней части склона получило распространение сообщество с доминированием *Galatella villosa* и *Stipa lessingiana*, на склоне довольно обильны *\*Adonis volgensis*, *Alyssum desertorum* Stapf, *Asparagus officinalis* L., *Astragalus macropus*, *A. rupifragus*, *\*Goniolimon tataricum* (L.) Boiss., *Hieracium echioides* Lumn., *Viola hirta* L. Спорадически встречаются *Allium flavescens* Bess., *\*Centaurea ruthenica* Lam., *\*Iris pumila* L., *\*Serratula lycopifolia* (Vill.) A. Kern., *Peucedanum ruthenicum* M. Bieb., местами доминирует *Salvia nutans*.

В приведенных флористических списках, не претендующих на исчерпывающую полноту, помимо самой *Bulbocodium versicolor*, следует отметить целый ряд степных видов, рекомендованных к занесению в Красную книгу Воронежской области и требующих специальных мер охраны на территории области: *Adonis volgensis*, *Anemone sylvestris*, *Amygdalus nana*, *Astragalus macropus*, *A. rupifragus*, *Centaurea ruthenica*, *Clematis lathyrifolia*, *Ephedra distachya*, *Gladiolus tenuis*, *Goniolimon tataricum*, *Iris pumila*, *Jurinea multiflora*, *Ornithogalum kochii*, *Stipa lessingiana*, *S. pennata*, *Tulipa biebersteiniana*. Из них внесены в Красную книгу Российской Федерации *Bulbocodium versicolor*, *Iris pumila*, *S. pennata*. Большинство перечисленных видов произрастает на территории области на северной или близ северной границы ареала. Для восточноевропейско-западносибирско-среднеазиатского степного *Astragalus macropus*, известного в средней полосе европейской части России только из Воронежской, Самарской, Саратовской и Ульяновской областей, описанное местонахождение новое. Ранее этот вид отмечался в Новохоперском, Богучарском, Павловском и Кантемировском районах Воронежской области. Подтверждено литературное указание о произрастании в Петропавловском районе известного в Центральном Черноземье только из Воронежской области южно-степного *A. rupifragus*, популяции которого в исследованных балках довольно многочисленны. Из других отмеченных видов, представляющих интерес с ботанико-географической точки зрения, следует указать восточноевропейско-кавказский вид *Tragopogon*

*dasyrhynchus*, который приводится для юго-востока Воронежской области без указания точного местонахождения (Маевский, 2006). Из флористического комплекса «брандушковых» степных склонов на территории Воронежской области нуждаются в специальном наблюдении за состоянием популяций такие виды, как *Campanula bononiensis*, *Herniaria besseri*, *Serratula lycopifolia*, *Rosa jundzillii*, *Vinca herbacea*, *Gagea podolica*.

Представитель воронежской флоры брандушка разноцветная – редкий, охраняемый на федеральном уровне вид, на территории области произрастает в поймах рек на возвышенных, иногда засоленных участках и на степных склонах, где популяции его наиболее многочисленны. Исследование местообитаний вида на степных склонах балок на крайнем юго-востоке Воронежской области в Петропавловском районе показало высокую насыщенность флористического окружения ранневесенних синузий брандушки редкими и нуждающимися в охране степными видами, из которых 3 занесены в Красную книгу Российской Федерации и подлежат охране на всей территории России, 16 видов нуждаются в специальных мерах охраны на территории области. Учитывая сильнейшую трансформацию растительного покрова немногих сохранившихся степных участков и полное отсутствие ботанических памятников природы в юго-восточной части области, уникальный флористический комплекс степных балок Герасимов и Гавриков в окрестностях с. Краснофлотское Петропавловского района необходимо взять под охрану.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Агафонов В.А. Виды Красной книги во флоре Воронежской области // Вестн. Воронеж. гос. ун-та. Сер. Химия, биология. 2001. № 1. С. 21 – 25.

Агафонов В.А. Степные, кальцефильные, псаммофильные и галофильные эколого-флористические комплексы бассейна Среднего Дона: их происхождение и охрана. Воронеж: Изд-во Воронеж. гос. ун-та, 2006. 250 с.

Агафонов В.А., Микулин Е.В. Редкие и охраняемые виды растений во флоре урочища Шлепчино Богучарского района Воронежской области // Актуальные вопросы экологии и охраны природы южных регионов России и сопредельных территорий: Тез. докл. XI межреспубл. науч.-практ. конф. Краснодар: Изд-во Кубан. гос. ун-та, 1997. С. 69 – 70.

Голицын С.В., Доронин Ю.А. Брандушка русская (*Bulbocodium ruthenicum* Vge.) на степных склонах в Подгоренском районе // Охрана природы Центрально-Черноземной полосы. 1964. Вып. 5. С. 256 – 260.

Голицын С.В., Матюшенко В.В. Элементы полупустыни на крайнем юго-востоке Центрального Черноземья // Науч. зап. Воронеж. отд-ния Всесоюз. ботан. о-ва. 1964. С. 15 – 22.

Григорьевская А.Я. Новые сведения о распространении редких и нуждающихся в охране растений Красной книги России в Воронежской области // Флора и растительность Центрального Черноземья – 2007: Материалы науч. конф. Курск: Изд-во Курск. гос. ун-та, 2007. С. 5 – 9.

Камышев Н.С. Флора Каменной и Хреновской степей Воронежской области // Науч. зап. Воронеж. отд-ния. Всесоюз. ботан. о-ва. 1971. С. 31 – 54.

Красная книга РСФСР. Растения. М.: Росагропромиздат, 1988. 591 с.

Маевский П.Ф. Флора средней полосы европейской части России. 10-е изд. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2006. 600 с.

Редкие и исчезающие виды флоры СССР, нуждающиеся в охране / Под ред. А.Л. Тахтаджяна. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1981. 264 с.

Цвелев Н.Н. Род Брандушка – *Bulbocodium* // Флора европейской части СССР. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1979. Т. 4. С. 218.

## ВОЗМОЖНОСТИ ПРИМЕНЕНИЯ ПОКАЗАТЕЛЕЙ ВАРИАЦИИ В ИССЛЕДОВАНИИ ТЕРМОБИОЛОГИИ РЕПТИЛИЙ

Н.А. Четанов<sup>1</sup>, Н.А. Литвинов<sup>2</sup>, А.Г. Бакиев<sup>1</sup>

<sup>1</sup> *Институт экологии Волжского бассейна РАН  
Россия, 445003, Самарская обл., Тольятти, Комзина, 10  
E-mail: herpetology@list.ru*

<sup>2</sup> *Пермский государственный педагогический университет  
Россия, 614990, Пермь, Сибирская, 24  
E-mail: ganshchuk@mail.ru*

Поступила в редакцию 01.12.08 г.

**Возможности применения показателей вариации в исследовании термобиологии рептилий.** – Четанов Н.А., Литвинов Н.А., Бакиев А.Г. – Рассматривается возможность применения показателей вариации при математической обработке материалов по термобиологии рептилий. На примере данных для трёх видов пресмыкающихся проводятся статистические сравнения среднего квадратического отклонения. Предлагаются индексы, в основу которых положены показатели вариации.

*Ключевые слова:* термобиология рептилий, показатели вариации.

**Possibilities of applying variation parameters in reptile thermobiology studies.** – Chetanov N.A., Litvinov N.A., and Bakiev A.G. – Possible application of the coefficient of variation in reptile thermobiology studies is considered. With data for 3 reptile species as an example, statistical comparisons of the mean-square deviation are carried out. Indices on the basis of variation parameters are offered.

*Key words:* reptile thermobiology, variation parameters.

Изучением изменчивости температуры тела рептилий и температурных условий их обитания занимаются многие исследователи. Для обработки полученных данных используются различные математические подходы. Например, С.В. Ганцук (2005) вычисляла показатели силы влияния температуры субстрата и воздуха на температуру тела, корреляционные отношения между температурами.

Вариационный анализ в доступной нам литературе по термобиологии рептилий, как правило, ограничивается приведением лимитов изменчивости и размаха вариации. При этом указываются максимальная и минимальная варианты для того или иного температурного признака (температура тела, температура субстрата, температура приземного воздуха и т.д.) и их разность.

Цель нашего сообщения заключается в том, чтобы с помощью среднего квадратического отклонения раскрыть некоторые возможности использования показателей вариации применительно к термобиологии рептилий.

У обыкновенного ужа *Natrix natrix* (Linnaeus, 1758) из юго-восточной части Пермского края статистическому анализу были подвергнуты 3 температурных признака: температура тела, температура субстрата и температура приземного воздуха. Температуру тела измеряли в пищеводе животного непосредственно после поимки, температуру субстрата и температуру приземного воздуха – в месте

обнаружения животного. Для измерения температур использовался термисторный датчик, подключенный к цифровому микроультиметру, с предварительной градуировкой его показаний по портативному электронному термометру «Checktemp» с цифровой индикацией и разрешением 0.1°C.

Сбор материала проводился в 2005, 2007 – 2008 гг. на территории Кишертского, Кунгурского и Уинского районов Пермского края. Объем выборки (*n*) составил 199. Более половины обыкновенных ужей отловлены весной, в начале мая, в период спаривания. Первичные данные по температурным признакам (температура тела, субстрата и воздуха, °C) обыкновенного ужа: 1 – 20.6, 21.6, 18.2; 2 – 20.0, 21.6, 18.2; 3 – 20.1, 21.6, 18.2; 4 – 15.2, 21.6, 18.2; 5 – 29.8, 23.1, 22.7; 6 – 29.6, 23.1, 22.7; 7 – 16.8, 15.0, 13.5; 8 – 30.7, 25.1, 18.2; 9 – 29.2, 27.9, 19.8; 10 – 27.4, 27.9, 19.8; 11 – 31.0, 27.9, 19.8; 12 – 2.9, 21.9, 24.5; 13 – 28.1, 22.4, 21.9; 14 – 24.8, 23.5, 22.8; 15 – 29.2, 29.2, 27.9; 16 – 27.4, 29.2, 27.9; 17 – 30.0, 29.2, 27.9; 18 – 28.1, 29.2, 27.9; 19 – 33.2, 29.2, 27.9; 20 – 18.1, 21.9, 19.0; 21 – 24.5, 21.9, 19.0; 22 – 27.3, 21.9, 19.0; 23 – 27.9, 21.9, 19.0; 24 – 26.2, 21.9, 19.0; 25 – 26.7, 21.9, 19.0; 26 – 2.6, 21.9, 19.0; 27 – 27.6, 21.9, 19.0; 28 – 29.6, 21.9, 19.0; 29 – 27.6, 21.9, 19.0; 30 – 26.7, 21.9, 19.0; 31 – 27.6, 21.9, 19.0; 32 – 23.1, 22.0, 18.5; 33 – 26.8, 22.0, 18.5; 34 – 25.2, 22.0, 18.5; 35 – 20.8, 22.5, 22.2; 36 – 19.5, 22.5, 22.2; 37 – 22.4, 22.5, 22.2; 38 – 21.3, 22.5, 22.2; 39 – 21.3, 22.5, 22.2; 40 – 22.4, 22.5, 22.2; 41 – 22.8, 22.5, 22.2; 42 – 21.9, 22.5, 22.2; 43 – 21.4, 22.5, 22.2; 44 – 24.3, 22.5, 22.2; 45 – 21.1, 22.5, 22.2; 46 – 23.4, 22.5, 22.2; 47 – 25.1, 24.7, 18.3; 48 – 23.0, 24.7, 18.3; 49 – 21.3, 21.6, 21.1; 50 – 21.1, 21.6, 21.1; 51 – 24.0, 21.6, 21.1; 52 – 23.2, 21.6, 21.1; 53 – 21.9, 21.6, 21.1; 54 – 21.7, 21.6, 21.1; 55 – 27.1, 21.6, 21.1; 56 – 28.4, 21.6, 21.1; 57 – 28.4, 21.6, 21.1; 58 – 26.4, 21.6, 21.1; 59 – 26.2, 21.6, 21.1; 60 – 27.3, 21.6, 21.1; 61 – 21.1, 21.6, 21.1; 62 – 22.5, 21.6, 21.1; 63 – 26.0, 21.6, 21.1; 64 – 27.3, 21.6, 21.1; 65 – 27.6, 21.6, 21.1; 66 – 26.2, 21.6, 21.1; 67 – 27.8, 25.2, 20.6; 68 – 22.2, 24.8, 28.6; 69 – 29.0, 21.2, 18.3; 70 – 24.7, 21.2, 18.3; 71 – 22.7, 19.6, 18.8; 72 – 67.0, 23.9, 15.1; 73 – 25.1, 22.3, 16.9; 74 – 22.0, 26.0, 26.0; 75 – 29.4, 25.6, 26.5; 76 – 24.7, 17.4, 16.7; 77 – 29.4, 17.5, 18.4; 78 – 27.4, 17.6, 19.2; 79 – 29.2, 21.2, 20.8; 80 – 26.1, 21.2, 20.8; 81 – 25.6, 21.2, 17.5; 82 – 30.5, 22.3, 22.0; 83 – 22.0, 19.7, 19.2; 84 – 29.0, 19.6, 19.6; 85 – 25.4, 20.0, 19.5; 86 – 24.9, 24.8, 21.4; 87 – 31.9, 19.8, 19.6; 88 – 30.5, 20.2, 20.4; 89 – 32.6, 23.2, 23.0; 90 – 31.4, 23.1, 22.9; 91 – 27.2, 23.0, 19.6; 92 – 31.9, 28.0, 28.0; 93 – 29.1, 39.0, 35.3; 94 – 20.1, 18.5, 18.9; 95 – 30.4, 25.5, 24.1; 96 – 24.2, 18.2, 20.6; 97 – 26.0, 21.7, 20.6; 98 – 28.8, 26.5, 26.5; 99 – 29.4, 26.5, 26.5; 100 – 29.4, 21.6, 21.2; 101 – 30.0, 21.6, 21.2; 102 – 29.8, 21.6, 21.2; 103 – 27.9, 19.6, 14.3; 104 – 27.6, 19.2, 16.6; 105 – 30.0, 19.2, 16.6; 106 – 25.6, 17.9, 15.4; 107 – 27.1, 17.9, 15.4; 108 – 25.2, 17.9, 15.4; 109 – 25.2, 17.9, 15.4; 110 – 28.4, 23.5, 24.3; 111 – 29.2, 20.2, 19.4; 112 – 24.5, 20.2, 19.4; 113 – 23.5, 32.6, 29.6; 114 – 16.4, 32.6, 29.6; 115 – 27.9, 32.6, 29.6; 116 – 29.8, 32.6, 29.6; 117 – 28.6, 32.6, 29.6; 118 – 26.0, 32.6, 29.6; 119 – 26.2, 32.6, 29.6; 120 – 21.3, 32.6, 29.6; 121 – 24.8, 32.6, 29.6; 122 – 24.9, 32.6, 29.6; 123 – 27.2, 32.6, 29.6; 124 – 24.9, 18.3, 19.6; 125 – 21.8, 18.3, 19.6; 126 – 24.5, 19.0, 17.8; 127 – 27.3, 19.0, 17.8; 128 – 25.2, 19.0, 17.8; 129 – 26.7, 19.0, 17.8; 130 – 22.7, 19.0, 17.8; 131 – 20.9, 19.0, 17.8; 132 – 24.7, 23.5, 19.6; 133 – 28.1, 19.7, 19.4; 134 – 31.2, 15.6, 14.7; 135 – 29.6, 15.6, 14.7; 136 – 28.3, 15.6, 14.7; 137 – 28.1, 15.6, 14.7; 138 – 27.4, 15.6, 14.7; 139 – 25.2, 15.6, 14.7; 140 – 24.7, 15.6, 14.7; 141 – 24.0, 15.6, 14.7; 142 – 23.5, 15.6, 14.7; 143 – 24.0, 15.6, 14.7; 144 – 24.7, 15.6, 14.7; 145 – 26.5, 15.6, 14.7; 146 – 23.0, 15.6, 14.7; 147 – 26.4, 15.6, 14.7; 148 – 21.1, 15.6, 14.7; 149 – 24.8, 15.6, 14.7; 150 – 27.3, 15.6, 14.7; 151 – 24.8, 15.6, 14.7; 152 – 22.7, 15.6, 14.7; 153 – 22.8, 15.6, 14.7; 154 – 24.7, 15.6, 14.7; 155 – 28.6, 34.0, 29.6; 156 – 25.4, 20.0, 22.4; 157 – 25.5, 13.7, 9.9; 158 – 17.1, 13.7, 9.9; 159 – 14.5, 14.9, 12.0; 160 – 23.0, 14.9, 11.7; 161 – 28.6, 17.2, 18.3; 162 – 18.1, 11.1, 9.9; 163 – 27.4, 19.8, 19.9; 164 – 21.3, 17.2, 14.1; 165 – 26.7, 21.8, 19.4; 166 – 23.7, 21.8, 23.0; 167 – 23.6, 20.8, 16.8; 168 – 22.9, 26.0, 26.1; 169 – 27.7, 20.8, 22.7; 170 – 28.6, 21.1, 20.8; 171 – 20.3, 18.9, 18.8; 172 – 32.1, 24.1, 24.5; 173 – 29.4, 21.7, 21.7; 174 – 23.9, 23.7, 22.2; 175 – 35.3, 23.7, 22.2; 176 – 36.6, 23.7, 22.2; 177 – 18.2, 17.4, 17.0; 178 – 29.5, 22.0, 18.8; 179 – 22.1, 22.0, 18.8; 180 – 22.3, 22.0, 18.8; 181 – 27.1, 22.1, 23.6; 182 – 29.0, 22.1, 23.6; 183 – 25.1, 22.1, 23.6; 184 – 27.1, 22.8, 23.3; 185 – 23.3, 22.2, 22.2; 186 – 27.6, 22.2, 21.7; 187 – 26.9, 20.5, 20.1; 188 – 26.3, 27.1, 27.4; 189 – 27.8, 21.9, 21.9; 190 – 24.7, 21.6, 21.3; 191 – 20.4, 21.6, 21.3; 192 – 19.5, 16.9, 17.0; 193 – 24.0, 21.2, 21.2; 194 – 23.7, 20.5, 21.1; 195 – 27.8, 19.6, 18.1; 196 – 30.2, 30.2, 30.2; 197 – 28.1, 25.3, 26.5; 198 – 26.9, 11.0, 10.9; 199 – 29.3, 11.0, 10.9.

В настоящей статье использован также цифровой материал из ранее опубликованной авторами статьи (Литвинов и др., 2006), где приведены данные, которые получены с помощью описанных выше приборов и методических приемов.

Статистический анализ количественных данных обычно начинают с проверки нормальности их распределения. Надо заметить, что среднее квадратическое от-

## ВОЗМОЖНОСТИ ПРИМЕНЕНИЯ ПОКАЗАТЕЛЕЙ ВАРИАЦИИ

клонение (как и среднюю арифметическую) корректно использовать для характеристики только тех выборок, в которых распределение вариантов существенно не отклоняется от нормального. По нашим материалам, относящимся к различным видам рептилий Волжского бассейна, нормальному закону соответствует распределение температурных признаков тела, субстрата и воздуха в отдельных малочисленных выборках и почти во всех многочисленных ( $n > 100$ ) выборках. Отсюда следует, что приблизиться к нормальному распределению можно за счет увеличения объема выборки. Но в некоторых случаях не помогает и значительный объем выборки. Скорее всего, согласно нашим данным, ненормальное распределение вариантов в репрезентативной выборке обусловлено так называемыми «мнимыми повторностями». Псевдорепликация (или использование мнимых повторностей) определена С.Х. Хелбертом (Hurlbert, 1984, цит. по: Проблемы экологического..., 2008) как проверка статистических гипотез при оценке эффекта влияния фактора по экспериментальным данным, когда группы воздействий не могут быть признаны повторными (хотя выборки были сформированы), или эти повторности не являются статистически независимыми. Поэтому мы полагаем, что при формировании выборки надо избавиться от взаимозависимых и повторяющихся в ней вариант.

На примере наших данных рассмотрим соответствие температурных значений нормальному распределению в весьма многочисленной ( $n = 199$ ) выборке обыкновенного ужа из Пермского края. В настоящее время существуют различные численные методы оценки соответствия изучаемого распределения признака нормальному распределению. Так, в пакете «Statistica» реализован критерий Колмогорова – Смирнова, позволяющий с достаточной строгостью принять или опровергнуть нулевую гипотезу об отсутствии отличий от нормальности. Статистический анализ нормальности распределения температурных значений в трех наших выборках, объем каждой из которых равен 199 (табл. 1), показывает, что по критерию Колмогорова – Смирнова нормально распределена температура тела ( $p > 0.20$ ), значительно отличается от нормального распределения температура субстрата и приземного воздуха ( $p < 0.01$ ).

**Таблица 1**

Результаты статистического анализа значений температурных признаков  
обыкновенного ужа из Пермского края

Признак	$n$	Средняя арифметическая и ее ошибка $M \pm m$	Среднее квадратическое отклонение	Критерий Колмогорова – Смирнова	
				$d$	$p$
Температура тела	199	25.67±0.26	3.67	0.06834	>0.20
	94	25.95±0.39	3.79	0.09879	>0.20
Температура субстрата	199	21.71±0.33	4.65	0.17651	<0.01
	94	21.70±0.44	4.30	0.10672	>0.20
Температура воздуха	199	20.34±0.32	4.54	0.11954	<0.01
	94	20.52±0.46	4.47	0.09217	>0.20

Обратимся к первичным данным. Многократно повторяются в отдельных вариантах значения температуры субстрата и температуры воздуха (одинаковые их значения – 21.6 и 18.2°C соответственно в вариантах 2 – 4, 23.1 и 22.7°C – в вариантах 5 – 6, 27.9 и 19.8°C – в вариантах 9 – 11 и т.д.). Если из повторяющихся в каждом случае вариант оставить первую варианту, то объем выборки снизится со

199 до 94, т.е. из вариант 2 – 4 мы оставляем только варианту 2, из 5 – 6 оставляем варианту 5, из 9 – 11 – варианту 9 и т.д. Эта процедура проделывается не только с первичными данными о температуре субстрата и воздуха, но и с данными о температуре тела. Таким путем мы уменьшаем объем выборок, но избавляемся от проблемы с мнимыми повторностями. Распределение всех трех температурных признаков стало соответствовать нормальному закону, несмотря на то, что объем каждой выборки снизился со 199 до 94 (см. табл. 1).

Поясним причины появления «мнимых повторностей» на этапе сбора первичных данных. Так, сбор нашего материала проводился во время весеннего спаривания змей. При этом обыкновенные ужи встречаются чаще не поодиночке, а парами или по несколько особей в брачных клубках. Температура субстрата и воздуха для каждой из таких групп будет одинаковой, при этом, как правило, незначительно различается и индивидуальная температура тела. Можно рекомендовать проводить температурные измерения только у одной змеи из группы; если изучаются половые различия, то – у одного самца и у одной самки. Точно так же надо поступать в случае одновременного обнаружения в одном убежище нескольких животных и в других подобных случаях.

В табл. 2 приведены результаты статистического сравнения значений среднего квадратического отклонения температур тела обыкновенного ужа и окружающей среды с помощью *t*-критерия Стьюдента. Объем каждой из трех выборок равен 94. Различия недостоверны даже на 5%-ном уровне значимости во всех трех случаях сравнений.

**Таблица 2**

Результаты статистического сравнения значений среднего квадратического отклонения температур тела обыкновенного ужа и окружающей среды ( $n = 94$ )

Сравниваемые температурные характеристики	$t_{\phi}$	$P$
Субстрат – тело	1.22	>0.05
Воздух – тело	1.59	>0.05
Субстрат – воздух	0.38	>0.05

При статистических сравнениях, результаты которых даны в табл. 2, мы возвращаемся к проблеме недостаточно репрезентативных выборок. После избавления от «мнимых повторностей» выборки стали недостаточно репрезентативными для решения поставленных задач по выявлению различий между средними квадратическими отклонениями. Понятно, что надо оперировать выборками, сочетающими нормальное распределение и высокое число вариантов.

Перейдем к таким выборкам. Чтобы не увеличивать объем настоящей публикации сверх разумного предела очередными громоздкими первичными данными, используем данные из литературы. Как уже говорилось, авторы в своих публикациях по термобиологии рептилий обычно не приводят значений среднего квадратического отклонения. Зато во многих работах приводятся ошибка выборочного среднего арифметического и объем выборки, на основании которых можно вычислить среднее квадратическое отклонение  $S_x$  по формуле

$$S_x = S_x^- \cdot \sqrt{n},$$

где  $S_x^-$  – статистическая ошибка среднего арифметического,  $n$  – объем выборки.

С помощью данной формулы попытаемся провести статистические сравнения на более многочисленных выборках ( $n \geq 120$ ). Обратимся к нашей публикации (Литвинов и др., 2006), взяв в качестве примера средние и их ошибки из выборок

## ВОЗМОЖНОСТИ ПРИМЕНЕНИЯ ПОКАЗАТЕЛЕЙ ВАРИАЦИИ

значений температуры для трех видов рептилий Пермского края – живородящей ящерицы *Zootoca vivipara* (Lichtenstein, 1823), прыткой ящерицы *Lacerta agilis* Linnaeus, 1758 и обыкновенного ужа *Natrix natrix* (Linnaeus, 1758) (табл. 3).

**Таблица 3**

Термобиологическая характеристика рептилий Пермского края (Литвинов и др., 2006)

Температура, °С	Виды рептилий		
	Живородящая ящерица (n = 120)	Прыткая ящерица (n = 185)	Обыкновенный уж (n = 407)
Воздуха	22.9±0.58	27.0±0.65	20.2±0.34
Субстрата	23.2±0.47	27.8±0.56	23.6±0.27
Тела	27.6±0.43	30.7±0.30	25.3±0.18

Основываясь на этих данных, мы можем вычислить по указанной формуле значения среднего квадратического отклонения для каждого температурного признака – температур воздуха, субстрата, тела (табл. 4).

**Таблица 4**

Среднее квадратическое отклонение температур окружающей среды и тела рептилий

Средние квадратические отклонения можно сравнивать при помощи *t*-критерия Стьюдента, учитывая следующее замечание. «Применять критерий Стьюдента к оценке разности между показателями вариации следует осторожно, особенно в тех случаях, когда приходится сравнивать показатели, вычисленные на малочисленных выборках. Нулевую гипотезу можно считать опровергнутой при условии, что  $t_{\phi} > t_{st}$  для 0.1%-ного уровня значимости и числа степеней свободы  $k = n_1 + n_2 - 2$ » (Лакин, 1980, с. 109).

Температура, °С	Виды рептилий		
	Живородящая ящерица	Прыткая ящерица	Обыкновенный уж
Воздуха	6.35	8.84	6.86
Субстрата	5.15	7.62	5.45
Тела	4.71	4.08	3.63

В табл. 5 приведены результаты статистического сравнения значений среднего квадратического отклонения температур окружающей среды и тела с помощью *t*-критерия Стьюдента.

**Таблица 5**

Внутривидовое сравнение средних квадратических отклонений температур окружающей среды и тела с помощью *t*-критерия Стьюдента

Сравниваемые температурные показатели	Виды рептилий					
	Живородящая ящерица		Прыткая ящерица		Обыкновенный уж	
	$t_{\phi}$	<i>P</i>	$t_{\phi}$	<i>P</i>	$t_{\phi}$	<i>P</i>
Воздух – тело	3.21	<0.01	9.40	<0.001	11.87	<0.001
Субстрат – тело	0.98	>0.05	7.88	<0.001	7.93	<0.001

У прыткой ящерицы и обыкновенного ужа различия достоверны по *t*-критерию Стьюдента на 0.1%-ном уровне значимости, что позволяет опровергнуть нулевую гипотезу. В случае с живородящей ящерицей различия недостоверны на 0.1%-ном уровне значимости, т.е. нулевая гипотеза не может быть опровергнута.

Среднее квадратическое отклонение можно использовать и для проведения межвидовых сравнений. Результаты попарного сравнения трех видов рептилий приведены в табл. 6, исходные данные взяты из табл. 4.

**Таблица 6**

Межвидовое сравнение средних квадратических отклонений температуры воздуха, субстрата и тела с помощью *t*-критерия Стьюдента

Сравниваемые виды	Температурные показатели					
	воздуха		субстрата		тела	
	$t_{\phi}$	<i>P</i>	$t_{\phi}$	<i>P</i>	$t_{\phi}$	<i>P</i>
Живородящая ящерица – прыткая ящерица	4.04	<0.001	4.78	<0.001	1.70	>0.05
Живородящая ящерица – обыкновенный уж	1.07	>0.05	0.78	>0.05	3.28	<0.01
Прыткая ящерица – обыкновенный уж	3.81	<0.001	4.93	<0.001	1.82	>0.05

По температуре тела различия средних квадратических отклонений между тремя рассматриваемыми видами не достигают 0.1%-ного уровня значимости. По температурам внешней среды различия на 0.1%-ном уровне отмечаются между двумя видами ящериц, а также между прыткой ящерицей и обыкновенным ужом. При этом самым эвритермным видом является прыткая ящерица, у которой значения среднего квадратического отклонения как для температуры субстрата, так и для температуры воздуха достоверно выше, чем у двух других видов рептилий (см. табл. 4 и 6).

Основываясь на среднем квадратическом отклонении температур тела и окружающей среды, мы можем перейти к производным величинам – индексам, представляющим собой отношения вариационных показателей друг к другу. Исходя из имеющихся в табл. 4 цифр, можно рассмотреть 2 таких индекса: во-первых, частное от деления среднего квадратического отклонения температуры тела на среднее квадратичное отклонение температуры воздуха, во-вторых, частное от деления среднего квадратичного отклонения температуры тела на среднее квадратичное отклонение температуры субстрата. Чем меньше значение любого из этих индексов, тем, соответственно, меньше вариабельность температуры тела относительно

**Таблица 7**

Отношение средних квадратических отклонений температур окружающей среды и тела

Отношение	Виды рептилий		
	Живородящая ящерица	Прыткая ящерица	Обыкновенный уж
Тело / воздух	0.74	0.46	0.53
Тело / субстрат	0.91	0.54	0.67

вариабельности температуры среды. Значения приведены в табл. 7.

Для живородящей ящерицы, прыткой ящерицы и обыкновенного ужа значения обоих индексов меньше единицы, что подтверждает хорошо из-

вестный факт – более высокую вариабельность температуры окружающей среды по сравнению с температурой тела рептилий. У каждого из трех видов рептилий значение для отношения «тело / воздух» ниже, чем для отношения «тело / субстрат». Это является следствием большей вариабельности температуры субстрата по сравнению с приземным воздухом. Рассматриваемые виды по возрастанию вариабельности температуры тела относительно как температуры воздуха, так и температуры субстрата ранжируются в следующем порядке: прыткая ящерица, обыкновенный уж, живородящая ящерица. Следует подчеркнуть, что при сравнении значений подобных индексов можно делать выводы только предварительного характера, поскольку для них нет формул расчета статистических ошибок и сравнений. Сравнения эти будут не статистического, а арифметического плана. Сравнивая значения предложенных индексов, необходимо использовать однотипный

## ВОЗМОЖНОСТИ ПРИМЕНЕНИЯ ПОКАЗАТЕЛЕЙ ВАРИАЦИИ

материал. К примеру, если мы сравниваем разные виды из одного географического места, то необходимо брать данные, полученные в одно время года. Так, при включении в табл. 7 собственных данных о соотношении стандартных отклонений показателей температуры для ужа из табл. 1 мы получим отношение показателей вариации тела и воздуха 0.85, тела и субстрата 0.88. И этим новым данным в ранжированном ряду будет сложно найти адекватное место. Но так поступать нельзя, поскольку материал собирался в разное время: данные для публикации (Литвинов и др., 2006) – это конец мая и июнь, а данные для табл. 1 – это в основном начало мая.

Смысл использования предлагаемых индексов заключается в предварительном определении соотношения изменения температуры тела с изменением температур окружающей среды (субстрата и воздуха). Для каждого индекса теоретически возможно наличие двух крайних значений: единица и нуль. Как показано в диссертационной работе С.В. Ганцук (2005) на примере ящериц Волжско-Камского края, корреляционная связь между температурой тела и температурой окружающей среды не является прямолинейной, значения корреляционного отношения температур тела и субстрата, тела и воздуха в высшей степени достоверны ( $p < 0.001$ ); статистически достоверны и значения показателя силы влияния температуры субстрата и температуры воздуха на температуру тела ( $p < 0.01$ ). Можно предположить: у сравниваемых групп рептилий более высока – в конкретных условиях – «эктотермность» той группы, у которой соответствующий индекс ближе к единице.

Показатели вариации корректно использовать для характеристики выборок, распределение вариантов в которых существенно не отличается от нормального. Приблизиться к нормальному распределению при изучении температурных признаков пресмыкающихся помогают увеличение объема выборки и избегание «мнимых повторностей». На примере среднего квадратического отклонения показано, что показатели вариации позволяют делать результаты математической обработки данных по термобиологии рептилий более информативными. Статистическое сравнение значений этих показателей позволяет проверять гипотезы о внутри- и межвидовых различиях в температурном варьировании. При использовании  $t$ -критерия Стьюдента нулевая гипотеза о равенстве генеральных показателей вариации опровергается при  $p < 0.001$ . Отношения вариационных показателей друг к другу можно использовать в качестве индексов.

Авторы выражают благодарность Г.С. Розенбергу, Д.Б. Гелашвили, В.К. Шитикову и рецензентам за ценные замечания.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Ганцук С.В.* Микроклиматические условия обитания ящериц Волжско-Камского края и температура их тела: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Тольятти, 2005. 19 с.

*Лакин Г.Ф.* Биометрия. М.: Высш. шк., 1980. 294 с.

*Литвинов Н.А., Ганцук С.В., Воробьева А.С., Руцкина И.М., Сипатов Н.Н., Чазова Т.Ю., Четанов Н.А.* Новые материалы по биологии земноводных и пресмыкающихся Пермского края // Региональный компонент в преподавании биологии, валеологии, химии: Межвуз. сб. науч.-метод. работ. Пермь: Изд-во Перм. гос. пед. ун-та, 2006. С. 32 – 40.

Проблемы экологического эксперимента (планирование и анализ наблюдений). Тольятти: Кассандра, 2008. 274 с.

УДК [597.822: 591.53] (282.247.41)

**ГЕЛЬМИНТЫ СЪЕДОБНОЙ ЛЯГУШКИ –  
*RANA ESCULENTA* LINNAEUS, 1758 (ANURA, AMPHIBIA)  
СРЕДНЕГО ПОВОЛЖЬЯ**

**И.В. Чихляев<sup>1</sup>, А.И. Файзулин<sup>1</sup>, Р.И. Замалетдинов<sup>2</sup>**

<sup>1</sup> *Институт экологии Волжского бассейна РАН  
Россия, 445003, Самарская область, Тольятти, Комзина, 10  
E-mail: amvolga@inbox.ru*

<sup>2</sup> *Казанская государственная академия ветеринарной медицины им. Н.Э. Баумана  
Россия, 420074, Казань, Сибирский тракт, 35  
E-mail: i.ricinus@rambler.ru*

Поступила в редакцию 02.12.08 г.

**Гельминты съедобной лягушки – *Rana esculenta* Linnaeus, 1758 (Anura, Amphibia) Среднего Поволжья.** – Чихляев И.В., Файзулин А.И., Замалетдинов Р.И. – Впервые приводятся данные о гельминтах съедобной лягушки (*Rana esculenta* Linnaeus, 1758) Среднего Поволжья по результатам вскрытия 15 экз., отловленных в 2007 – 2008 гг. на территории Республики Татарстан и Самарской области. Видовой состав гельминтов насчитывает 11 видов: Trematoda – 10 и Nematoda – 1. Среди гельминтов доминируют передающиеся через пищу взрослые формы трематод (9 видов), что связано с питанием водными беспозвоночными и молодью амфибий. Незначительна доля личиночных форм гельминтов (1) и не циркулирующих по трофическим связям геонематод (1).

*Ключевые слова:* съедобная лягушка, *Rana esculenta*, гельминты, трематоды, нематоды.

**Data on the helminths of edible frog *Rana esculenta* Linnaeus, 1758 (Anura, Amphibia) in Middle-Volga region.** – Chikhlaev I.V., Fayzulin A.I., and Zamaletdinov R.I. – Data on the helminths of edible frog (*Rana esculenta* Linnaeus, 1758) from the Middle-Volga region are resulted for the first time. These data were obtained during dissection of 15 specimens gathered in Tatarstan Republic and the Samara region in 2007 – 2008. The specific composition counts 11 species, namely: Trematoda – 10, Nematoda – 1. Among the helminths the adult trematoda forms transmitting with food (9 species) predominate, which is due to eating water invertebrates and young amphibians. The fraction of the larval forms of helminths (1) and geonematodes not circulating through trophic chains (1) is insignificant.

*Key words:* edible frog, *Rana esculenta*, helminth, trematoda, nematod.

На территории Среднего Поволжья съедобная лягушка относится к наименее изученным видам земноводных. Во-первых, гибридогенное происхождение от озерной и прудовой лягушек и связанная с ним промежуточная характеристика морфологических признаков затрудняют диагностику данного вида. При этом съедобная лягушка обычно обитает в популяционных системах совместно с родительскими видами. Во-вторых, в отличие от западной части ареала, встречи на восточной периферии, в том числе на территории Поволжья, редки. По опубликованным данным, доля встреч съедобной лягушки от всех зеленых лягушек достигает 21% ( $n = 101$ ) в Центрально-Черноземном регионе (Lada et al., 1995). На востоке ареала встречаемость составляет всего 5% ( $n = 41$ ) в Ивановской области (Okulova et al.,

## ГЕЛЬМИНТЫ СЪЕДОБНОЙ ЛЯГУШКИ

1997), 7% ( $n = 123$ ) в Нижегородской области (Borkin et al., 2002), 8% ( $n = 75$ ) в Удмуртии (Борисовский и др., 2001) и Мордовии (Ручин, Рыжов, 2006).

В целом экология этого вида земноводных изучена не достаточно полно (Кузьмин, 1999), в частности, единственные сведения о паразитах съедобной лягушки ограничиваются территорией востока Центрального Черноземья (Резванцева, Чихляев, 2005; Резванцева и др., 2008) и Республики Мордовия (Лукиянов и др., 2006; Рыжов, 2007). В последнем случае указывается только количество видов гельминтов без указания их видовых названий. Для восточной части ареала съедобной лягушки опубликованные данные о гельминтах отсутствуют.

Цель нашего исследования – дать характеристику видового состава гельминтов съедобной лягушки, обитающей в восточной периферии ареала на территории Среднего Поволжья.

Для установления видового состава гельминтов съедобной лягушки в период 2007 – 2008 гг. произведен отлов зеленых лягушек на территории г. Казани Республики Татарстан ( $n = 50$ ) и в окрестностях с. Шелехметь Волжского района Самарской области ( $n = 30$ ). Обитание в этих пунктах съедобной лягушки было подтверждено ранее методом проточной ДНК-цитометрии в Институте цитологии РАН (г. Санкт-Петербург) Л.Я. Боркиным с соавторами (Боркин и др., 2003). Анализ коллекционного материала, проведенный Г.А. Ладой (г. Тамбов) по внешним морфологическим признакам, показал, что в данных выборках доля съедобной лягушки составляет соответственно 12 (24%) и 3 (10%) экз.

Исследование проводилось методом полного гельминтологического вскрытия (Скрябин, 1928). При сборе, фиксации и обработке материала использованы традиционные методики (Быховская-Павловская, 1985). Видовая диагностика гельминтов проводилась по сводкам К.М. Рыжикова с соавторами (1980) и В.Е. Сударикова с соавторами (2002). Для оценки зараженности земноводных использовали общепринятые в паразитологии показатели: экстенсивность инвазии ( $E$ ), интенсивность инвазии ( $I$ ) и индекс обилия паразитов ( $M$ ). В связи с объемом выборки менее 15 экз. при расчете значений экстенсивности инвазии указывалось число зараженных особей от общего количества вскрытых (Догель, 1933).

Всего у съедобной лягушки нами обнаружено 11 видов гельминтов (таблица), относящихся к двум классам: Trematoda – 10 (из которых 1 вид на стадии метацеркарий) и Nematoda – 1. В их числе: *Gorgoderia varsoviensis* Ssinitzin, 1905; *Gorgoderina vitelliloba* (Olsson, 1876); *Pneumonoeces variegatus* (Rudolphi, 1819); *Pneumonoeces asper* (Looss, 1899); *Skrybinoeces similis* (Looss, 1899); *Opisthioglypheranae* (Froelich, 1791); *Pleurogenes claviger* (Rudolphi, 1819); *Pleurogenoides medians* (Olsson, 1876); *Diplodiscus subclavatus* (Pallas, 1760); *Paralepoderma cloacicola* (Lühe, 1909), met. и *Cosmocerca ornata* (Dujardin, 1845).

Из них 9 видов гельминтов являются широко специфичными паразитами амфибий и 2 – специфичными для представителей семейства Ranidae Rafinesque-Schmaltz, 1814. Видов паразитов узко специфичных данному хозяину не обнаружено. Для 8 видов гельминтов земноводные служат окончательными хозяевами, для 1 – дополнительными. Еще для 2 видов трематод съедобная лягушка совмещает обе функции и является амфиксиическим хозяином.

Гельминты съедобной лягушки (*R. esculenta* L.) Среднего Поволжья

Виды гельминтов	Самарская обл., Волжский р-н, с. Шелехметь		Татарстан, г. Казань	
	<i>E</i> ( <i>I</i> )	<i>M</i>	<i>E</i> ( <i>I</i> )	<i>M</i>
<i>Gorgoderia varsoviensis</i>	–	–	1/12 (1)	0.08
<i>Gorgoderina vitelliloba</i>	–	–	1/12 (1)	0.08
<i>Pneumonoeces variegatus</i>	–	–	3/12 (1-6)	0.75
<i>Pneumonoeces asper</i>	–	–	1/12 (1)	0.08
<i>Skrybinoeces similis</i>	1/3 (2)	0.67	–	–
<i>Pleurogenes claviger</i>	1/3 (3)	1.00	4/12 (1-2)	0.42
<i>Opisthoglyphe ranae</i>	3/3 (4-22)	10.33	–	–
<i>Pleurogenoides medians</i>	–	–	2/12 (3-10)	1.08
<i>Diplodiscus subclavatus</i>	2/3 (9-15)	8.00	1/12 (1)	0.08
<i>Paralepoderma cloacicola</i> , met.	1/3 (5)	1.67	2/12 (1-1)	0.17
<i>Cosmocerca ornata</i>	1/3 (1)	0.33	3/12 (1-2)	0.42
Trematoda, adults	4		8	
Trematoda, larvae	1		–	
Nematoda, adults	1		1	
Всего гельминтов	6		9	
Всего вскрытий	3		12	

*Примечание.* *E* – экстенсивность инвазии; *I* – интенсивность инвазии, экз.; *M* – индекс обилия паразита, экз.

У съедобной лягушки на территории г. Казани отмечено 9 видов гельминтов; в окрестностях с. Шелехметь – 6. Общими для двух выборок являются 4 вида гельминтов: *P. claviger*, *D. subclavatus*, *P. cloacicola*, met. и *C. ornata* (см. таблицу). Состав гельминтов съедобной лягушки на востоке Среднего Поволжья отличается от такового в Центральном Черноземье, где зарегистрированы трематоды *Gorgoderia microovata* Fuhrman, 1924 и *Prosotocus confusus* (Looss, 1894), нематода *Icosiella neglecta* (Diesing, 1851) и, напротив, не обнаружены трематоды *G. varsoviensis*, *G. vitelliloba*, *P. cloacicola*, met. и нематода *C. ornata* (Резванцева и др., 2008).

Анализ значений индекса обилия паразитов показал, что наиболее распространенным паразитом съедобной лягушки в условиях г. Казани является *P. medians* (1.08 экз.); в окрестностях с. Шелехметь – *O. ranae* (10.33 экз.) и *D. subclavatus* (8.0 экз.). Следует отметить, что в популяции съедобной лягушки из Хоперского заповедника максимальные значения индекса обилия также отмечены для трематод *D. subclavatus* (2.86) и *P. medians* (2.71) (Резванцева и др., 2008). В этом случае можно предполагать, что доминирование по индексу обилия только двух видов гельминтов может свидетельствовать об определенной биотопической, а значит, и трофической приуроченности съедобной лягушки в Центральном Черноземье и Среднем Поволжье.

Все гельминты съедобной лягушки выделяются в 3 экологические группы в зависимости от способа заражения и особенностей цикла развития (рисунок). Первая группа самая большая и включает половозрелые формы трематод, циркулирующие по трофическим связям (автогенные биогельминты). У съедобной лягушки их насчитывается 9 видов: *G. varsoviensis*, *G. vitelliloba*, *P. variegatus*, *P. asper*, *S. similis*, *D. subclavatus*, *O. ranae*, *P. claviger* и *P. medians*. Первые два вида паразитируют в мочевом пузыре; следующие три – в легких; остальные – в кишечнике

## ГЕЛЬМИНТЫ СЪЕДОБНОЙ ЛЯГУШКИ

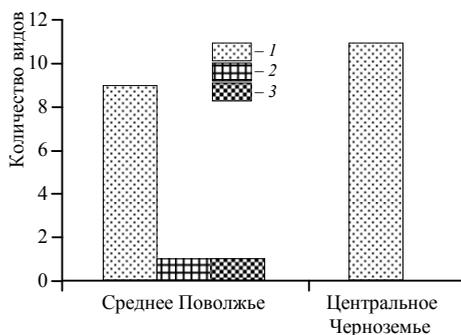
лягушек. Маритами трематод амфибии заражаются при потреблении их дополнительных хозяев – водных беспозвоночных, реже – позвоночных животных. Для большинства перечисленных видов гельминтов эту роль играют личинки и имаго стрекоз; для *P. claviger* и *P. medians* таковыми являются также ручейники, жуки, поденки, вислокрылки, равноногие ракообразные и бокоплав; для *P. variegatus* и *P. medians* – личинки двукрылых. Поступление *D. subclavatus* связано с питанием брюхоногими моллюсками; *G. vitelliloba* – головастиками и сеголетками амфибий; *O. ranae* происходит обоими путями.

Вторую группу составляют личиночные формы трематод, активно проникающие в организм амфибий из воды (аллогенные биогельминты). У съедобной лягушки эта группа паразитов представлена всего одним видом – *P. cloacicola*, мет., окончательными хозяевами которого являются ужи, реже – гадюки. Метациркарии паразита локализуются в мускулатуре и брыжейках амфибий, куда попадают в ходе перкутанного проникновения стилетных церкарий.

Третья группа также представленная одним видом – кишечной нематодой *C. ornata*, включает половозрелые формы нематод, случайно заражающие хозяина при контакте с инвазионными личинками в воде или на суше (автогенные геогельминты) и, таким образом, не циркулирующие по трофическим цепям (см. рисунок).

Таким образом, в составе гельминтов съедобной лягушки на востоке Среднего Поволжья доминируют виды (трематоды), циркулирующие по трофическим связям через объекты питания (9 видов). Доля личиночных видов гельминтов (трематод), передающихся хищникам, и геогельминтов (нематод) невысока (по 1 виду). У съедобной лягушки из популяции в Хоперском заповеднике представители двух последних групп не найдены (Резванцева и др., 2008).

Впервые установлено, что состав гельминтов съедобной лягушки на востоке Среднего Поволжья насчитывает не менее 11 видов, из которых 9 отмечены в Республике Татарстан и 6 – в Самарской области. Общими для обеих выборок являются 4 вида гельминтов: *P. claviger*, *D. subclavatus*, *P. cloacicola*, met. и *C. ornata*. В составе гельминтов доминируют виды, циркулирующие по трофическим связям через объекты питания, на долю которых приходится 66.7% и 77.8% от общего числа обнаруженных соответственно. Особенности заразителей зараженности – доминирование по индексу обилия двух видов трематод – *O. ranae* и *D. subclavatus* – по всей вероятности, отражают специфику биотопической приуроченности съедобной лягушки, обитающей на восточной границе ареала, совместно с родительскими видами – озерной и прудовой.



Экологический состав паразитов съедобной лягушки в Среднем Поволжье (наши данные) и Центральном Черноземье (Резванцева и др., 2008). Цифрами обозначены паразиты: 1 – передающиеся через пищу (половозрелые формы трематод), 2 – активно проникающие в организм амфибий (личиночные формы трематод), 3 – пассивно заражающие амфибий (геонематоды)

Авторы благодарят Л.Я. Боркина, С.Н. Литвинчука, Ю.М. Розанова (г. Санкт-Петербург) и Г.А. Ладу (г. Тамбов) за помощь в определении зеленых лягушек, директора Национального парка «Самарская Лука» А.Е. Губернаторова (г. Жигулевск) за помощь в организации экспедиционных исследований.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Борисовский А.Г., Боркин Л.Я., Литвинчук С. Н., Розанов Ю. М.* Распространение зеленых лягушек (комплекс *Rana esculenta*) в Удмуртии // Вестн. Удмурт. ун-та. 2001. № 5. С. 51 – 63.
- Боркин Л.Я., Литвинчук С.Н., Розанов Ю.М., Халтурин М.Д., Лада Г.А., Ручин А.Б., Файзулин А.И., Замалетдинов Р.И.* Гибридогенный комплекс *Rana esculenta*: существует ли «волжский парадокс»? // Третья конференция герпетологов Поволжья: Материалы регион. конф. / Ин-т экологии Волжского бассейна РАН. Тольятти, 2003. С. 7 – 12.
- Быховская-Павловская И.Е.* Паразиты рыб. Руководство по изучению. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1985. 121 с.
- Догель В.А.* Проблемы исследования паразитофауны рыб. Ч. 1. Фаунистические исследования // Тр. Ленинград. о-ва естествоиспытателей. 1933. Т. 62, вып. 3. С. 247 – 268.
- Кузьмин С.Л.* Земноводные бывшего СССР. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 1999. 298 с.
- Лукиянов С.В., Чихляев И.В., Ручин А.Б., Рыжов М.К.* К изучению гельминтофауны земноводных Мордовии // Фауна, биология, морфология и систематика паразитов: Материалы Междунар. науч. конф. / Ин-т паразитологии РАН. М., 2006. С. 171 – 172.
- Резванцева М.В., Лада Г.А., Чихляев И.В., Кулакова Е.Ю.* Материалы по гельминтофауне зеленых лягушек (комплекс *Rana esculenta*) на востоке Центрального Черноземья // Эколого-фаунистические исследования в Центральном Черноземье и сопредельных территориях: Сб. материалов III регион. конф. Липецк: Изд-во Липец. гос. пед. ун-та, 2008. С. 114 – 119.
- Резванцева М.В., Чихляев И.В.* О гельминтах зеленых лягушек в Тамбовской области // Актуальные проблемы герпетологии и токсинологии / Ин-т экологии Волжского бассейна РАН. Тольятти, 2005. Вып. 8. С. 164 – 168.
- Ручин А.Б., Рыжов М.К.* Амфибии и рептилии Мордовии: видовое разнообразие, распространение, численность. Саранск: Изд-во Мордов. гос. ун-та, 2006. 160 с.
- Рыжиков К.М., Шарпило В.П., Шевченко Н.Н.* Гельминты амфибий фауны СССР. М.: Наука, 1980. 279 с.
- Рыжов М. К.* Земноводные и пресмыкающиеся Республики Мордовия: распространение, распределение, трофические связи и состояние охраны: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Тольятти, 2007. 19 с.
- Скрябин К.И.* Метод полных гельминтологических вскрытий позвоночных, включая человека. М.: Изд-во МГУ, 1928. 45 с.
- Судариков В.Е., Шигин А.А., Курочкин Ю.В., Ломакин В.В., Стенько Р.П., Юрлова Н.И.* Метацеркарии трематод – паразиты пресноводных гидробионтов Центральной России // Метацеркарии трематод – паразиты гидробионтов России. М.: Наука, 2002. Т. 1. 298 с.
- Borkin L.J., Litvinchuk S.N., Mannapova E.I., Pestov M.V., Rosanov J.M.* The distribution of green frogs (*Rana esculenta* complex) in Nizhny Novgorod province, central european Russia // Rus. J. Herpetol. 2002. Vol. 9, № 3. P. 195 – 208.
- Lada G.A., Borkin L.J., Vinogradov A.E.* Distribution, population systems and reproductive behavior of green frogs (hybridogenetic *Rana esculenta* complex) in the central Chernozem Territory of Russia // Rus. J. Herpetol. 1995. Vol. 2, № 1. P. 46 – 57.
- Okulova N.M., Borkin L.Y., Bogdanov A.S., Guseva A.Y.* The green frogs in Ivanovo Province // Advances in Amphibian Research in the Former Soviet Union. 1997. Vol. 2. P. 71 – 94.

## ЮБИЛЕИ

### 50 ЛЕТ В НАУКЕ

(к семидесятилетию со дня рождения М.Д. Гольдфейна)

24 июля 2009 г. исполнилось 70 лет доктору химических наук, профессору Марку Давидовичу Гольдфейну. На протяжении многих лет М.Д. Гольдфейн является научным руководителем лаборатории химической физики и заведующим кафедрой охраны окружающей среды и безопасности жизнедеятельности Саратовского государственного университета. Основное научное направление – исследование кинетики и механизма жидкофазной радикальной полимеризации виниловых мономеров. Фундаментальными результатами являются изучение брутто-кинетики, установление механизмов элементарных реакций зарождения, роста и обрыва цепи, определение параметров реакционной способности мономеров, новых инициаторов и ингибиторов в условиях гомо- и сополимеризации в массе, растворе и эмульсии в присутствии и в отсутствие кислорода. Прикладное значение выполненных исследований состоит в разработке эффективных методов регулирования полимеризации как на начальных стадиях, так и при глубоких степенях превращения. Эти методы использованы в полимерной промышленности: при синтезе, переработке и хранении мономеров, на производствах полиакрилонитрильного волокна и (мет)акриловых дисперсий, при синтезе высокомолекулярного флокулянта и жесткого пенополиуретана. Кратко полученные результаты могут быть сформулированы следующим образом: изучены кинетика и механизм полимеризации акрилонитрила и сополимеризации многокомпонентных мономерных систем на основе акрилонитрила в водном растворе роданида натрия.



Большое место в исследованиях М.Д. Гольдфейна и сотрудников занимают работы, связанные с изучением ингибированной полимеризации. В этом отношении следует отметить исследования влияния большого числа стабильных моно- и полирадикалов нитроксильного типа. При ингибировании термоокислительной полимеризации обнаружены кинетические эффекты, которые обусловлены вырожденным разветвлением цепи на полимерных пероксидах и гидропероксидах, а также критической концентрацией ингибитора, выше которой наблюдается резкое возрастание индукционного периода и снижение стационарной скорости полимеризации. Получены новые кинетические уравнения, учитывающие такие эффекты, как зарождение цепи на молекулах ингибитора, вторичное ингибирование, регенерация цепи и регенерация ингибитора; определены основные характеристики реакционной способности всех изученных ингибиторов.

В исследованиях кинетики и механизма эмульсионной гомо- и сополимеризации (мет)акрилатов обнаружено, что специфика механизмов реакций зарождения, роста и обрыва цепи в эмульсии, а также образование и формирование латексных частиц обусловлены растворимостью мономеров, их взаимосмешением и влиянием водной фазы.

В последние годы научные интересы профессора М.Д. Гольдфейна связаны с решением проблем охраны окружающей среды и безопасности жизнедеятельности. Прежде всего, это касается изучения особенностей процессов синтеза полимерных дисперсий, не содержа-

щих специально введенных в реакционную смесь эмульгаторов, являющихся поверхностно-активными веществами и, как правило, вредными для живых существ. С этой целью разработаны научные основы технологии синтеза стабильных безэмульгаторных латексов. В связи с необходимостью резкого сокращения использования хлорфторуглеродов, разрушающих озоновый слой атмосферы Земли, выполнены исследования, направленные на разработку озонобезопасных композиций для получения жесткого пенополиуретана, применяемого в качестве теплоизоляции в холодильных камерах и строительных конструкциях. Проблема очистки природной воды и промышленных сточных вод решена путем разработки малоотходной технологии получения высокомолекулярного флокулянта – полиакриламида на основе акрилонитрила и серной кислоты. Такой синтез, проводимый в одну стадию и без выделения побочных продуктов, обусловлен возможностью одновременного участия акрилонитрила в процессах гидролиза и полимеризации. Изучение влияния природы и концентрации инициатора, температуры и продолжительности реакций на количество и молекулярную массу полимера позволило установить оптимальные технологические режимы синтеза эффективного флокулянта.

М.Д. Гольдфейн является автором и соавтором более 200 учебно-методических и научных работ.

На протяжении нескольких десятилетий М.Д. Гольдфейн успешно занимается преподавательской деятельностью, обучая студентов разных специальностей. Им разработаны и читаются курсы лекций по дисциплинам «Теория цепных реакций», «Кинетика и механизм радикальной полимеризации», «Методы исследования полимеров», «Основы физики синтетических и природных макромолекул», «Научные основы охраны окружающей среды», «Теоретическая и прикладная экология», «Безопасность жизнедеятельности», «Концепции современного естествознания».

#### Библиографический список основных трудов

Безопасность жизнедеятельности и эколого-экономические проблемы природопользования / Под ред. проф. М.Д. Гольдфейна. М.: Изд-во РГТЭУ, 2008. 404 с.

*Гольдфейн М.Д.* Кинетика и механизм радикальной полимеризации виниловых мономеров. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 1986. 139 с.

*Гольдфейн М.Д., Карнаухова Л.И.* Основы физики синтетических и природных макромолекул. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 1998. 112 с.

*Гольдфейн М.Д., Иванов А.В., Маликов А.Н.* Концепции современного естествознания / Под ред. проф. М.Д. Гольдфейна. М.: Изд-во РГТЭУ, 2009. 348 с.

*Гольдфейн М.Д., Кожевников Н.В., Трубников А.В.* Кинетика и механизм регулирования процессов образования полимеров. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 1989. 178 с.

*Гольдфейн М.Д., Кожевников Н.В., Трубников А.В., Шулов С.Я.* Проблемы жизни в окружающей среде. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 1995. 144 с.

Основы экологии, безопасности жизнедеятельности и охраны окружающей среды / Под ред. проф. М.Д. Гольдфейна. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 2000. 218 с.

Основы экологии, безопасности жизнедеятельности и экономико-правового регулирования природопользования / Под ред. проф. М.Д. Гольдфейна. М.: Изд-во РГТЭУ, 2006. 408 с.

*Розанцев Э.Г., Гольдфейн М.Д.* Органические парамагнетики. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 2000. 340 с.  
*Goldfein M.D., Kozhevnikov N.V., Trubnikov A.V.* Kinetics and mechanism of formation of polymer emulsions based on (meth)acrylates // Polymer Yearbook. 1995. № 12. P. 89 – 104.

*Goldfein M.D., Gladyshev G.P., Trubnikov A.V.* Kinetics and mechanism of the inhibited polymerization of vinyl monomers // Polymer Yearbook. 1996. № 13. P. 163 – 190.

*Г.Е. Заиков*

Институт биохимической физики им. Н.М. Эммануэля РАН  
Россия, 117977, Москва, Косыгина, 4  
E-mail: chembio@sky.chph.ras.ru