



СОДЕРЖАНИЕ

Гелашвили Д.Б., Лисовенко А.В., Безруков М.Е. Применение интегральных показателей на основе функции желательности для комплексной оценки качества сточных вод	343
Новикова Л.А. Мониторинг растительности «Кунчеровской степи»	351
Опарин М.Л., Опарина О.С. Трансформация комплекса птиц и млекопитающих степных экосистем под воздействием распахки (на примере саратовских степей)	361
Плешакова Е.В. Экологические аспекты кислотоустойчивости нефтеокисляющих микроорганизмов в ходе биоремедиации загрязнённых почв	374
Сигида Р.С. Экологический анализ населения жужелиц (Coleoptera, Carabidae) степей Предкавказья	383
Стахеев В.В., Балакирев А.Е., Григорьева О.О., Шестаков А.Г., Потапов С.Г., Борисов Ю.М., Орлов В.Н. Распространение криптических видов бурозубок рода <i>Sorex</i> (Mammalia), диагностированных по молекулярным маркерам, в междуречье Дона и Кубани	396
Тихонов И.А., Мунтяну А.И., Успенская И.Г., Коновалов Ю.Н., Бурлаку В.И., Караман Н.К., Нистреану В.Б., Тихонова Г.Н., Котенкова Е.В. Биотопическое распределение, структура популяций и некоторые особенности размножения мелких млекопитающих г. Кишинёва	404
Ушакова М.В., Феоктистова Н.Ю., Петровский Д.В., Гуреева А.В., Найденко С.В., Суров А.В. Особенности зимней спячки хомячка Эверсмана (<i>Allocricetulus evermanni</i> Brandt, 1859) из саратовского Заволжья	415
Цветкова А.А. Структура населения, численность и популяционные показатели мелких млекопитающих в саратовском Правобережье	423

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

Литвинов Н.А., Файзулин А.И., Шураков А.И., Ганцук С.В. Анализ строения кладок сибирского углозуба <i>Salamandrella keyserlingii</i> Dybowski, 1870 (Caudata, Amphibia) Предуралья	438
Мостовой О.А., Сорокопудов В.Н. Эколого-морфологические особенности растений <i>Rubus idaeus</i> L., полученных из верхушечных отводков	442
Пескова Т.Ю., Желев Ж.М. Размеры краснобрюхой жерлянки <i>Bombina bombina</i> Linnaeus, 1761 (Amphibia, Anura, Discoglossidae) у южной границы ареала вида	447
Поликанов С.Н., Болдырев В.А., Давиденко Т.Н. Первичная продукция и запасы органического углерода в основных лесных фитоценозах Национального парка «Хвалынский»	452

ХРОНИКА

Подшивалина В.Н., Максимов С.С. Межрегиональная конференция «Малые реки Чувашии: экологическое состояние и перспективы развития»	458
--	-----



CONTENTS

Gelashvili D.B., Lisovenko A.V., and Bezrukov M.E. Usage of integral desire-function-based indices for complex estimation of sewage quality 343

Novikova L.A. Vegetation monitoring of the Kuncherovskaya steppe 351

Oparin M.L. and Oparina O.S. Bird and mammal complex transformation of steppe ecosystems under ploughing up (with Saratov steppes as examples) 361

Pleshakova E.V. Ecological aspects of oil-oxidizing microorganisms' acid-resistance during contaminated soil bioremediation 374

Sigida R.S. Ecological analysis of the carabid population of the Cis-Caucasian steppes . . 383

Stacheev V.V., Balakirev A.E., Grigoryeva O.O., Shestak A.G., Potapov S.G., Borisov Yu.M., and Orlov V.N. Distribution of cryptic shrew species of the genus *Sorex* (Mammalia) on the plain between the Don and Kuban rivers with molecular marker diagnostics 396

Tikhonov I.A., Muntyanu A.I., Uspenskaya I.G., Kononov Yu.N., Burlaku V.I., Karaman V.I., Nistoreanu V.B., Tikhonova G.N., and Kotenkova E.V. Biotopic distribution, population structure, and some reproduction features of small mammals in Kishinev City 404

Ushakova M.V., Feoktistova N.Yu., Petrovski D.V., Gureeva A.V., Najdenko S.V., and Surov A.V. Hibernation features of Evermsan hamster (*Allocricetulus evermanni* Brandt, 1859) in the Saratov Trans-Volga region 415

Tsvetkova A.A. Population structure, abundance, and populational indices of small mammals in the Saratov Right-Volga-bank region 423

SHORT COMMUNICATIONS

Litvinov N.A., Faizulin A.I., Shurakov A.I., and Ganshchuk S.V. Analysis of clutch status of Siberian newt *Salamandrella keyserlingii* Dybowski, 1870 (Caudata, Amphibia) near the Urals region 438

Mostovoy O.A. and Sorokopudov V.N. Ecologo-morphological features of *Rubus idaeus* L. obtained from apical cuttings 442

Peskova T.Yu. and Zhelev Zh.M. Body size of *Bombina bombina* Linnaeus, 1761 (Amphibia, Anura, Discoglossidae) near its habitat's southern border 447

Polikanov S.N., Boldyrev V.A., and Davidenko T.N. Primary production and organic carbon stocks in basic forest phytocenoses in the Khvalynskiy National Park 452

CHRONICLE

Podshivalina V.N. and Maximov S.S. Interregional conference «Small rivers of Chuvashia: their ecological status and development prospects» 458

УДК 628.312.5(470.341)

ПРИМЕНЕНИЕ ИНТЕГРАЛЬНЫХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ НА ОСНОВЕ ФУНКЦИИ ЖЕЛАТЕЛЬНОСТИ ДЛЯ КОМПЛЕКСНОЙ ОЦЕНКИ КАЧЕСТВА СТОЧНЫХ ВОД

Д.Б. Гелашвили, А.В. Лисовенко, М.Е. Безруков

*Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского
Россия, 603950, Нижний Новгород, просп. Гагарина, 23
E-mail: ecology@bio.unn.ru*

Поступила в редакцию 14.11.09 г.

Применение интегральных показателей на основе функции желательности для комплексной оценки качества сточных вод. – Гелашвили Д.Б., Лисовенко А.В., Безруков М.Е. – Разработаны и обоснованы алгоритмы применения обобщенной функции желательности для комплексной оценки опасности и токсичности сточных вод как многокомпонентных систем. Учет весовых коэффициентов при расчете обобщенной функции желательности позволил повысить степень дискриминации сравниваемых проб сточных вод как по их химическому составу, так и токсическим свойствам.

Ключевые слова: обобщенная функция желательности, весовой коэффициент, экотоксикология, сточные воды.

Usage of integral desire-function-based indices for complex estimation of sewage quality. – Gelashvili D.B., Lisovenko A.V., and Bezrukov M.E. – Several algorithms of applying the generalized desire function for complex estimation of the quality and toxicity of sewage as a multi-component system have been developed and justified. Using weight coefficients in the desire function calculation has allowed us to improve the discrimination degree of waste water samples under comparison by both chemical composition and toxicity.

Key words: generalized desire function, weight coefficient, ecological toxicology, sewage.

ВВЕДЕНИЕ

Важность разностороннего контроля и оценки качества сточных вод на предприятии диктуется необходимостью установления влияния их сброса на водные экосистемы. При этом на большинстве предприятий такой контроль проводится по перечням химических показателей, определяемых исходя из тех процессов, в результате которых образуются сточные воды. Однако если сточные воды имеют многокомпонентный состав, одного химического контроля недостаточно для оценки их опасности для биологических организмов, и возникает необходимость токсикологического контроля. Несмотря на то, что токсичность сточных вод определяется содержанием в них загрязняющих веществ, выявление зависимостей между степенью токсичности вод и концентрациями веществ в них является нетривиальной задачей и представляет особую сложность для сточных вод многокомпонентного состава. Установление таких связей имеет прогностическое значение, дает возможность разрабатывать рекомендации по нормированию сброса загрязняющих веществ и принимать управленческие решения, направленные на сокращение вредного антропогенного влияния на водные экосистемы (Жмур, 1997; Гелашвили и др., 1999).

Для сравнительного анализа качества сточных вод требуется применение интегральных показателей, которые на основе комплексной характеристики их многокомпонентного состава могут дать корректные оценки экотоксикологических эффектов.

Известны методы комплексной оценки объектов окружающей среды по набору различных показателей (Федоров и др., 1981; Воробейчик и др., 1984; Новиков, Плитман, 1984; Шитиков и др., 2005). В том числе предложен целый ряд метрик для комплексной оценки природных вод по гидрохимическим показателям (Фруммин, Баркан, 1997; Баканов, 1999; Зинченко и др., 2000; Фруммин, 2000; Гелашвили и др., 2002 и др.). В то же время существует определенный пробел в разработке методов комплексной оценки экотоксикологического статуса сточных вод как многокомпонентной системы. В качестве интегрального показателя качества сточных вод может быть использована обобщенная функция желательности (ОФЖ) (Адлер и др., 1976), которая, в свою очередь, рассчитывается на основе частных функций желательности. Эффективность применения обобщенной функции желательности для решения задач прикладной экологии была продемонстрирована в работах В.Д. Федорова с соавторами (1981), Г.Т. Фрумина и Л.В. Баркана (1997), В.Н. Носова с соавторами (1997), Н.Г. Булгакова (2002), А.А. Королева с соавторами (2007), Д.Б. Гелашвили с соавторами (2009). Однако до настоящего времени отсутствовал метод интегральной оценки качества сточных вод на основе ОФЖ, включающий содержательное экотоксикологическое толкование весовых коэффициентов, входящих в ее формулу.

В связи с вышеизложенным целью настоящей работы явилась разработка методики расчета интегральных показателей качества сточных вод на основе ОФЖ, которые могут стать эффективным инструментом для решения ряда водоохранных задач: интегральной оценки качества сточных вод по их химическому составу; интегральной оценки токсических свойств сточных вод; выявлению наиболее опасных компонентов сточных вод в конкретном выпуске; оценке динамики качества сточных вод, отводимых через конкретный выпуск; ранжированию выпусков по качеству сточных вод, оцениваемых по комплексу химических показателей и токсическим свойствам.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Интегральная оценка качества сточных вод была проведена на примере одного из предприятий машиностроительного комплекса Нижегородской области. На этом предприятии в течение 2003 – 2007 гг. на основе действующей нормативно-технической и методической документации проводилось комплексное изучение химического состава и параметров токсичности сточных вод, сбрасываемых через семь организованных выпусков.

Токсичность сточных вод исследовалась с применением биотеста на инфузориях *Paramecium caudatum* (2003 – 2007 гг.) в соответствии с методическими рекомендациями (Методика определения токсичности воды..., 1998).

Статистический анализ экспериментальных данных был проведен с помощью пакета Statistika 6.0.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Рассмотрим полученные результаты по разработке и обоснованию алгоритмов расчета частной и обобщенной функции желательности для оценки качества сточных вод по химическому составу и показателям токсичности, а также верификации предложенных алгоритмов на примере организованных выпусков сточных вод машиностроительного предприятия.

Напомним, что функции желательности представляют собой способ перевода натуральных значений в единую безразмерную числовую шкалу с фиксированными границами. При этом граничные значения функции, например 0 и 1, соответствуют градациям «плохо – хорошо». Необходимость введения функций желательности часто определяется различной размерностью переменных, входящих в интегральный показатель, что не позволяет усреднять их непосредственно. Перевод же в единую для всех числовую шкалу снимает это затруднение и дает возможность объединять в единый показатель самые разные параметры. Конкретные способы реализации функции желательности могут быть весьма разнообразны: экспертные функции желательности, простые аналитические функции желательности, функция желательности Харрингтона и др. (Адлер и др., 1976; Воробейчик и др., 1984).

Оценка качества сточных вод по их химическому составу с помощью обобщенной функции желательности

В общем виде обобщенная функция желательности рассчитывается по формуле среднего геометрического взвешенного набора вещественных чисел ($d_1 \dots d_n$) с вещественными весами ($\alpha_1 \dots \alpha_n; \beta_1 \dots \beta_n$) и определяется как

$$D = \sqrt[n]{\prod_{i=1}^n (d_i^\alpha)^\beta} = \sqrt[n]{d_1^{\alpha\beta} \cdot d_2^{\alpha\beta} \cdot d_3^{\alpha\beta} \dots d_n^{\alpha\beta}}, \quad (1)$$

где n – число показателей; d_i – частная функция желательности; α и β – весовые коэффициенты, $K = \sum_{i=1}^n \alpha_i \beta_i$. Мы предлагаем следующую интерпретацию весовых коэффициентов: α_i – коэффициент, учитывающий класс опасности i -го загрязняющего вещества; β_i – коэффициент, учитывающий превышение среднего измеренного значения концентрации показателя над нормативом. Обобщенная функция желательности есть средняя геометрическая частных функций желательности (d_i), и если хотя бы одна из d_i равна нулю, то и $D = 0$. Такой случай возможен при использовании линейной нормировки по «минимуму» для эмпирического ряда переменных с фиксированными значениями X_{\min} и X_{\max} (Воробейчик и др., 1984). Чтобы избежать «зануления» ОФЖ, нами был предложен для расчета частных функций желательности алгоритм, основанный на свертке функций (Гелашвили и др., 2009).

Для рассматриваемого случая (оценка качества сточных вод) расчет частной функции желательности производится по формуле

$$d_i = \frac{2(x_i \cdot x_{\text{норм}})}{x_i^2 + x_{\text{норм}}^2}, \quad (2)$$

где x_i – среднее значение концентраций i -го загрязняющего вещества за исследуемый период; $x_{\text{норм}}$ – ПДК для водных объектов рыбохозяйственного назначения (ПДК_{р.х.}). Заметим, что в случае двусторонней схемы приближения к нормативу (например, рН) для расчета оптимального значения частной функции желательности можно воспользоваться алгоритмом, предложенным В.Н. Носовым с соавторами (1997). Расчет обобщенной функции желательности производится по всем показателям (ингредиентам), характеризующим качество сточных вод. Введение в формулу (1) весового коэффициента α позволяет учитывать степень опасности загрязняющего вещества, сбрасываемого со сточными водами. Степень опасности вещества определяется его классом опасности, указанным в «Перечне рыбохозяйственных нормативов...» (1999). Коэффициент α является величиной, обратной значению класса опасности вещества (табл. 1).

Таблица 1
Значения коэффициента α
для веществ 1 – 4-го классов опасности

Класс опасности загрязняющего вещества	Весовой коэффициент, α
1	1
2	0.5
3	0.33
4	0.25

Для ряда показателей не установлены значения класса опасности, в частности для взвешенных веществ – рН, БПК₅, ХПК. Для них коэффициент α устанавливается следующим образом: в случае, когда среднее значение измеренной концентрации не превышает допустимого значения, принимается $\alpha = 0.25$.

Если среднее измеренное значение превышает допустимое, принимается $\alpha = 1$. Введение коэффициента α в формулу (1) в качестве показателя степени частной функции желательности d_i изменяет ее значение таким образом, что чем больше значение коэффициента α , тем меньше значение частной функции желательности, следовательно, тем менее желателен сброс данного загрязняющего вещества.

Весовой коэффициент β позволяет учесть уровень превышения содержания данного компонента над допустимым значением. Весовой коэффициент β представляет собой отношение средней измеренной концентрации вещества x_i к допустимой $x_{\text{доп.}i}$:

$$\beta_i = x_i / x_{\text{доп.}i}, \quad (3)$$

где x_i – среднее значение измеренного i -го показателя; $x_{\text{доп.}i}$ – допустимое значение i -го показателя.

За $x_{\text{доп}}$ принимается значение концентрации вещества, согласованной в томе НДС (нормативов допустимого сброса) в качестве допустимой концентрации. Для веществ, не учтенных при согласовании НДС, за $x_{\text{доп}}$ принимается ПДК_{р.х.}

Введение коэффициента β в формулу (1) в качестве показателя степени частной функции желательности d_i влияет на нее таким образом, что при его увеличении значение частной функции желательности снижается, и, следовательно, вносится больший вклад в снижение обобщенной функции желательности.

Оценка токсических свойств сточных вод с помощью обобщенной функции желательности

Интегральная оценка токсических свойств сточных вод с помощью обобщенной функции желательности производится по формуле

ПРИМЕНЕНИЕ ИНТЕГРАЛЬНЫХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ

$$D = \sqrt[n]{\prod_{i=1}^n d_i^{\gamma_i}} = \sqrt[n]{d_1^{\gamma_1} \cdot d_2^{\gamma_2} \cdot d_3^{\gamma_3} \dots d_n^{\gamma_n}}, \quad (4)$$

где n – число показателей; d_i – частная функция желательности; γ_i – весовой коэффициент, учитывающий категорию токсичности сточных вод и позволяющий расширить динамический диапазон рассчитываемого показателя.

При расчете частной функции желательности для оценки токсических свойств вод приняты следующие обозначения: x_i – значение безвредной кратности разбавления (БКР) пробы исследуемых сточных вод (Жмур, 1997); $x_{\text{норм}}$ – минимальное возможное значение – БКР_{min} .

Поскольку в соответствии с нормативными требованиями $\text{БКР}_{\text{min}} = 1$ (т.е. исследуемая сточная вода не требует разведения), то формула расчета частной функции желательности приобретает следующий вид:

$$d_i = \frac{2x_i}{x_i^2 + 1}. \quad (5)$$

Введение в формулу (4) весового коэффициента γ_i позволяет расширить динамический диапазон ОФЖ, что дает возможность сравнивать между собой интегральные показатели качества вод по химическим и токсикологическим свойствам в сопоставимом масштабе. Численные значения коэффициента γ_i соответствуют принятым категориям токсичности сточных вод (Инструкция..., 1998). По степени токсичности сточные воды классифицируются на 5 категорий: 1) нетоксичная (не требующая разбавления), 2) малотоксичная (требуемая кратность разбавления 1.1 – 16 раз), 3) среднетоксичная (кратность разбавления 16 – 50 раз), 4) высокотоксичная (кратность разбавления 50 – 99 раз), 5) гипертоксичная (требуемая кратность разбавления свыше 99 раз). В соответствии с принятой классификацией значения весового коэффициента γ_i для сточных вод разных категорий изменяются от 1 (нетоксичные) до 5 (гипертоксичные).

Очевидно, что с ростом токсичности сточных вод, сопровождающейся увеличением значения весового коэффициента γ_i , величина соответствующей частной функции желательности будет уменьшаться, что приведет в итоге и к снижению величины ОФЖ.

Квалификационная оценка качества сточных вод

Квалификационная оценка качества сточных вод, основанная на значениях ОФЖ, заданной на интервале (0;1), может быть произведена по категориям качества, диапазоны которых, приведенные в табл. 2, выбраны с использованием функции желательности Харрингтона (Адлер и др., 1976).

Таким образом, предложенные алгоритмы позволяют провести комплексную оценку химической опасности и токсичности сточных вод в единой безразмерной шкале, что дает возможность сравнитель-

Таблица 2

Категории качества сточных вод по значению обобщенной функции желательности

Качество сточных вод	Обобщенная функция желательности
Очень хорошее	1.00 – 0.80
Хорошее	0.80 – 0.63
Удовлетворительное	0.63 – 0.37
Плохое	0.37 – 0.20
Очень плохое	0.20 – 0.00

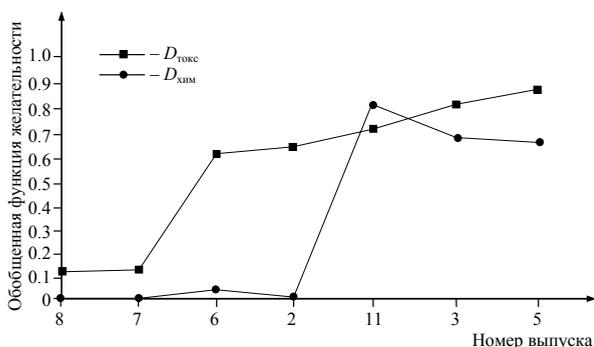
ного анализа качества сточных вод как разных предприятий, так и организованных выпусков сточных вод одного предприятия.

Применение обобщенной функции желательности для комплексной оценки качества сточных вод промышленного предприятия

На первом этапе натуральные значения химических показателей сточных вод для каждого выпуска предприятия за период 2003 – 2007 гг. были преобразованы по формуле (2) в безразмерные значения частных функций желательности. Затем на их основе по формуле (1) были рассчитаны значения ОФЖ качества сточных вод по химическому составу для каждого выпуска.

На следующем этапе аналогичная процедура была проведена для данных по токсичности сточных вод, полученных в процедуру биотестирования на инфузориях. Натуральные значения БКР проб исследуемых сточных вод с помощью формулы (5) были перекодированы в соответствующие значения частных функций желательности и затем с их помощью по формуле (4) были рассчитаны значения ОФЖ качества сточных вод по токсичности для этих же выпусков.

Таким образом, для каждого из семи обследованных выпусков сточных вод были получены значения ОФЖ для комплекса химических показателей ($D_{хим}$) и соответствующих параметров токсичности ($D_{токс}$) (рисунок). Как следует из полу-



ченных значений ОФЖ, например, для комплекса химических показателей ($D_{хим}$), качество сточных вод, оцениваемое по категориям, приведенным в табл. 2, оценивается от «очень плохого» (выпуски 8; 7; 6 и 2) до «очень хорошего» (выпуски 11; 3 и 5).

Для оценки связи между интегральными показателями токсичности ($D_{токс}$) и химического состава ($D_{хим}$) сточных вод для всех исследуемых выпусков был рас-

считано соотношение усредненных значений ОФЖ по токсичности вод на основе биотеста на инфузориях ($D_{токс}$) и химического состава вод ($D_{хим}$) за 2003 – 2007 гг.

Значение коэффициента ранговой корреляции Спирмена. Значение коэффициента корреляции равно 0.82 ($p < 0.05$) свидетельствует о тесной связи результатов определения токсичности сточных вод и их химического состава, выраженных в интегральных показателях. В то же время анализ материалов, представленных на рисунке, позволяет разделить выпуски сточных вод, по крайней мере, на три группы, различающиеся степенью совпадения квалификационных оценок категорий качества сточных вод (см. табл. 2) по значениям $D_{токс}$ и $D_{хим}$. Так, выпуски 8 и 7 согласовано квалифицируются «очень плохим» качеством сточных вод как по токсичности, так и по химическому составу. В выпусках 11, 3 и 5 качество сточных вод по токсичности и химическому составу также согласовано квалифицируются

ПРИМЕНЕНИЕ ИНТЕГРАЛЬНЫХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ

как «очень хорошее». Напротив, в выпусках 6 и 2 наблюдаются так называемые «ножницы»: при «очень плохом» качестве сточных вод по показателю химического состава ($D_{\text{хим}}$), по токсичности ($D_{\text{токс}}$) их качество квалифицируется как «хорошее».

Ретроспективный анализ организации технологических процессов на предприятии показывает, что выпуски 3, 5 и 11 отводят в основном ливневые и производственно-ливневые сточные воды, характеризующиеся небольшим содержанием загрязняющих веществ и низкой токсичностью, что объясняет согласованность квалификационных оценок качества сточных вод. Через выпуски 6, 7 и 8 сбрасывают недостаточно очищенные хозяйственно-бытовые стоки после биологической очистки. При этом выпуски 7 и 8 отводят и наиболее токсичные сточные воды. Однако сточные воды выпуска 6 смешиваются с практически не токсичными производственными сточными водами от охлаждения оборудования, что в итоге обеспечивает низкую токсичность сточных вод этого выпуска. Таким образом, квалификационные оценки качества сточных вод этих выпусков также являются логически непротиворечивыми.

Выпуск 2 стоит в обсуждаемом ряду особняком. Через этот выпуск отводят производственные многокомпонентные стоки, содержащие большой перечень тяжелых металлов (медь, железо, цинк, никель, хром, свинец и др.). Известно, что токсичность тяжелых металлов характеризуется комбинированным действием, включающим как аддитивные, так и антагонистические эффекты (Сейсума и др., 1990; Гелашвили и др., 2000; Яковлев и др., 2000; Жмур, 2003). Можно предположить, что «ножницы», наблюдаемые в качестве сточных вод по показателям $D_{\text{хим}}$ и $D_{\text{токс}}$ могут быть обусловлены антагонистическими эффектами, в частности между катионами меди и железа (Гелашвили и др., 2000), цинка и никеля (Жмур, 2003).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Подводя итог проведенным исследованиям можно заключить, что предлагаемые алгоритмы применения ОФЖ для комплексной оценки качества сточных вод как многокомпонентных систем, являются достаточно эффективными. Введение весовых коэффициентов при расчете обобщенной функции желательности позволило повысить степень дискриминации сравниваемых проб сточных вод как по их химическому составу, так и токсичности. Применение ОФЖ позволяет сравнивать качество сточных вод в едином масштабе, проводить ретроспективный анализ эффективности их очистки, выявлять причины и источники, вызывающие отклонение качества сточных вод от нормативных показателей.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Адлер Ю.П., Маркова Е.В., Грановский Ю.В. Планирование эксперимента при поиске оптимальных условий. М.: Наука, 1976. 279 с.
- Баканов А.И. Использование комбинированных индексов для мониторинга пресноводных водоёмов по зообентосу // Вод. ресурсы. 1999. Т. 26, №1. С. 108 – 111.
- Булгаков Н.Г. Индикация состояния природных экосистем и нормирование факторов окружающей среды. Обзор существующих подходов // Успехи современной биологии. 2002. Т. 122, № 2. С. 115 – 135.

Воробейчик Е.А., Садыков О.Ф., Фарафонов М.Г. Экологическое нормирование техногенных загрязнений наземных экосистем. Екатеринбург: УИФ «Наука», 1984. 280 с.

Гелашвили Д.Б., Туманов А.А., Безруков М.Е., Лисенкова Н.В., Барина О.К., Крестьянинов Н.П. Методологические проблемы применения биологических методов в экоаналитике // Журн. аналит. химии. 1999. Т. 54, № 9. С. 909 – 917.

Гелашвили Д.Б., Безрукова Н.В., Безруков М.Е. Экоотоксикологический анализ токсигенной нагрузки промышленных предприятий г. Н. Новгорода на водные объекты речного участка Чебоксарского водохранилища // Изв. Самар. НЦ РАН. 2000. Т. 2, № 2. С. 244 – 251.

Гелашвили Д.Б., Зинченко Т.Д., Выхристюк Л.А., Карандашова А.А. Интегральная оценка экологического состояния водных объектов по гидрохимическим и гидробиологическим показателям // Изв. Самар. НЦ РАН. 2002. Т. 4, № 2. С. 270 – 276.

Гелашвили Д.Б., Лисовенко А.В., Зазнобина Н.И., Королев А.А. Применение обобщенной функции желательности для оценки экологической обстановки на объектах разного масштаба: город, регион // Проблемы регион. экологии. 2009. № 2. С. 83 – 87.

Жмур Н.С. Государственный и производственный контроль токсичности вод методами биотестирования в России. М.: АКВАРОС, 1997. 112 с.

Жмур Н.С. Технологические и биологические процессы очистки сточных вод на сооружениях с аэротенками. М.: АКВАРОС, 2003. 507 с.

Зинченко Т.Д., Выхристюк Л.А., Шитиков В.К. Методологический подход к оценке экологического состояния речных систем по гидрохимическим и гидробиологическим показателям // Изв. Самар. НЦ РАН. 2000. Т. 2, № 2. С. 233 – 244.

Инструкция по взиманию платы за сбросы токсичных загрязняющих веществ в окружающую природную среду. Приложение к приказу Госкомэкологии РФ от 15.04.98 № 216.

Корольев А.А., Розенберг Г.С., Гелашвили Д.Б., Панютин А.А., Иудин Д.И. Экологическое зонирование территории Волжского бассейна по степени нагрузки сточными водами на основе бассейнового принципа (на примере Верхней Волги) // Изв. Самар. НЦ РАН. 2007. Т. 9, № 1. С. 265 – 269.

Методика определения токсичности воды по хемотаксической реакции инфузорий. ПНД ФТ 14.1:2:3:4.2 – 98 / Гос. комитет по охране окружающей среды РФ. СПб., 1998. С. 1 – 15.

Новиков Ю.В., Плитман С.И. Оценка качества воды по комплексным показателям // Гигиена и санитария. 1984. № 11. С. 7 – 11.

Носов В.Н., Булгаков Н.Г., Максимов В.Н. Построение функции желательности при анализе данных экологического мониторинга // Изв. РАН. Сер. биол. 1997. № 1. С. 69 – 74.

Перечень рыбохозяйственных нормативов: предельно допустимых концентраций (ПДК) и ориентировочно безопасных уровней воздействия (ОБУВ) вредных веществ на воды водных объектов, имеющих рыбохозяйственное значение. М.: Госкомрыболовства России, 1999. 304 с.

Сейсума З.К., Легздина М.Б., Марцинкевича С.Я., Пфейфере М.Ю., Дзерве А.Э. Комбинированное влияние цинка и меди, ртути и кадмия на планктон в экспериментальных условиях *in situ* // Экспериментальная водная токсикология. 1990. Вып. 14. С. 202 – 215.

Федоров В.Д., Сахаров В.Б., Левич А.П. Количественные подходы к проблеме оценки нормы и патологии экосистем // Человек и биосфера. М.: Изд-во МГУ, 1981. Вып. 6. С. 3 – 42.

Фрумин Г.Т., Баркан Л.В. Комплексная оценка загрязненности Ладожского озера по гидрохимическим показателям // Водн. ресурсы. 1997. Т. 24, № 1. С. 315 – 319.

Фрумин Г.Т. Экологически допустимые уровни воздействия металлами на водные экосистемы // Биол. внутренних вод. 2000. № 1. С. 125 – 134.

Шитиков В.К., Розенберг Г.С., Зинченко Т.Д. Количественная гидроэкология: методы, критерии, решения: В 2 кн. М.: Наука, 2005. Кн. 1. 281 с.; Кн. 2. 337 с.

Яковлев А.М., Зайнулгабидинов Э.Р., Кузнецова Т.В. Экспериментальная оценка токсических взаимодействий тяжелых металлов: *Daphnia magna* Strauss // Вода: экология и технология «Экватек-2000»: Тез. докл. 4-го Междунар. конгресса. М., 2000. С. 206.

УДК 581.9(470.40-751.2)

МОНИТОРИНГ РАСТИТЕЛЬНОСТИ «КУНЧЕРОВСКОЙ СТЕПИ»

Л.А. Новикова

*Пензенский государственный педагогический университет им. В. Г. Белинского
Россия, 440026, Пенза, Лермонтова, 37
E-mail: la_novikova@mail.ru*

Поступила в редакцию 04.02.09 г.

Мониторинг растительности «Кунчеровской степи». – Новикова Л.А. – Приводятся итоги десятилетнего мониторинга за состоянием растительности «Кунчеровской степи» с использованием метода повторного геоботанического картирования. Установлено, что растительность в целом сохранила свой степной характер, но на разных элементах рельефа наблюдаются взаимно противоположные сукцессионные процессы. На водоразделе происходит формирование мезофитных луговых степей в условиях заповедного режима, а на южных склонах – их более ксерофитных вариантов в связи с восстановлением степей после антропогенного воздействия.

Ключевые слова: Кунчеровская степь, степная растительность, мониторинг, геоботаническое картирование, сукцессионные процессы.

Vegetation monitoring of the Kuncherovskaya steppe. – Novikova L.A. – The results of our decennial monitoring of the Kuncherovskaya steppe's vegetation status with the usage of repeated geobotanical mapping are presented. The vegetation as a whole has kept its steppe character, but mutually opposite succession processes are observed on different relief elements. Mesophilous meadow-steppe communities are formed on the watershed in the nature reserve conditions, and their more xerophytic variants are formed on the southern slopes because of the steppe restoration after anthropogenous influence.

Key words: Kuncherovskaya steppe, steppe vegetation, monitoring, geobotanical mapping, succession processes.

ВВЕДЕНИЕ

Степи формируются на плодородных почвах, которые издавна использовались человеком под пашню. В настоящее время они почти целиком распаханы. Луговые степи являются зональными для лесостепной зоны (Лавренко и др., 1991). В Пензенской области водораздельные луговые степи сохранились только в составе государственного природного заповедника «Приволжская лесостепь», который состоит из пяти отделений. На территории отделения «Кунчеровская лесостепь» (общая площадь 1031 га) имеется участок целинной степи площадью 190 га, известный под названием «Кунчеровская степь». Этот уникальный участок впервые был описан знаменитыми ботаниками И.И. Спрыгиным (1896) и Б.А. Келлером (1926); в дальнейшем он изучался А.М. Носовой (1965), А.А. Соляновым (1969), который составил его первую геоботаническую карту. На протяжении известной нам истории степного участка характер использования растительности на нем многократно менялся (Новикова, 1998).

«Кунчеровская степь» располагается на южных отрогах Приволжской возвышенности на междуречье верховий рек Чирчим и Верхозимка – левых притоков ре-

ки Кадады (Волжский бассейн). Она занимает высокий ровный водораздел, высота которого достигает 320 м. С трех сторон степной участок окружен лиственными, хвойными и смешанными лесами ($52^{\circ}48' - 52^{\circ}51'$ с. ш. и $46^{\circ}19' - 46^{\circ}24'$ в. д.). Согласно геоморфологической карте, созданной А.И. Неворотовым в 2003 г., в «Кунчеровской степи» выделяются: поверхности междуречий, склоны, эрозионные и прочие формы рельефа (микрорельеф). На севере участка располагается болото. Территория «Кунчеровской степи» не подвергалась оледенению. Почвообразующие породы здесь представлены продуктами выветривания пород палеогена. Относительно характера почвенного покрова «Кунчеровской степи» имеются различные мнения. К.П. Кузнецов (Кузнецов и др., 1978) и Г.Р. Дюкова (Дюкова, 1996; Дюкова, Новикова, 1998) рассматривают их как переходные от темно-серых лесных к маломощным слабооподзоленным черноземам. Согласно Т.М. Силевой и О.В. Черновой (1999) и почвенной карте А.Я. Воронина, составленной в 2004 г., степные участки характеризуются развитием почв черноземного облика на песчаных отложениях.

По данным В.М. Васюкова (1999) флора всего заповедного участка «Кунчеровская лесостепь», включая лесную и степную растительность, насчитывает 533 вида сосудистых растений. 3 вида включены в «Красную книгу РСФСР» (1988): рябчик русский – *Fritillaria ruthenica* Wikstr., ковыль перистый – *Stipa pennata* L. и ковыль опушеннолистный – *S. dasyphylla* (Lindem) Trautv. 38 видов занесены в «Красную книгу Пензенской области» (2002). Изучены также микофлора (Иванов, 1999), лихенофлора (Андреев, 1999), бриофлора (Дорошина-Украинская, 1999) «Кунчеровской лесостепи».

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Мониторинг растительности «Кунчеровской степи» осуществлялся с использованием картографического метода. В 1991 г. и 2002 г. было проведено детальное картирование растительности степного участка выборочно-статистическим методом Ю.Н. Нешатаева (1971) с некоторыми изменениями. При выполнении полевых работ вся площадь участка была разбита на сеть квадратов со стороной 100 м. В узлах этой сети закладывались пробные площади размером в 4 м² и проводилось их геоботаническое описание. Всего было сделано 340 описаний.

На основе полевых материалов создана электронная база данных, которая включает разнообразные сведения о почти 200 видах растений (их принадлежность к экологическим, фитоценотическим группам и жизненным формам). Далее нами была разработана эколого-фитоценотическая классификация, при этом учитывалось соотношение экологических и фитоценотических групп видов (по отношению к проективному покрытию). Эта классификация растительности položена в основу при создании легенд к геоботаническим картам «Кунчеровской степи» в разных масштабах (1 : 25000, 1 : 10000, 1 : 5000). Результаты первого картирования участка опубликованы ранее в работах Л.А. Новиковой (1993, 1995, 1998, 2001). При создании повторной геоботанической карты масштаба 1 : 5000 (рис. 1) нами были использованы все имеющиеся к этому времени картографические материалы: обновленная топографическая основа, более поздние по времени аэрофо-

МОНИТОРИНГ РАСТИТЕЛЬНОСТИ «КУНЧЕРОВСКОЙ СТЕПИ»

топоснимки, геоморфологическая карта (Неворотов, 2003) и почвенная карта (Воронин, 2004), хранящиеся в фондах заповедника «Приволжская лесостепь».

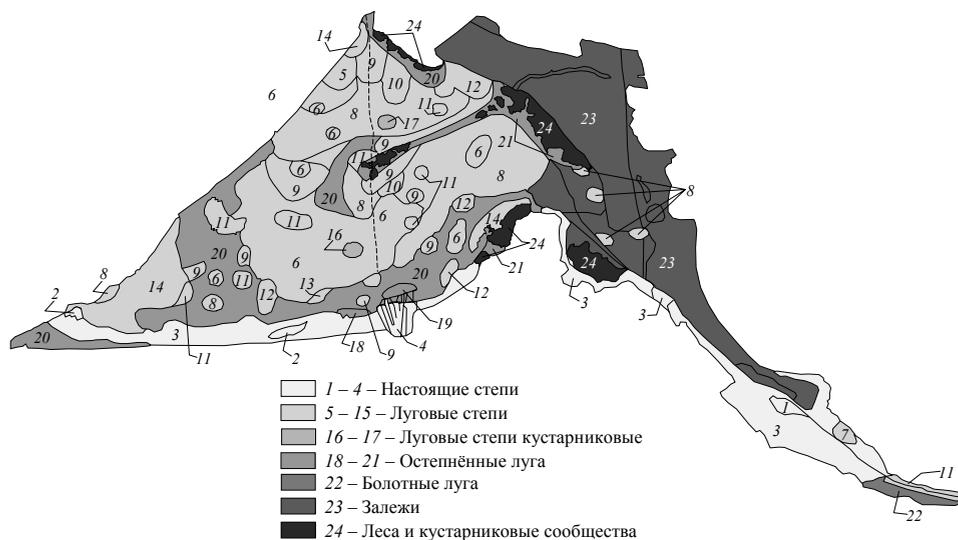


Рис. 1. Геоботаническая карта «Кунчеровской лесостепи»: **настоящие разнотравно-дерновиннозлаковые степи:** 1 – разнотравно-сизокелериевые, 2 – разнотравно-типчачковые, 3 – разнотравно-днепровскоковыльные; **настоящие дерновиннозлаково-разнотравные степи:** 4 – днепровскоковыльно-разнотравные; **луговые корневищноосоковые степи:** 5 – разнотравно-приземистоосоковые; **луговые дерновиннозлаковые степи:** 6 – разнотравно-пустынноовсецовые, 7 – разнотравно-тырсовые, 8 – разнотравно-узколистноковыльные, 9 – разнотравно-перистоковыльные, 10 – разнотравно-опушеннолистноковыльные; **луговые корневищнозлаковые степи:** 11 – разнотравно-береговокострецовые, 12 – разнотравно-наземновейниковые; **луговые разнотравные степи:** 13 – пустынноовсецово-разнотравные, 14 – узколистноковыльно-разнотравные, 15 – наземновейниково-разнотравные; **луговые кустарниковые степи:** 16 – раkitниково-разнотравно-перистоковыльные, 17 – раkitниково-разнотравно-береговокострецовые; **остепненные корневищнозлаковые луга:** 18 – разнотравно-узколистномятликовые, 19 – разнотравно-среднепырейные, 20 – разнотравно-наземновейниковые; **остепненные разнотравные луга:** 21 – наземновейниково-разнотравные

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Структура растительного покрова

В процессе последнего картирования в структуре растительного покрова была выделена 21 растительная ассоциация, из которых 4 относятся к настоящим степям, 13 – к луговым степям и 4 – к остепненным лугам (табл. 1, 2).

Настоящие степи (17,6% от площади всего участка) развиваются по склонам преимущественно южной экспозиции. Они характеризуются довольно низким и разреженным травостоем; общее проективное покрытие составляет от 28 до 46%. Для настоящих степей характерно высокое участие степных элементов (от 83,0 до

100%), причем преобладают настоящие ксерофиты (от 73.0 до 97.0%). Настоящие степи представлены 4 ассоциациями, из которых 3 – дерновиннозлаковые и 1 – разнотравная (*Potentilla arenaria* Borkh.). Дерновиннозлаковые настоящие степи характеризуются преобладанием следующих видов: ковыля уклоняющегося (днепровского) – *Stipa anomala* P. Smirn., овсяницы валлисской (типчака) – *Festuca valesiaca* Gaudin, келерии сизой (тонконога) – *Koeleria glauca* (Spreng.) DC.

Таблица 1

Соотношение основных типов и подтипов растительности в «Кунчеровской степи» (1991 г. и 2002 г.), % от общей площади участка

Типы и подтипы растительности, группы формаций	Площадь	
	1991 г.	2002 г.
Степной	83.3	84.7
Настоящие степи:	15.3	17.6
Разнотравно-дерновиннозлаковые	10.0	17.0
Дерновиннозлаково-разнотравные (<i>Potentilla arenaria</i>)	5.3	0.6
Луговые степи:	68.0	67.1
Корневищноосоковые	0	0.6
Дерновиннозлаковые	46.0	48.7
Корневищнозлаковые	10.7	11.8
Разнотравные (<i>Filipendula vulgaris</i>)	11.3	4.7
Кустарниковые	0	1.2
Луговой	16.7	15.3
Остепненные луга:	16.7	15.3
Корневищнозлаковые	15.4	14.1
Разнотравные (<i>Fragaria viridis</i>)	1.3	1.2
%	100	100

Наибольшую выраженность имеет ассоциация с доминированием ковыля уклоняющегося, сообщества которой занимают подбровочные склоны южной экспозиции, особенно в восточной части степи. Довольно часто присутствуют такие редкие виды, как астрагал изменчивый – *Astragalus varius* S.G. Gmel. и льянка дроколистная – *Linaria genistifolia* (L.) Mill., которые легко возобновляются семенами в условиях разреженного травостоя. Этот участок до организации заповедника находился под интенсивным антропогенным влиянием (чрезмерный выпас скота). Поэтому в настоящее время здесь наблюдаются активные процессы демутиации степной растительности.

Значительно меньшее распространение имеют сообщества двух других ассоциаций дерновиннозлаковых настоящих степей с доминированием овсяницы валлисской (типчака) и келерии сизой (тонконога). Они формируются в условиях естественной (склоновой) и искусственной (бывший карьер) эрозии, что тормозит процессы восстановления растительного покрова. В этих ассоциациях отмечается также редкий вид минуарция щетинковая – *Minuartia setacea* (Thuill.) Hayek s.l., который встречается на территории Пензенской области только в «Кунчеровской степи». Настоящие разнотравные степи также развиваются на южных склонах, но

МОНИТОРИНГ РАСТИТЕЛЬНОСТИ «КУНЧЕРОВСКОЙ СТЕПИ»

сильно расчлененных. В составе ассоциации доминирует *Potentilla arenaria* Borkh., а также отмечается редкий вид – гвоздика песчаная – *Dianthus arenarius* L.

Таблица 2

Соотношение фитоценологических и экологических групп в ассоциациях «Кунчеровской степи» (2002 г.), % от общего проективного покрытия

Ассоциация	Площадь	ОПП	Фитоценологические группы		Экологические группы				Жизненные формы		
			степные	луговые	К	МК	КМ	М	Д+К	З+О	Р
1	0.6	28	100	0	93	7	0	0	0	71	29
2	2.3	46	93	7	79	14	5	2	4	55	41
3	14.1	43	83	17	73	10	15	2	1	65	34
4	0.6	34	100	0	97	3	0	0	0	41	59
5	0.6	51	59	41	4	55	23	18	2	57	41
6	14.6	61	78	22	35	43	18	4	1	65	34
7	0.6	77	76	24	31	45	21	3	0	76	24
8	19.4	58	75	25	9	66	20	5	2	61	37
9	10.5	58	75	25	7	68	19	6	2	63	35
10	3.6	62	78	22	7	71	16	6	4	57	39
11	8.2	58	79	21	7	72	15	6	1	63	36
12	3.6	55	56	44	11	45	40	4	3	59	38
13	0.6	59	71	29	25	46	27	2	0	34	49
14	3.6	63	72	28	12	60	24	4	1	45	54
15	0.6	72	51	49	0	51	39	10	0	36	64
16	0.6	70	73	27	14	59	21	6	14	50	36
17	0.6	60	78	22	5	73	18	4	25	51	20
18	0.6	30	37	63	27	10	63	0	0	80	20
19	0.6	60	15	85	0	15	83	2	0	97	3
20	12.9	56	36	64	5	31	58	6	1	66	33
21	1.2	68	42	58	4	38	52	6	0	37	63

Примечание. ОПП – общее проективное покрытие. Экологические группы: К – ксерофиты, МК – мезоксерофиты, КМ – ксеромезофиты, М – мезофиты. Жизненные формы: Д – деревья, К – кустарники, З – злаки, О – осоки, Р – разнотравье. Названия ассоциаций см. рис. 1.

Луговые степи представлены в «Кунчеровской степи» значительно шире (67.1% площади), преимущественно на водоразделах. Для луговых степей характерно меньшее участие степных видов (от 51 до 79%). Преобладают в основном мезоксерофиты (от 51 до 73%), а участие настоящих ксерофитов невелико (0 – 35%). Травостой луговых степей выше и гуще: общее проективное покрытие по сравнению с настоящими степями несколько выше (51 – 77%).

Луговые степи представлены 13-ю ассоциациями, из которых 5 относятся к дерновиннозлаковым, 2 – к корневищнозлаковым, 1 – к корневищноосоковым, 3 – к разнотравным и 2 – к кустарниковым. Наибольшую площадь занимают луговые дерновиннозлаковые степи, в которых доминируют: овсец пустынный – *Helictotrichon desertorum* (Less.) Nevski, ковыль волосовидный (тырса) – *Stipa capillata* L., ковыль узколистный – *S. tirsia* Stev., ковыль перистый – *S. pennata* L., ковыль опушеннолистный – *S. dasyphylla* (Lindem) Trautv. В меньшей мере представлены лу-

говые корневищнозлаковые степи с доминированием костреца берегового – *Bromopsis riparia* (Rehm.) Holub и даже вейника наземного – *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth.

Луговые корневищноосоковые степи представлены всего одной ассоциацией с доминированием осоки приземистой – *Carex supina* Willd. ex Wahlenb. Они развиваются на нарушенных участках водораздела (многочисленные дороги) в северной части участка. Луговые разнотравные степи объединены в 3 ассоциации, в которых на фоне степного разнотравья (*Filipendula vulgaris* Moench) выделяются: овсец пустынный, ковыль узколистный и вейник наземный. Сообщества этих ассоциаций чаще всего находятся на границе участка по соседству с лесными сообществами и испытывают их влияние.

Кустарниковые луговые степи представлены только двумя ассоциациями. В их формировании принимают участие: раkitник русский – *Chamaecytisus ruthenicus* (Fisch. ex Wołoszcz.) Klásková, реже – спирея городчатая – *Spiraea crenata* L., вишня степная – *Cerasus fruticosa* Pall., миндаль низкий – *Amygdalus nana* L., слива колючая (терн) – *Prunus spinosa* L. Отдельные кусты раkitника русского рассеяны по всей территории «Кунчеровской степи». Однако к кустарниковым степям мы относим только те сообщества, в которых их проективное покрытие выше 10%. Сообщества, где оно более 50% от общего проективного покрытия, мы включаем в кустарниковый тип растительности.

Луга (15.3% площади) всегда носят остепненный характер. Общее проективное покрытие в них колеблется от 30 до 68% в зависимости от ассоциации. Преобладают луговые элементы (58 – 85%), причем в основном ксеромезофиты (52 – 83%). Чаще всего остепненные луга развиваются по верховьям балок, лощинам, полянам и опушкам леса. Но довольно большую площадь они занимают и на водоразделах. Наиболее распространенными являются сообщества ассоциации с доминированием вейника наземного. Две других ассоциации с доминированием мятлика узколистного – *Poa angustifolia* L. и пырея среднего – *Elytrigia intermedia* (Host) Nevski занимают незначительную площадь и связаны с различными нарушениями растительного покрова. В разнотравных остепненных лугах с преобладанием земляники зеленой – *Fragaria viridis* (Duch.) Weston также участвует вейник наземный.

Динамика растительного покрова

В целом соотношение основных подтипов растительности на всей территории «Кунчеровской степи» за десятилетие ее сохранения в условиях абсолютно заповедного режима мало изменилось (см. табл. 1.). Настоящие дерновиннозлаковые и разнотравные степи по-прежнему занимают склоны преимущественно южной экспозиции, но отражают следующий этап постпасквальных сукцессий. В связи с этим настоящие дерновиннозлаковые степи увеличили свою площадь с 10 до 17%, а разнотравные, наоборот, сократили с 5.3 до 0.6%. Отмечается значительное распространение сообществ ассоциации с доминированием крупнодерновинного злака ковыля уклоняющегося, площадь которых возросла с 4 до 14.1%. Сообщества этой ассоциации покрывают верхние части склонов южной и юго-восточной экспозиции и практически сменяют сообщества ассоциаций с участием и доминиро-

ванием мелкодерновинных злаков: овсяницы полесской – *Festuca polesica* Zapal. и типчака – *Festuca valesiaca* Gaudin.

На водоразделах в основном также развиваются луговые степи, но меняется их характер. Раньше наибольшее распространение имели сообщества с доминированием ковыля узколистного и овсеца пустынного (43.3%). В процессе восстановления происходит дифференциация растительного покрова, в результате чего выделяются сообщества с доминированием этих видов, которые вместе занимают меньшую площадь (34%). Участие луговых дерновиннозлаковых степей несколько возрастает – с 46.0 до 48.7%. Наблюдается расширение площади сообществ с доминированием ковыля перистого с 1.3 до 10.5% и ковыля опушеннолистного с 0.7 до 3.6%. Напротив, сокращается участие луговых разнотравных степей с 11.3 до 4.7%, которые отражали определенные этапы демуляции степной растительности.

Восстановление растительности выражается также в распространении по всему участку кустарников, прежде всего, раkitника русского, и в формировании кустарниковых луговых степей (1.2%). За прошедшее время участие остепненных лугов в структуре растительного покрова практически осталось прежним (16.7% и 15.3%), но они поменялись качественно. Из растительного покрова полностью выпали сообщества ассоциаций остепненных лугов с доминированием и участием полевицы тонкой – *Agrostis tenuis* Sibth., развитые прежде по нарушенным местам участка. Напротив, получили распространение остепненные луга с участием и доминированием вейника наземного, отражающие определенные этапы демуляции луговых степей.

Важным фактором, определяющим не только дифференциацию растительного покрова, но и особенности его динамики, является рельеф (рис. 2). На крутых южных склонах наблюдается не только восстановление степей с доминированием ковыля уклоняющегося, но и отмечается склоновая эрозия, которая тормозит этот процесс. На водоразделах динамика растительного покрова зависит не только от рельефа и почв, но и от степени нарушенности растительного покрова в дозаповедный период.

На водоразделах можно проследить следующие изменения растительного покрова. Наиболее возвышенная вершина (320 м) занимает небольшую площадь в юго-западной части степи. На ней развиваются сообщества ассоциаций с доминированием и участием ковыля узколистного. Растительность здесь сохраняет свой степной характер и только с юго-запада в нее внедряются остепненные луга с доминированием вейника наземного.

Привершинные поверхности с едва заметным уклоном (α от 0.5 до 1°) занимают всю основную площадь степи (южную и западную части). Здесь развиваются сообщества с доминированием овсеца пустынного, реже: ковыля перистого, ковыля узколистного. На этом элементе рельефа получают распространение остепненные луга и даже луговые степи с доминированием вейника наземного, а также кустарниковые луговые степи с участием раkitника русского. Здесь также сохраняются сообщества луговых степей с доминированием кострца берегового, площадь которых сокращается и разбивается на отдельные контуры.

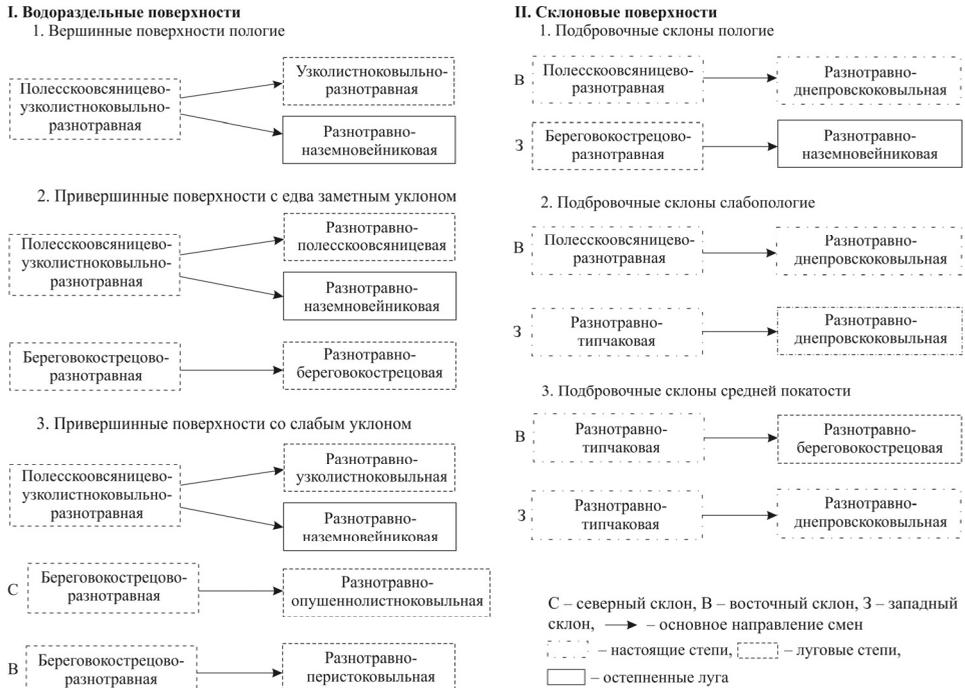


Рис. 2. Схема резерватных смен в «Кунчеровской степи»

Привершинные поверхности со слабым уклоном (α от 1 до 1.5°) располагаются в северо-восточной части степи. Здесь развиваются сообщества луговых степей с доминированием чаще ковыля узколистного, реже: ковыля перистого и ковыля опушеннолистного, иногда овсеца пустынного. Остепненные луга здесь также встречаются не только по днищам балок, но и рядом с лесными колками. В них обычно доминирует или участвует, наряду с разнотравьем, вейник наземный.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, сравнение двух геоботанических карт «Кунчеровской степи», позволило установить основные тенденции развития растительности, которые протекают по-разному на разных элементах рельефа. Растительность южных склонов находится на стадии развития настоящих крупнодерновиннозлаковых степей с доминированием ковыля уклоняющегося – *Stipa anomala* P. Smirn. Там, где этот процесс восстановления степи тормозится эрозийными процессами разного происхождения, развиваются настоящие мелкодерновиннозлаковые степи с участием типчака – *Festuca valesiaca* Gaudin и келерии сизой – *Koeleria glauca* (Spreng.) DC.

На водоразделах идет формирование остепненных лугов и даже луговых степей с участием или доминированием вейника наземного – *Calamagrostis epigeios*

(L.) Roth. Особенно этот процесс усиливается в непосредственной близости от лесных сообществ. Растительный покров водоразделов находится преимущественно на стадии луговых крупнодерновиннозлаковых степей с доминированием и участием ковыля узколистного – *Stipa tirsia* Stev, к. перистого – *S. pennata* L., к. опушеннолистного – *S. dasyphylla* (Lindem) Trautv. и овсеца пустынного – *Helictotrichon desertorum* (Less.) Nevski.

«Кунчеровская степь» из всех степных участков заповедника «Приволжская лесостепь» в наибольшей степени сохранила степной характер растительности. Это связано, во-первых, с природными условиями «Кунчеровской степи», а именно развитием растительности на облегченных песчаных субстратах, во-вторых, с тем, что в «Кунчеровской степи» до организации заповедника растительность находилась под интенсивным антропогенным влиянием и восстановительные сукцессии еще не завершились.

Установленная нами тенденция развития водораздельной степи в условиях абсолютно заповедного режима позволяет использовать регулируемое антропогенное влияние как фактор, который бы не нарушил процесс восстановления степей. Поскольку степь окружена лесами, то полностью исключается пиропитный фактор регулирования степи. Необходимо организовать ротационное сенокошение или регулируемый выпас. В последнем случае запрещается выпас скота по южным крутым склонам, что может привести к усилению эрозионных процессов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андреев М.П.* Лишайники // Биологическое разнообразие и динамика природных процессов: Тр. гос. заповедника «Приволжская лесостепь». Пенза, 1999. Вып. 1. С. 38 – 42.
- Васюков В.М.* Конспект флоры сосудистых растений заповедника «Приволжская лесостепь» // Биологическое разнообразие и динамика природных процессов: Тр. гос. заповедника «Приволжская лесостепь». Пенза, 1999. Вып. 1. С. 47 – 80.
- Воронин А.А.* Почвенная карта «Кунчеровской степи». М 1: 10 000 / Гос. природный заповедник «Приволжская лесостепь». 2004. 2 л.
- Дорошина-Украинская Г.Я.* Мохообразные // Биологическое разнообразие и динамика природных процессов: Тр. гос. заповедника «Приволжская лесостепь». Пенза, 1999. Вып. 1. С. 43 – 46.
- Дюкова Г.Р.* Особенности почвообразования и почв Кунчеровского участка заповедника «Приволжская лесостепь» // Краеведческие исследования и проблема экологического образования: Тез. докл. юбил. науч.-практ. конф. Пенза: Изд-во Пензен. гос. пед. ун-та, 1996. С. 24 – 25.
- Дюкова Г.Р., Новикова Л.А.* Особенности структуры почвенно-растительного покрова Кунчеровской степи и проблема ее происхождения: Материалы конф., посвященные 120-летию со дня рождения. И.И. Спрыгина. Пенза: Изд-во Пензен. гос. пед. ун-та, 1998. С. 88 – 99.
- Иванов А.И.* Базидиальные макромицеты заповедника «Приволжская лесостепь» // Биологическое разнообразие и динамика природных процессов: Тр. гос. заповедника «Приволжская лесостепь». Пенза, 1999. Вып. 1. С. 34 – 37.
- Келлер Б.А.* Флористические, геоботанические и экологические заметки // Тр. Воронеж. с.-х. ин-та. 1926. С. 1 – 12.
- Красная книга Пензенской области: В 2 т. Т. 1. Растения и грибы. Пенза: ИПК «Пензенская правда», 2002. 160 с.
- Красная книга РСФСР. Растения. М.: Россельхозиздат, 1988. 591 с.

Кузнецов К.П., Зейлигер Д.О., Февралева А.Т. Гуминовые соединения почв Кунчеровской степи // Сб. науч. работ Саратов с.-х. ин-та. 1978. Вып. 107. С. 30 – 37.

Лавренко Е.М., Карамышева З.В., Никулина Р.И. Степи Евразии. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1991. 144 с.

Неворотов А.И. Геоморфологическая карта «Кунчеровской степи». М 1: 5 000 / Гос. природный заповедник «Приволжская лесостепь». 2003. 4 л.

Нештаев Ю.Н. Выборочно-статистический метод выделения растительных ассоциаций // Методы выделения растительных ассоциаций. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1971. С. 181 – 206.

Носова А.М. Сохранившиеся участки степей в Пензенской области // Бот. журн. 1965. Т. 50, вып. 4. С. 838 – 852.

Новикова Л.А. Динамика Пензенских луговых степей и проблема их сохранения // Бюл. «Самарская Лука». 1993. Вып. 4. С. 111 – 128.

Новикова Л.А. Динамика и прогноз развития растительности Кунчеровской степи // Проблемы изучения и охраны заповедных природных комплексов: Материалы науч. конф. Воронеж: Изд-во Воронеж. ун-та, 1995. С. 120 – 122.

Новикова Л.А. Геоботаническая характеристика Кунчеровской степи // Материалы конф., посвященные 120-летию со дня рождения И.И. Спрыгина. Пенза: Изд-во Пензен. гос. пед. ун-та, 1998. С. 77 – 93.

Новикова Л.А. Кунчеровская степь // Пензенская энциклопедия. М.: Изд-во «Большая Российская энциклопедия», 2001. С. 25 – 26.

Силева Т.М., Чернова О.В. Характеристика почв Островцовского и Кунчеровского участков заповедника «Приволжская лесостепь» // Тр. гос. заповедника «Приволжская лесостепь». Пенза, 1999. Вып. 1. С. 25 – 32.

Солянов А.А. К характеристике научной и познавательной ценности Кунчеровской степи // Вопросы географии Пензенской области: Географический сб. / Геогр. о-во СССР. Л., 1969. Вып. 2. С. 92 – 96.

Спрыгин И.И. Материал к флоре губерний Пензенской и Саратовской // Тр. о-ва естествоиспытателей при Казан. ун-те. 1896. Т. 26, вып. 6. С. 1 – 75.

УДК [598.2+599]:574.42](470.44-924.86)

**ТРАНСФОРМАЦИЯ КОМПЛЕКСА ПТИЦ И МЛЕКОПИТАЮЩИХ
СТЕПНЫХ ЭКОСИСТЕМ ПОД ВОЗДЕЙСТВИЕМ РАСПАШКИ
(на примере саратовских степей)**

М.Л. Опарин, О.С. Опарина

*Саратовский филиал Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН
Россия, 410028, Саратов, Рабочая, 24
E-mail: oparinml@mail.ru*

Поступила в редакцию 25.07.10 г.

Трансформация комплекса птиц и млекопитающих степных экосистем под воздействием распашки (на примере саратовских степей). – Опарин М.Л., Опарина О.С. – Рассмотрено влияние распашки степных ландшафтов на состояние населения птиц и млекопитающих на примере степей Саратовской области. Показано, что население наземногнездящихся птиц и мелких млекопитающих полей севооборота представляет обедненный вариант населения степных ландшафтов со всем их многообразием местообитаний. К доминирующим на полях видам относятся, как правило, птицы и млекопитающие, обитавшие в степях до их сплошной распашки в интразональных элементах ландшафтов, лишь немногие виды зональных степных местообитаний приспособились к обитанию на полях севооборота.

Ключевые слова: степь, распашка, выпас, сенокосение, население млекопитающих, население птиц.

Bird and mammal complex transformation of steppe ecosystems under ploughing up (with Saratov steppes as examples). – Oparin M.L. and Oparina O.S. – The influence of ploughing up steppe landscapes on the bird and mammal population status is considered with the steppes of the Saratov region as examples. The population of ground-nesting birds and small mammals on crop rotation fields is a depleted version of the population of steppe landscapes with all their habitat variety. The species dominating on fields are, as a rule, the birds and mammals having inhabited the steppes before their continuous ploughing up in intrazonal landscape elements, and only few species of zonal steppe habitats have adapted themselves to habitation on crop rotation fields.

Key words: steppe, ploughing up, pasture, haying, mammal population, bird population.

Выявление закономерностей антропогенной эволюции ландшафтов должно основываться на ландшафтно-историческом исследовании территории с сопряженным изучением ландшафта и хозяйственной деятельности. Исследование антропогенного ландшафтогенеза необходимо проводить с позиций системного подхода, когда конкретная хозяйственная деятельность в конкретных ландшафтных условиях рассматривается как единая природно-хозяйственная система (Низовцев, 1999). По В.А. Николаеву (1987), разработавшему стройную концепцию природно-хозяйственных систем и основной их разновидности – агроландшафта, природно-хозяйственная система – это открытая сложная система, состоящая из двух блоков: природного и хозяйственного. Распашка – одна из наиболее существенных форм воздействия человека на природные экосистемы. В результате распашки происходит активное и направленное изменение экосистем. Распашку, как и целый ряд других

факторов антропогенного изменения населения позвоночных, можно рассматривать как опосредованно-географический, так как механизм ее воздействия заключается в косвенном влиянии на экосистемы и популяции организмов посредством изменения географической среды и процессов, идущих в ней (Криволицкий и др., 1998). Следует отметить, что имеет свое место и обратный процесс перехода природно-хозяйственных комплексов в экосистемы (Опарин, 2007).

Влияние распашки природных ландшафтов на состояние биоты рассматривается на примере различных вариантов степей Саратовской области. Трансформация экосистем этой территории в результате сельскохозяйственного использования имеет далекую историю, уходящую в глубину веков на 5 тысячелетий. Об этом свидетельствуют многочисленные курганы ямной культуры, возникшей в энеолите в Волго-Уральском междуречье и распространившейся от Эмбы до Дуная (Мерперг, 1974; Васильев, 1981), и сарматского времени раннего железного века (Смирнов, 1974), разбросанные по всей рассматриваемой в работе территории. Однако большую часть этого периода имело место экстенсивное использование степных экосистем посредством кочевого и пастбищного животноводства. Локальные распашки в поймах, имевшие место в сарматский период истории и во времена Золотой Орды, не могли оказать сколько-нибудь существенного влияния на экосистемы региона и население позвоночных. Интенсивное освоение региона под пашню началось лишь во второй половине XIX в., на протяжении XX в. антропогенное воздействие выражалось в распашке степей, пастбищном использовании сохранившихся нераспаханных степных участков, развитии хозяйственной инфраструктуры, что особенно интенсивно протекало в 1950-е гг. во время целинной эпопеи. В последние два десятилетия антропогенное воздействие проявилось в резком сокращении интенсивности сельскохозяйственной нагрузки на агроценозы, вызвавшей широкомасштабное развитие процессов демуляции, описанных нами для подзоны дерновинно-злаковых (сухих) степей Заволжья (Трофимов и др., 2001; Дикарева, Опарин, 2002). Наглядное представление о динамике площадей агроценозов в 20-м столетии дает табл. 1, составленная на основании литератур-

Таблица 1

Динамика структуры агроценозов в подзонах типичных и сухих степей саратовского Заволжья в 1900 – 2000-х гг.

Структура местообитаний	% от общей площади территории		
	1910-е гг.	1980-е гг.	2000-е гг.
Пашня	35.3	60.2	60.1
В том числе посевы	26.2	60.2	40.5
залежи	9.1	0.0	19.6
Пастбища	60.0	28.8	28.9
Сенокосы	1.3	1.1	1.1
Леса и лесопосадки	1.1	2.2	2.2
Населенные пункты, водоемы, дороги и т.п.	2.3	7.7	7.7

ных данных и статистических сводок управления сельского хозяйства, а позднее Министерства сельского хозяйства Саратовской области (Новозузенский уезд..., 1912; Структура..., 1986, 2000).

Следует отметить, что 1986 г. был одним из последних перед началом спада сельскохозяйственного

производства на описываемой территории. Уровень распаханности, отмеченный для середины 1980-х гг., был достигнут в исследуемом регионе к середине 1960-х гг.

Из данных, представленных в табл. 1, следует, что в период поднятия целинных и залежных земель в 1950-е гг. распаханность низкого сыртового Заволжья была доведена до 60%. Следует отметить, что в это же время поголовье скота существенно выросло. На оставшихся целинных угодьях пастбищная нагрузка достигала 5.4 голов условных овец (г.у.о.) на 1 га против 1.5 г.у.о./га в 1908 г. и превышала допустимую норму более чем в 4 раза. В самом начале 1990-х гг. интенсивность сельскохозяйственной нагрузки на ландшафты степной зоны Волго-Уральского междуречья резко сократилась. Около 33% пашни перешло в залежи. Увеличилась площадь пастбищ за счет перехода в них части старых залежей на место бывшей малопродуктивной пашни. Официально площадь пашни осталась прежней, а все имеющиеся залежи в статистических отчетах числятся как пары (Новоузенский уезд..., 1912; Структура..., 1986, 2000; Опарин и др., 2002). Пастбищная нагрузка по официальным данным сократилась до 0.7 г.у.о./га (Отчет..., 1986, 2000).

Для описываемой территории характерна высокая земледельческая освоенность. На пашне преобладают зерновые (озимая и яровая пшеница, яровой ячмень, просо, озимая рожь), пропашные культуры (подсолнечник и кукуруза) и однолетние травы (суданская трава). Многолетние кормовые культуры (люцерна и житняк) в настоящее время практически не культивируются, сохраняются лишь выходящие посевы житняка 15 – 20-летнего возраста.

Особое негативное значение для биоразнообразия степных экосистем сыграла химизация сельскохозяйственного производства, активное внедрение которой началось с конца 1960-х гг. и продолжалось практически 20 лет до конца 1980-х гг. Она позволила возделывать зерновые монокультуры на огромных площадях в течение длительного времени без применения севооборота. В почву вносилось большое количество минеральных удобрений, а для получения устойчивых урожаев использовалась масса пестицидов. В результате к концу 1970-х - началу 1980-х гг. степные экосистемы, ставшие сельскохозяйственными угодьями, используемыми как под пашню, так и под пастбища, претерпели значительное сокращение и упрощение биоразнообразия.

Влияние распашки на мелких млекопитающих степи

Впервые вопрос о влиянии распашки целины на степных млекопитающих и птиц осветил в 1855 г. А.Н. Северцов (1959) в работе о периодических явлениях жизни наземных позвоночных Воронежской губернии. Он пришел к выводу, что влияние распашки целины и вовлечение ее в севооборот для степных животных в основном губительно. Более половины позвоночных животных, обитающих в степи, не может приспособиться к новым условиям существования в антропогенных экологических комплексах. Первым российским зоологом, указавшим на необходимость учитывать особенности хозяйственного уклада населения при анализе изменений ландшафтов и состава фауны, был М.Н. Богданов (1871). Влияние распашки степи на ее фаунистические комплексы подробно рассмотрены в работах А.Н. Формозова (1937, 1962). Влиянию распашки целинных земель на состав фаунистических комплексов степей посвящено большое количество работ, которые

невозможно рассмотреть отдельно. Остановимся лишь на тех из них, которые, по нашему мнению, имеют непосредственное отношение к нашей работе или носят характер обобщения. Прежде всего, следует назвать работы С.В. Кирикова (1959, 1979, 1983), который подробно рассмотрел изменение природы и животного населения степей под влиянием хозяйственной деятельности человека, в том числе и распашки целины. Интересен в этом отношении очерк К.С. Ходашовой «Животный мир» в книге «Юго-Восток Европейской части СССР» (1971). Более частный характер имеет статья В.В. Кучерука (1976), в которой рассматривается влияние антропогенной трансформации окружающей среды на фауну грызунов. Особый раздел этой работы посвящен влиянию распашек целинных земель на состав населения грызунов в различных природных зонах. Особенно интересны работы Н.В. Тупиковой с соавторами (1998, 2000), в которых рассматривается население грызунов полей Северной Евразии и анализируются его связи с сообществами грызунов коренных местообитаний. Остальная имеющаяся по данному вопросу отечественная литература посвящена, как правило, исследованию влияния распашек на население конкретных видов животных. Из этих работ следует упомянуть коллективную монографию «Сурки. Распространение и экология» (1978), монографию В.А. Лобкова «Крапчатый суслик Северо-Западного Причерноморья» (1999) и целый ряд статей, касающихся вопросов влияния распашки степей на изменение структуры ареала и численность конкретных видов животных.

Рассмотрим основные итоги изучения влияния распашек на фауну млекопитающих и птиц степной зоны. Распашка земель в отличие от выпаса скота ведет к коренной перестройке степных местообитаний. Однако вычленить действие распашек на позвоночных степей порой довольно трудно, поскольку антропогенные факторы действуют в комплексе и кроме этого, на них накладывается действие природных процессов. Увеличение распаханности территории, как правило, сопровождается увеличением пастбищной нагрузки на сохранившиеся естественные пастбища. Кроме этого, распашки в степной зоне сопряжены с лесозащитными мероприятиями, развитием различных элементов хозяйственной инфраструктуры, а в аридных частях степной зоны и гидромелиорацией. Поддержание плодородия агроценозов требует внесения большого количества минеральных и органических удобрений, а получение устойчивых урожаев – массированного применения пестицидов. По нашему мнению, состояние биоты антропогенно-трансформированной степи, в частности населения наземных позвоночных животных, изучению которого и посвящена наша работа, есть результат комплексного воздействия перечисленных нами антропогенных факторов, которые сочетаются со спонтанными природными процессами.

Наиболее яркие примеры, описанию которых посвящена обширная литература, касаются наземных беличьих. Особенно велико количество работ по степному сурку (*Marmota bobak* Muller, 1776) и малому суслику (*Spermophilus pygmaeus* Pallas, 1778). Если первый вид являлся аборигенным в разнотравно-дерновинно-злаковых степях и в луговые степи расселялся по ксерофитным местообитаниям антропогенного происхождения, то второй вид имеет оптимум ареала в зоне пустынных степей, а в более северные варианты степей расселялся в результате их

ксерофитизации под влиянием выпаса. Это особенно ярко было описано в работах А.Н. Формозова (1959, 1962). Однако, если причины резкого сокращения численности степного сурка он видит в прямом истреблении этого вида в процессе земледельческого освоения степной зоны, то причины расширения к северу ареала малого суслика он связывает с ксерофитизацией степной растительности под влиянием выпаса. Б.Е. Карулин (1961) обосновывает резкое сокращение численности сурков в Северном Казахстане прямым влиянием распашек огромных площадей в 1954 – 1955 гг.

По нашим данным, на космических снимках высокого разрешения на пашне проявляются светлые пятна, расположенные в порядке, соответствующем размещению буганов степного сурка в его естественных поселениях (Опарин и др., 2010). Эти пятна являются остатками сурочьих нор и хорошо выявляются при контактных исследованиях на черном фоне пашни с каштановыми почвами и черноземами более светлой окраской из-за выноса на поверхность подстилающей материнской породы.

Нами было проведено обследование территории Окско-Донской равнины, Приволжской возвышенности и Сыртовой равнины Заволжья в течение сентября 2009 и 2010 гг., когда на значительных площадях убранных полей была поднята зябь. При обследовании на местности участков пашни с характерной пятнистостью, предварительно выявленных на космических снимках, мы установили, что даже при зяблевой вспашке на пашне отчетливо выделяются светлые пятна, в их центре сохраняются бугры высотой 20 – 50 см. Осмотр пятен дополнялся сбором костных остатков сурков. Пятна и бугры одинаково хорошо проявлялись на всех обследованных участках, хотя цвет почв и время распашки на них были различными.

Обследованные территории на Окско-Донской равнине были распашаны в 1850 – 1930 гг., на Приволжской возвышенности – в 1900 – 1950 гг., а на Сыртовой равнине Заволжья – в 1950-х гг. При обследовании всех названных участков на светлых пятнах на пашне были обнаружены фрагменты осевого скелета и черепа степных сурков. Поскольку вспашка полей на этих территориях производится достаточно давно, костные остатки названного вида имели мелкие размеры: это были либо фрагменты челюстных костей, черепа, скелета поясвов конечностей и самих конечностей, отдельные позвонки.

На сохранившихся в обследованных местах целинных участках на Окско-Донской равнине отчетливо выявляются на местности старые буганы, хотя основные поселения вида исчезли здесь в начале 1930-х гг., а последние группы жилых нор встречались не позже конца 1940-х гг.

Из литературы известно, что на обследованной нами территории южной части Сыртовой равнины Заволжья поселения сурков существовали в плейстоцене – раннем голоцене, но около 8 тыс. лет назад они исчезли. Однако здесь на сохранившихся в плакорных местоположениях целинных участках на местности отчетливо выявляются бугры на месте древних сурчин, а на пашне – светлые пятна, остатки бывших сурчин. Распространение на юг таких структур на пашне и целине в Сыртовой равнине Заволжья ограничивается отметками +50 м над уровнем моря,

что соответствует береговой террасе Раннехвалынского морского бассейна. В некоторых местах Каспийский уступ, отделяющий Сыртовую равнину Заволжья от Прикаспийской низменности, просматривается отчетливо и в настоящее время, однако во многих местах он размыт и перекрыт позднейшими аллювиальными отложениями. Поэтому следы сурчин как на целине, так и на пашне прослеживаются лишь в плакорных местоположениях (Опарин и др., 2010).

Таким образом, наши исследования показали, что действительно основная масса поселений сурка на Окско-Донской равнине исчезла в результате распашек, которые в течение 100 лет (1850 – 1950-е гг.) привели к превращению 70% степных ландшафтов Окско-Донской равнины в поля севооборота. Поселения на оставшихся пастбищных участках, представляющих собой островки среди моря полей, исчезли в результате перепромысла и, видимо, по другим причинам, в частности из-за фрагментации местообитаний.

Исчезновение сурка в Сыртовой равнине Заволжья связано с аридизацией климата, приведшей к сдвигу на север границ подзоны сухой степи, а поселения степного сурка сохранились на Общем Сырте и его отрогах, где распространены разнотравно-дерновинно-злаковые степи.

В.В. Груздев (1968) исследовал северную границу ареала малого суслика в 1959 – 1964 гг. Он пришел к выводу, что крайним экологическим пределом, северо-западнее которого обитание малого суслика становится невозможным, является линия, за которой пастбища занимают менее 10% территории, чему соответствует современная граница разнотравно-дерновинно-злаковых степей. Следовательно, предел распространения малого суслика в степной зоне определяется уровнем распаханности территории. С.Н. Варшавский с соавторами (1986) прямо пишет, что в период с 1930 по 1984 г. площадь поселений малого суслика, а также его ареал на юго-востоке Европейской части России уменьшились под влиянием сельскохозяйственной деятельности человека приблизительно на одну треть. Авторы считают, что сокращение ареала произошло в результате массивованных распашек территории южных районов Волгоградской области, Сальско-Донских и Ставропольских степей. В отличие от расширения ареала на запад, имевшего место в первой половине 20-го столетия в результате ксерофитизации степной растительности под влиянием интенсивных пастбищных нагрузок, нынешнее смещение границ ареала произошло в восточном направлении. Мы получили аналогичные данные для степной зоны Волго-Уральского междуречья. Здесь граница ареала малого суслика из подзоны разнотравно-дерновинно-злаковых степей, описанная по материалам 1980-х гг. (Ильин и др., 1996), к концу 1990-х – началу 2000-х гг. сместилась в подзону сухих ковыльно-типчаковых степей (Опарин, Опарина, 2000, 2005), а в настоящее время сколько-нибудь значительные поселения этого вида встречаются лишь в Прикаспийской низменности на территории межузенской равнины. Данные об отрицательном воздействии интенсивного земледелия на поселения малых сусликов содержатся в работах целого ряда авторов.

Распашки целины по-разному влияют на мышевидных грызунов. Е.В. Карасева (1961), изучавшая влияние распашек целины на фауну грызунов в северо-восточном Казахстане, считала, что на пеструшек, слепушонок и узкочерепных

ТРАНСФОРМАЦИЯ КОМПЛЕКСА ПТИЦ И МЛЕКОПИТАЮЩИХ

полевков, питающихся в основном вегетативными и корневыми частями растений, распашка влияет пагубно. Пагубное воздействие распашки целины на популяцию пеструшек отмечают также и другие авторы. По мнению Е.В. Карасевой (1961), зерноядные мыши и хомячки, наоборот, выигрывают от распашек целины, так как на посевах создаются благоприятные условия для их существования. Она писала, что распашка целинных земель приводит к резкой смене аспектов фауны мелких млекопитающих, населяющих открытые пространства. В подзоне разнотравно-дерновинно-злаковых степей, где на целине по численности преобладали слепушонки и узкочерепные полевки, после распашки на новых полях доминируют дождевые мыши. Южнее, в подзоне дерновинно-злаковых степей, где на целине доминантом была степная пеструшка (*Lagurus lagurus* Pallas, 1773), после массовой распашки начали преобладать хомячки.

По нашим многолетним данным, собранным в сухой степи Заволжья в период с 1996 по 2010 г., на посевах зерновых отлавливались 5 видов грызунов (табл. 2).

Таблица 2

Обилие грызунов на посевах зерновых культур по данным отлова ловушками
(средние многолетние данные за 1996 – 2010 гг., 17350 ловушко-суток)
в подзоне сухой степи Заволжья

Вид	Кол-во зверьков, экз.	Обилие, %	
		попадание	встречаемость
<i>Sicista subtilis</i>	2	+	+
<i>Allocricetulus eversmanni</i>	156	0.9	13.7
<i>Microtus arvalis</i>	17	0.1	2.0
<i>Apodemus uralensis</i>	364	2.1	49.8
<i>Mus musculus</i>	260	1.5	34.5
Средневзвешенный % попадания		1.7	

+ – вид представлен единичными экземплярами.

Из данных, приведённых в табл. 2, следует, что на полях представлено сообщество мелких млекопитающих, по видовому составу, соотношению видов и обилию отличающееся от населения грызунов и насекомоядных целинных степных участков, использующихся под пастбища, где основу населения составляют суслики, тушканчики, полевки, и значительно богаче видовой состав грызунов и насекомоядных. Естественно, что набор видов на конкретных участках целины достаточно беден, но в принципе сообщества мелких млекопитающих целинных выделов и посевов отличаются как по видовому составу, так и по количественному соотношению входящих в них видов. На посевах зерновых культур доминируют мыши, приуроченные в степях, до их сплошной распашки, к интразональным местообитаниям. Единственным видом, селившимся на плакорах в степи и адаптировавшимся к обитанию на пашне, является хомячок Эверсмана. По данным учетов, его обилие на посевах зерновых может в отдельных случаях достигать 14%, а на парах при нарушении режима их культивации – 27% попадания на 100 ловушко-ночей. Степная мышовка встречается на полях крайне редко. В целом обилие описываемой группы млекопитающих на посевах сельскохозяйственных культур в

настоящее время невысокое и в среднем составляет 1.7 особей на 100 ловушко-суток. Концентрация мелких млекопитающих в агрокультурном ландшафте отмечается в полевых лесополосах, по нераспаханным долинам малых степных речек, элементам овражно-балочной системы, по имеющимся в них прудам, на сохранившихся участках зональной степи, но в основном на залежах бурьянистой

Таблица 3 Разнообразие и обилие грызунов в основных типах местообитаний дерновинно-злаковых степей Заволжья (по данным отлова дилками за 1996 – 2010 гг., 35150 ловушко-суток)

Местообитание	Видовое богатство	Средневзвешенный % попадания
Посевы зерновых	5	1.7
Лесополосы	5	5.5
Долины степных речек	9	7.7
Овраги и балки	5	6.7
Бурьянистые залежи	5	11.4
Зональные степи	6	4.1

стадии демулационной сукцессии (табл. 3).

Как следует из данных, приведённых в табл. 3, посевы зерновых отличаются самым низким обилием грызунов, хотя по количеству встречающихся на них видов они сопоставимы с целым рядом других местообитаний сельскохозяйственного ландшафта. Наи-

большее число видов характерно для пойм малых степных речек и участков целины с зональной степной растительностью. По данным отловов цилиндрами и конусами, в лесополосах, долинах степных речек, в оврагах и балках отмечено три вида землероек: обыкновенная и малая бурозубки (*Sorex araneus* L., 1758 и *Sorex minutus* L., 1766) и малая белозубка (*Crocidura suaveolens* Pallas, 1811). На залежах встречаются два вида землероек (малая бурозубка и малая белозубка). На целинных участках зональной степи кроме них встречаются и грызуны: обыкновенная слепушонка (*Ellobius talpinus* Pallas, 1770), степная пеструшка, рыжеватый суслик (*Spermophilus major* Pallas, 1779). В юго-восточной части Заволжья – малый суслик, в юго-западной – желтый суслик (*Spermophilus fulvus* Licht., 1823). По всей территории Заволжья – большой тушканчик (*Allactaga major* Kerr, 1792), в восточной части района – земляной зайчик (*Pygeretmus pumilio* Kerr, 1792), а на его юго-востоке – малый тушканчик (*Allactaga elater* Licht., 1825).

Таким образом, в сухой степи саратовского Заволжья на посевах зерновых культур в настоящее время доминирует малая лесная мышь, содоминируют ей хомячок Эверсмана и домовая мышь, второстепенным видом является обыкновенная полевка. В 50 – 60-х гг. прошлого века в этом районе, по данным Н.В. Щепотьева (1975), на посевах зерновых доминировали домовая мышь и хомячок Эверсмана. Малая лесная мышь и обыкновенная полевка относились к второстепенным видам. В то же время на посевах многолетних трав, которые занимали в саратовском Заволжье более 1% площади пашни, доминировала обыкновенная полевка. В настоящее время эти посевы практически не сохранились, в единичных хозяйствах остались небольшие поля люцерны. На них обитают два вида: обыкновенная полевка и малая лесная мышь. Доминирует обыкновенная полевка (до 10 зверьков на 100 ловушко-суток), второстепенным видом является малая лесная мышь (до 2 зверьков на 100 ловушко-суток). Таким образом, на полях обитает группировка мелких млекопитающих, значительно отличающаяся от териокомплексов целин-

ных степных участков, использующихся под пастбища. Здесь доминируют «овражные виды», приуроченные в степи до агрокультурного периода к интразональным местообитаниям. Концентрация мелких млекопитающих в сельскохозяйственном ландшафте отмечается в полезащитных лесополосах, долинах малых степных речек, по нераспахиваемым элементам овражно-балочной системы, по имеющимся в ней прудам и на залежах, как правило, бурьянистой стадии демутационной сукцессии. На ранних этапах освоения описываемой территории, когда ее распаханность не была столь значительной, и существовала переложная система земледелия, обеспечивающая наличие залежей, а также отсутствовала интоксикация степных ландшафтов массивированным применением минеральных удобрений и пестицидов, видовой состав мелких млекопитающих, обитающих в агроценозах, был несколько иным, как и количественные показатели обилия конкретных видов. Об этом говорят и материалы работ, выполненных в первой половине XX столетия.

Влияние распашки на наземногнездящихся птиц степи

По данным ряда авторов (Белик, 2000 и др.), степные агроценозы заселяются как ксерофильными, так и мезофильными видами, что свидетельствует о своеобразии этих местообитаний. Данное обстоятельство объясняется тем, что агроценозы из-за севооборота и годового цикла агротехнических мероприятий периодически меняют свою структуру и условия существования в них не отличаются стабильностью. Поля севооборота, на которых культивируются разные сельскохозяйственные растения, имеют различные орнитокомплексы, и это создает мозаичность пространственного распределения наземногнездящихся степных птиц.

По мнению В.П. Белика (2000), смена структуры посевных площадей, происходящая в различные периоды социально-экономического развития общества, изменяет экологическую обстановку, в которой обитают в агроценозах степные птицы. Кампофилы – наземногнездящиеся птицы степи, приспособлены к обитанию в разреженных ксерофильных травостоях (Белик, 1991). На паровых полях создаются условия, приближающиеся к обстановке полупустынь, и здесь широко распространился малый жаворонок (*Calandrella cinerea* Gmelin, 1789), начал гнездиться журавль-красавка (*Anthropoides virgo* L., 1758) (Белик, 1988). Сходная картина наблюдается весной на посевах пропашных культур, но затем здесь развивается столь мощный травостой, что его могут заселять лишь некоторые мезофилы (желтая трясогузка (*Motacilla flava* L., 1758) и др.). Посевы зерновых культур отличаются от степи более мезофильным и развитым травостоем. Поля многолетних кормовых трав из-за частого сенокоса так же не оптимальны, как станции гнездования для степных птиц (Белик, 1988 и др.).

Наши данные, полученные в дерновинно-злаковых степях саратовского Заволжья в 1996 – 2010 гг., позволяют дать список видов птиц, гнездящихся на полях сельскохозяйственных культур. Это перепел, дрофа, стрепет, журавль-красавка, полевой жаворонок, желтая и желтолобая трясогузки, полевой конёк и некоторые другие (табл. 4).

Из гнездящихся на земле воробьиных птиц в агроценозах, занятых посевами зерновых культур, доминирует полевой жаворонок, на отдельных полях, чаще все-

го занятых посевами озимых, высокой численности достигает желтолобая трясогузка. Следует отметить, что встречается значительное количество полей, до 34%, на которых полностью отсутствует гнездовое население воробьиных птиц. Плот-

Таблица 4
Плотность гнездования птиц на полях зерновых культур в дерновинно-злаковой степи саратовского Заволжья (1996 – 2010 гг.)

Вид	Плотность гнездящихся птиц, пар/100 га	% заселенных полей
<i>Anthropoides virgo</i>	0.03±0.007	3.3
<i>Otis tarda</i>	0.23±0.05	10.9
<i>Tetrax tetrax</i>	+	<1
<i>Numenius arquata</i>	+	<1
<i>Crex crex</i>	+	<1
<i>Alauda arvensis</i>	43.7±3.7	76.4
<i>Motacilla lutea</i>	56.2±4.1	19.5
<i>Motacilla flava</i>	+	<1
<i>Anthus campestris</i>	1.2±0.1	6.7

+ – единичные случаи гнездования, не позволяющие рассчитать плотность.

большого кроншнепа на поле ячменя. О плотности гнездования перепела (*Coturnix coturnix* L., 1758) судить трудно, но можно отметить, что на 100 га местообитаний этого типа в мае в среднем (по данным маршрутного метода) отмечается 7.3±0.5 токующих самцов перепела. Кроме этого и 1.2±0.1 выводка серой куропатки (*Perdix perdix* L., 1758).

Если сравнить полученные нами данные с материалами, опубликованными И.Б. Волчанецким, Н.П. Яльцевым (1934), то обнаруживаются большие перемены в структуре населения наземногнездящихся птиц на посевах сельскохозяйственных культур. Во второй половине 1920-х гг. на посевах зерновых, которые, как и в период наших работ, преобладали в структуре посевных площадей сухостепного Заволжья, доминировал белокрылый жаворонок (*Melanocorypha leucoptera* Pallas, 1811), содоминировал ему полевой жаворонок (*Alauda arvensis* L., 1758), второстепенными видами были желтолобая трясогузка (*M. lutea* S.G. Gmelin, 1774) и полевой конёк (*Anthus campestris* L., 1758). Кроме этого, на полях регистрировались случаи гнездования степного луня (*Circus macrourus* S.G. Gmelin, 1771).

Плотность гнездования на полях воробьиных птиц в подзоне сухих степей Заволжья соизмерима с таковой на сохранившихся целинных степных участках. В том и другом случаях абсолютным доминантом в настоящее время является полевой жаворонок. На целинных степных участках мы не обнаружили ни одного случая гнездования дрофы (*Otis tarda* L., 1758), в то время как И.Б. Волчанецкий, Н.П. Яльцев (1934) не отметили случаев гнездования дроф на полях, а указали на их гнездование в наиболее глухих уголках степи.

Таким образом, население млекопитающих и птиц полей сельскохозяйственных культур в настоящее время представлено в основном видами, которые в степях до их сплошной распашки обитали в интразональных местообитаниях или яв-

ность кладок дрофы в очагах ее гнездования достигает 1.3 кладки на 100 га агроценозов. Перепела довольно обычны на полях зерновых культур, но определить количество гнездящихся самок по токующим самцам практически невозможно. Гнездование стрепетов на посевах зерновых культур очень редко. Нам известны отдельные случаи гнездования коростеля на полях озимой пшеницы в саратовском Заволжье и отмечен случай гнездования

ТРАНСФОРМАЦИЯ КОМПЛЕКСА ПТИЦ И МЛЕКОПИТАЮЩИХ

лялись в то время второстепенными в структуре населения млекопитающих и птиц зональных степных ландшафтов. Лишь три вида зональных степных группировок – хомячок Эверсмanna, дрофа и полевой жаворонок – приспособились к обитанию на полях агрокультуры. Хомячок Эверсмanna имеет здесь более высокую численность, чем в коренных местообитаниях, а дрофа полностью перешла к гнездованию на посевах сельскохозяйственных культур. Полевой жаворонок использует поля зерновых как гнездовые станции, но плотность его гнездования здесь значительно ниже, чем на целинных степных участках.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 10-05-00049-а) и Программы ОБН РАН «Биологические ресурсы России: Фундаментальные основы рационального использования» (проект № 1.2.8).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Белик В.П. О современном распространении и численности журавля красавки в Ростовской области // Журавли Палеарктики: Биология, морфология, распространение. Владивосток: Изд-во ДВО АН СССР, 1988. С. 144 – 146.

Белик В.П. Птицы степного Придонья. Ростов-н/Д: Изд-во Рост. гос. пед. ун-та, 2000. 376 с.

Белик В.П. Распашка степей и орнитофауна Подонья: проблемы адаптации // Современные сведения по составу, распространению и экологии птиц Северного Кавказа: Материалы науч.-практ. конф. Ставрополь: Изд-во Ставроп. гос. пед. ин-та, 1991. С. 109 – 111.

Богданов М.Н. Птицы и звери черноземной полосы Поволжья и долины Средней и Нижней Волги (биогеографические материалы) // Тр. о-ва естествоиспытателей при императорском Казан. ун-те. 1871. Т. 1, № 1. С. 4 – 158.

Варшавский С.Н., Попов Н.В., Лавровский А.А., Шилов М.Н., Сурвилло А.В., Козакевич В.П., Денисов П.С., Варшавский Б.С., Денисенко И.И., Викулина А.Е. Современное состояние ареала и численности малого суслика на юго-востоке Европейской части СССР в связи с антропогенным преобразованием ландшафтов // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1986. Т. 91, вып. 4. С. 10 – 19.

Васильев И.Б. Энеолит Поволжья. Куйбышев: Изд-во Куйбыш. гос. пед. ин-та, 1981. 129 с.

Волчанецкий И.Б., Яльцев Н.П. К орнитофауне Приерусланской степи АССР НП // Учен. зап. Саратов. ун-та. 1934. Т. 11, вып. 1. С. 63 – 93.

Груздев В.В. Современная граница ареала малого суслика (*Citellus pigmaeus* Pall.) и возможности его дальнейшего распространения в Европейской части СССР // Зоол. журн. 1968. Т. 47, № 1. С. 54 – 58.

Дикарева Т.В., Опарин М.Л. Растительность северной части сухих степей Заволжья и ее антропогенные производные на залежах и пастбищах // Поволж. экол. журн. 2002. № 3. С. 199 – 216.

Ильин В.Ю., Ермаков О.А., Лукьянов С.Б. Новые данные по распространению млекопитающих в Поволжье и Волго-Уральском междуречье // Бюл. МОИП. Сер. биол. 1996. Т. 110, вып. 2. С. 30 – 37.

Карасева Е.В. Влияние распашки целины на образ жизни и территориальное распределение мышевидных грызунов в Северном Казахстане // Зоол. журн. 1961. Т. XL, вып. 5. С. 768 – 773.

Карулин Б.Е. О влиянии подъема целины на сурков в Северном Казахстане // Тр. Сред. Азиат. науч.-исслед. противочум. ин-та. 1961. Вып. 7. С. 329 – 332.

- Кириков С.В.* Изменение животного мира в природных зонах СССР. Степная зона и лесостепь. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1959. 176 с.
- Кириков С.В.* Человек и природа восточно-европейской лесостепи в X – начале XIX в. М.: Наука, 1979. 184 с.
- Кириков С.В.* Человек и природа степной зоны (конец X – середина XIX в., Европейская часть СССР). М.: Наука, 1983. 128 с.
- Криволицкий Д.А., Мяло Е.Г., Огуреева Г.Н.* География биологического разнообразия // Вестн. МГУ. Сер. 5. Геогр. 1998. № 4. С. 81 - 86.
- Кучерук В.В.* Антропогенная трансформация окружающей среды и грызуны // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1976. Т. 81, вып. 2. С. 5 - 19.
- Лобков В.А.* Крапчатый суслик Северо-Западного Причерноморья: биология, функционирование популяций. Одесса: Изд-во Одес. ун-та, 1999. 272 с.
- Мерперт Н.Я.* Древнейшие скотоводы Волжско-Уральского междуречья. М.: Наука, 1974. 168 с.
- Низовцев В.А.* Антропогенный ландшафтогенез: предмет и задачи исследования // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 5. Геогр. 1999. № 1. С. 26 - 30.
- Николаев В.А.* Концепция агроландшафта // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 5, Геогр. 1987. № 2. С. 22 – 27.
- Новоузенский уезд в естественноисторическом и хозяйственном отношении: В 2 т. Новоузенск: Тип. Новоузен. уездного земства, 1912. Т. 1. 257 с.; Т. 2. 302 с.
- Опарин М.Л.* Антропогенная трансформация и естественное восстановление биоты сельскохозяйственных ландшафтов Нижнего Поволжья и Закавказья: Дис. ... д-ра биол. наук. М., 2007. 340 с.
- Опарин М.Л., Абатуров Б.Д., Опарина О.С.* Использование дистанционных методов для изучения исторической структуры ареала *Marmota bobak* // Видовые популяции и сообщества в антропогенно трансформированных ландшафтах: состояние и методы его диагностики: Материалы XI Междунар. науч.-практ. конф. Белгород. Изд-во: ИПЦ «ПОЛИТЕРА», 2010. С. 216 – 217.
- Опарин М.Л., Опарина О.С.* Изменение ареалов сусликов (*Citellus pigmaeus* Pall., *C. major* Pall., *C. fulvus* Licht.) в Саратовском Заволжье на протяжении двадцатого столетия // Вопросы степеведения. Оренбург: Оренбург. губерния, 2000. С. 137 – 142.
- Опарин М.Л., Опарина О.С.* Изменение распространения млекопитающих в степях Нижнего Поволжья в связи с глобальным потеплением климата // Поволж. экол. журн. 2005. № 2. С. 193 – 199.
- Опарин М.Л., Опарина О.С., Тихонов И.А., Ковальская Ю.М.* Динамика животного населения подзоны сухих степей Заволжья под действием природных и антропогенных факторов // Поволж. экол. журн. 2002. № 2. С. 130 – 143.
- Отчет отдела животноводства Саратовского областного управления сельского хозяйства. Саратов, 1986. 48 с.
- Отчет управления животноводства Министерства сельского хозяйства и продовольствия Саратовской области. Саратов, 2000. 34 с.
- Северцов А.Н.* Периодические явления в жизни зверей, птиц и гад Воронежской губернии. 2-е изд. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1959. 287 с.
- Смирнов К.Ф.* Сарматы Нижнего Поволжья и междуречья Дона и Волги в IV веке до н. э. – II веке н. э. // Совет. археология. 1974. № 3. С. 33 – 44.
- Структура посевных площадей Саратовской области. Отчет Саратовского областного управления сельского хозяйства. Саратов, 1986. 60 с.
- Структура посевных площадей Саратовской области. Отчет Министерства сельского хозяйства и продовольствия Саратовской области. Саратов, 2000. 64 с.

ТРАНСФОРМАЦИЯ КОМПЛЕКСА ПТИЦ И МЛЕКОПИТАЮЩИХ

- Сурки. Распространение и экология. М.: Наука, 1978. 222 с.
- Трофимов И.А., Трофимова Л.С., Опарин М.Л., Опарина О.С.* Особенности восстановления степной растительности на залежах и пастбищах в саратовском Заволжье // Современная динамика компонентов экосистем пустынно-степных районов России. М.: РАСХН, 2001. С. 15 – 38.
- Тутикова Н.В., Хляп Л.А., Варшавский А.А.* Особенности населения грызунов агрофиллов на полях в различных регионах Евразии // Проблемы сохранения биоразнообразия аридных регионов России: Материалы Междунар. науч.-практ. конф. Волгоград: Изд-во Волгогр. гос. ун-та, 1998. С. 146 – 148.
- Тутикова Н.В., Хляп Л.А., Варшавский А.А.* Грызуны полей северо-восточной Палеарктики // Зоол. журн. 2000. Т. 79, № 4. С. 480 – 494.
- Формозов А.Н.* Об освоении фауны наземных позвоночных и вопросах ее реконструкции. Ч. 1. Изменение фауны человеком // Зоол. журн. 1937. Т. 16, вып. 3. С. 407 – 422.
- Формозов А.Н.* О движении и колебании границ распространения млекопитающих и птиц // География наземных животных и методы ее изучения. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1959. С. 172 – 197.
- Формозов А.Н.* Изменение природных условий степного Юга Европейской части СССР за последние сто лет и некоторые черты современной фауны степей // Исследования географии природных ресурсов животного и растительного мира. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1962. С. 114 – 161.
- Ходашова К.С.* Животный мир // Юго-Восток Европейской части СССР (Природные условия и естественные ресурсы СССР). М.: Наука, 1971. 458 с.
- Щепотьев Н.В.* Очерк распространения и стациального размещения некоторых видов мышевидных грызунов в Нижнем Поволжье // Фауна и экология грызунов. М.: Изд-во МГУ, 1975. Вып. 12. С. 62 – 97.

УДК 504:631.46:579.6

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ КИСЛОУСТОЙЧИВОСТИ НЕФТЕОКИСЛЯЮЩИХ МИКРООРГАНИЗМОВ В ХОДЕ БИОРЕМЕДИАЦИИ ЗАГРЯЗНЁННЫХ ПОЧВ

Е.В. Плешакова

Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского
Россия, 410012, Саратов, Астраханская, 83
E-mail: plekat@rambler.ru

Поступила в редакцию 11.12.09 г.

Экологические аспекты кислотоустойчивости нефтеокисляющих микроорганизмов в ходе биоремедиации загрязнённых почв. – Плешакова Е.В. – Из нефтешлама (рН 1.15) выделены 13 микробных штаммов, которые идентифицированы как *Corynebacterium* spp., *Dietzia maris*, *Bacillus* sp. и охарактеризованы как умеренные ацидофилы, способные к деструкции нефтяных углеводородов в кислой и нейтральной среде. Показано, что штамм *D. maris* AM3 обладает рядом функциональных и экологических преимуществ, к которым относятся: рост в диапазоне температур (10 – 40°C) и рН (4 – 9), в присутствии 10% NaCl, способность к деструкции алкановых и ароматических углеводородов нефти, биоэмульгирующая активность по отношению к нефти. Изученные микроорганизмы рекомендуются для восстановления нефтезагрязнённых почв с повышенной кислотностью. Штаммы переданы в коллекцию микроорганизмов Института биохимии и физиологии растений и микроорганизмов РАН (Саратов).

Ключевые слова: нефтезагрязнённая почва, углеводороды, микробные штаммы, кислотоустойчивость, деструкция.

Ecological aspects of oil-oxidizing microorganisms' acid-resistance during contaminated soil bioremediation. – Pleshakova E.V. – 13 microbial strains were isolated from oil slime with pH 1.15, which were identified as *Corynebacterium* spp., *Dietzia maris*, and *Bacillus* sp. and characterized as moderate acidophiles capable of destructing oil hydrocarbons in acidic and neutral media. The strain *D. maris* AM3 has a number of functional and ecological advantages, namely, growth within wide ranges of temperatures (10 – 40°C) and pH (4 – 9) in the presence of 10% NaCl, the ability to destruct alkane and aromatic oil hydrocarbons the bioemulsification activity for oil. The microorganisms investigated are recommended for remediation of oil-contaminated soils with an increased acidity. The strains have been submitted to the Bacteria Collection of the Institute of Biochemistry and Physiology of Plants and Microorganisms, Russian Academy of Sciences (Saratov, Russian Federation).

Key words: oil-contaminated soil, hydrocarbons, microbial strains, acid-resistance, destruction.

ВВЕДЕНИЕ

В настоящее время в результате антропогенной деятельности происходит широкомасштабное загрязнение окружающей среды токсичными ксенобиотиками. Нефть и нефтепродукты признаны основными загрязнителями окружающей среды (Eurosoil 2008..., 2008). По официальным данным потери нефти и нефтепродуктов в России при добыче, транспортировке, переработке и хранении оцениваются в 8 – 9 млн т в год. Особую нагрузку при этом испытывает почва, что проявляется в ухудшении свойств почвенного покрова, угнетении её самоочищающей способнос-

ти и необратимых изменениях развития и функциональной активности организмов почвенного биоценоза (Пиковский и др., 2003; Stroud et al., 2007). Хронические разливы нефти приводят к быстрой потере продуктивности земель или полной деградации ландшафтов. Ограниченность земельных ресурсов ставит неотложную задачу возврата в хозяйственное использование всех нарушенных и деградированных почв (Бурмистрова и др., 2003).

Поскольку на современном уровне развития нефтяной промышленности не представляется возможным полностью исключить её негативное воздействие на окружающую среду, возникает необходимость разработки методов и технологий восстановления почв, загрязнённых нефтяными углеводородами (Сулейманов и др., 2005). Экологически перспективными являются микробиологические способы очистки от нефтезагрязнений, основанные на стимулировании роста и активности природных микроорганизмов (биостимуляция) или внесении в почву селекционированных микроорганизмов-деструкторов (биоаугментация) (Нечаева и др., 2009; Mishra et al., 2001; Ouyang et al., 2005).

В связи с разнообразием почвенно-климатических условий, физико-химических свойств нефти и нефтепродуктов, уровня и срока действия загрязнения и стоимости мероприятий по рекультивации проблема поиска оптимальных и адаптированных к конкретным условиям методов остаётся весьма актуальной. Так, на территории России и других стран (Широких, 2004; Rothschild, Mancinelli, 2001) существует немало почв, в том числе и нефтезагрязнённых, с повышенной кислотностью, которая обусловлена естественными или антропогенными факторами. До последнего времени недостаточно внимания уделялось изучению деградации органических загрязнителей, в том числе нефти, бактериями в экстремальных условиях, например в почве при пониженных значениях pH.

Цель настоящей работы состояла в изучении ряда биологических и функциональных особенностей кислотоустойчивых нефтеокисляющих микроорганизмов для возможного использования их в технологии биоремедиации нефтезагрязнённых кислых почв.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объектами исследований являлись микроорганизмы, выделенные из нефтешлама (содержание нефтяных углеводородов 360.5 г/кг, pH 1.15) (г. Саратов) методом мембранных фильтров. Идентификацию микроорганизмов проводили по результатам изучения морфологии, хемотаксономии, физиологии и биохимии клеток по «Определителю бактерий Берджи» (1997), а также оригинальным статьям (Нестеренко и др., 1985; Ившина и др., 1995). Штамм *Dietzia maris* AM3 окончательно был идентифицирован во Всероссийской коллекции промышленных микроорганизмов (ВКПМ, г. Москва).

В опытах по изучению влияния pH среды на рост бактерий (диапазон от 1.0 до 7.0) питательную среду готовили с использованием цитратно-фосфатного буфера (Справочник биохимика..., 1991). Для определения ростовых значений pH сред бактерии культивировали в пробирках в стационарных условиях в L-бульоне при 28°C в течение 7 сут. Прирост биомассы определяли по показателю оптической плотности, измеренной при $\lambda=540$ нм на фотоэлектроколориметре КФК-2.

При изучении субстратного спектра бактерий в качестве единственного источника углерода и энергии в среду вносили: сырую нефть, керосин, вазелиновое масло, дизельное топливо и ряд индивидуальных углеводов: *n*-алканы и ароматические соединения. Названные субстраты стерилизовали отдельно и вносили в агаризованную среду М9 при равномерном перемешивании в момент розлива среды в чашки Петри. Конечная концентрация субстратов составляла 0.4 г/л. Способность микроорганизмов использовать для роста нефть и нефтепродукты определяли с помощью чашечного метода Мак-Кланга, согласно которому отмечалось наличие роста культуры вокруг и внутри капле нефтяного субстрата на поверхности плотной минеральной среды (Теппер и др., 1993). Способность микроорганизмов к деструкции индивидуальных углеводов парафинового ряда (0.4 г/л) определяли с помощью метода лунок (Практикум по микробиологии..., 1976). Углеводород вносили в лунку диаметром 8 мм, проделанную стерильным пробочным сверлом в центре агаризованной минеральной среды на чашке Петри. Он равномерно диффундировал в агар, а частично испарялся, так что культивирование проводили одновременно и на твёрдом субстрате, и в парах углеводорода. Вокруг лунки с субстратом производили штрихом посев культур. О деструкции углеводов судили по интенсивности роста тест-культур на 1 – 7 сут. инкубации в термостате при 28°C.

Биотрансформирующую активность бактерий изучали в жидкой минеральной среде М9 с добавлением к ней в качестве единственного источника углерода нефти (1% по весу), мазута (2.5%) и индивидуальных углеводов гептадекана (2.5%), гексадекана (1%), толуола (1%) и декалина (1%). Мазут вносили в минеральную среду в виде 10%-ного раствора в гексане из расчёта 20 мл раствора на 100 мл среды. Среду выдерживали при комнатной температуре в течение 3 сут. для самопроизвольного испарения растворителя, после чего она была готова для внесения микроорганизмов (Грищенко, Гаязов, 1997). Деградацию углеводородных субстратов исследуемыми культурами изучали в жидкой среде при различных значениях pH (3.5, 4.6, 5.0 и 7.0). Культивирование осуществляли в условиях периодического культивирования в 0.25 л колбах Эрленмейера при температуре 28°C на качалке (160 об/мин) в течение 7 – 14 сут. Опыты ставили в трёх повторностях. Контролями служили: минеральная среда с культурой без углеводородного субстрата в среде и минеральная среда с субстратом без засева культурой.

Деструктивную активность микроорганизмов устанавливали по остаточному содержанию нефтяных углеводов гравиметрическим методом (Методические указания..., 2003) или ИК-спектроскопией (Государственный контроль качества воды..., 2003) на спектрофотометре «Specord IR-75» после их экстракции четырёххлористым углеродом. ИК-спектры гексадекана снимали в области 2700 – 3100 см⁻¹, которые соответствовали асимметричным и симметричным валентным колебаниям СН₂- и СН₃-групп. Суммарную концентрацию углеводов нефти рассчитывали по интенсивности аналитической полосы поглощения при 2930 см⁻¹. Деструкцию гептадекана, гексадекана и декалина оценивали методом газовой хроматографии (Ларионова и др., 2005; Другов, Родин, 2007) на газовом хроматографе «Биохром 1» с кварцевой капиллярной колонкой, содержащей жидкую фазу SE-54.

Идентификацию хроматографических пиков проводили по временам удерживания. Количество углеводорода оценивали по площади пика методом калибровочного графика. Степень деструкции толуола рассчитывали на основании данных, полученных с помощью УФ-спектрофотометрии (Осипов, Белова, 1968), измеряя УФ-спектры при длине волны $\lambda=263$ нм. О деструкции углеводорода судили по остаточной концентрации субстрата в среде.

При периодическом культивировании штамма *D. maris* AM3 на минеральной среде с гексадеканом (1%) определяли оптическую плотность бактериальной суспензии путём измерения на фотоколориметре КФК-2 при $\lambda=540$ нм через 1, 3 и 7 сут. культивирования. Концентрацию бактериальной биомассы определяли весовым методом, пропуская культуральную жидкость через мембранный фильтр «Владипор». Собранную биомассу высушивали до постоянной массы и взвешивали. По полученным результатам рассчитывали прирост биомассы в г/л (Стабникова и др., 1995).

Эмульгирующую активность бактерий определяли методом Купера (Cooper, Goldenberg, 1987). Выращивали культуры в течение 5 сут. в жидкой минеральной среде М9 с добавлением углеводородного субстрата в качестве единственного источника углерода и энергии. После культивирования клетки от культуральной среды отделяли центрифугированием. Супернатант исследовали на наличие эмульгирующей активности (экзогенной) по отношению к сырой нефти, которую рассчитывали в процентах как отношение объёма эмульсии (V_3 , мл) к общему объёму жидкости (V , мл), умноженное на 100%, используя формулу: $E_{24;48} = V_3/V \times 100$, где $V = 5$ мл.

Статистическую обработку результатов проводили с использованием программы Microsoft Excel 2003.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

При разработке приёмов биоремедиации нефтезагрязнённых почв, характеризующихся повышенной кислотностью, из нефтешлама с pH 1.15 были выделены 13 микробных штаммов. В качестве единственного источника углерода и энергии при их выделении использовали сырую нефть, поэтому, предположительно, данные штаммы являлись деструкторами нефтяных углеводородов. В связи с экстремальным значением pH в нефтешламе выделенные штаммы могли быть acidофильными или acidотолерантными и, учитывая их способность к деструкции нефтепродуктов, представляли интерес для практического использования на нефтезагрязнённых объектах окружающей среды с повышенной кислотностью.

Штаммы с лабораторными шифрами 1/1; 1/2; 2/1м; 2/1к; 2/2м; 2/3м; 3/1; 3/2; 4/1 и 4/2 по совокупности изученных морфологических, хемотаксономических, физиолого-биохимических признаков были идентифицированы как *Corynebacterium* sp., два штамма: 1/3 и AM3 – как *Dietzia maris*, один штамм 2/5 – как *Bacillus* sp. Полученные результаты полностью согласуются с известными литературными данными о преобладании в сообществах нефтезагрязнённых почв и почвогрунтов представителей группы *Nocardioforms* (Борзенков и др., 2006; van der Geize,

Dijkhuizen, 2004). Кроме того, известно, что эти бактерии способны развиваться в широком диапазоне рН и температуры (Куличевская и др., 1995; Ившина и др., 1995).

В ходе исследований было установлено, что все выделенные микроорганизмы в разной степени устойчивы к повышенной кислотности среды, они росли в жидкой питательной среде в диапазоне рН от 1.0 до 7.0 (табл. 1). У большинства штаммов наблюдался заметный рост при рН 1.0, некоторые из них при рН 1.0 не росли, но были способны к росту при рН 3.0. Бактерии были охарактеризованы как умеренные ацидофилы. Как известно, способность к росту при низких и высоких значениях рН обеспечивает микроорганизмам определённые преимущества в окружающей среде, так как в таких условиях конкуренция со стороны большинства других организмов невелика. Выявленный широкий диапазон роста данных штаммов мог свидетельствовать об их приспособленности к изменяющимся условиям природной среды.

Таблица 1

Рост микроорганизмов через 7 сут. культивирования в МПБ
в интервале рН от 1 до 7 при исходной полевой дозе ($OD_{540}=0.4$ ед.)

Штаммы	Оптическая плотность (OD_{540}) при различных значениях рН			
	7	5	3	1
<i>Corynebacterium</i> sp. 1/1	0.97±0.05	0.20±0.03	0.48±0.04	0.52±0.05
<i>Corynebacterium</i> sp. 1/2	1.16±0.07	0.24±0.03	0.54±0.04	0.50±0.05
<i>D. maris</i> 1/3	3.00±1.17	2.50±1.11	1.39±0.05	0.86±0.06
<i>Corynebacterium</i> sp. 2/1к	1.20±0.05	0.65±0.05	0.44±0.04	0.47±0.04
<i>Corynebacterium</i> sp. 2/1м	1.35±0.06	0.85±0.05	0.77±0.04	0.64±0.05
<i>Corynebacterium</i> sp. 2/2м	1.40±0.05	0.95±0.06	0.72±0.04	0.66±0.05
<i>Corynebacterium</i> sp. 2/3м	1.65±0.08	1.20±0.05	0.89±0.04	0.67±0.05
<i>Bacillus</i> sp. 2/5	2.24±0.12	1.84±1.00	1.29±0.05	0.84±0.06
<i>Corynebacterium</i> sp. 3/1	1.55±0.05	1.08±0.09	0.83±0.05	0.67±0.06
<i>Corynebacterium</i> sp. 3/2	1.06±0.08	0.79±0.07	0.56±0.04	0.48±0.04
<i>D. maris</i> AM3	3.20±0.19	2.68±1.11	1.92±0.07	0.77±0.05
<i>Corynebacterium</i> sp. 4/1	1.56±0.06	1.08±0.04	0.89±0.05	0.56±0.05
<i>Corynebacterium</i> sp. 4/4	1.45±0.06	1.12±0.05	0.51±0.05	0.18±0.02

При изучении деструктивного потенциала исследуемых микроорганизмов было показано, что все выделенные штаммы обладали способностью к росту на агаризованной среде, содержащей в качестве единственного источника углерода и энергии спектр углеводородных субстратов: сырую нефть, керосин, вазелиновое масло, дизельное топливо, ряд индивидуальных углеводородов: *n*-алканы и ароматические соединения (табл. 2).

Все штаммы росли на предлагаемых субстратах, но с различной интенсивностью. По результатам качественного анализа были выделены несколько наиболее активных штаммов-деструкторов нефтяных углеводородов: *D. maris* 1/3, *Bacillus* sp. 2/5 и *D. maris* AM3.

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ КИСЛОУСТОЙЧИВОСТИ

По данным ИК-спектроскопии деструкция нефти в жидкой среде при pH 3.5 изучаемыми штаммами составила от 29 до 47% за 14 сут. культивирования. У большинства штаммов деструкция углеводов нефти в кислой среде происходила более эффективно, чем в нейтральной, например, у штаммов *D. maris* 1/3, *Bacillus* sp. 2/5 и *Corynebacterium* sp. 4/1, которая составила 44.0, 46.4 и 29.6% соответственно (рис. 1). Несколько штаммов характеризовались одинаковой степенью биоразложения нефти при различных значениях pH среды. Штамм *D. maris* AM3 свою максимальную деструктивную активность (до 70%) проявлял при нейтральных значениях pH (рис. 2), степень деструкции нефтяных углеводов при культивировании этого штамма в среде с pH 3.5 составляла 47%.

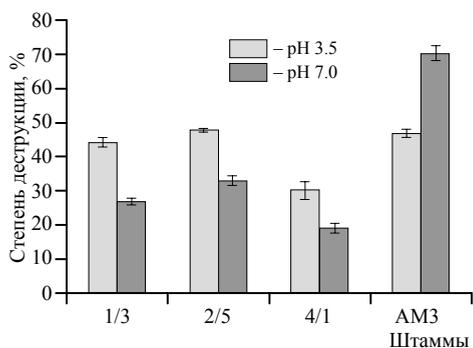


Рис. 1. Деструкция углеводов нефти (10 г/л) наиболее активными штаммами в жидкой среде за 14 сут.

Таблица 2

Субстратный спектр исследуемых микроорганизмов

Субстрат	Оценка роста штаммов												
	1/1	1/2	1/3	2/1к	2/1м	2/2м	2/3м	2/5	3/1	3/2	4/1	4/4	AM3
Сырая нефть	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Вазелиновое масло	-	-	+	-	-	-	-	+	-	-	-	-	+
Дизельное топливо	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-	+	+
Керосин	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-	-	+	-
n-алканы	Октан	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
	Гексан	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
	Гептан	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
	Декан	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
	Тридекан	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
	Гексадекан	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
	Гептадекан	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Ароматические углеводороды	Бензол	-	+	+	+	-	+	-	+	-	+	+	+
	Толуол	+	-	+	-	-	+	+	+	+	+	+	+
	Ксилол	-	+	+	+	-	-	+	+	+	+	+	+
	Фенол	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
	Псевдокумол	+	+	+	+	+	-	+	+	+	+	+	+
	Амилбензол	-	-	+	+	-	-	+	+	+	-	+	+
Нафтыны	+	+	+	-	+	-	+	+	+	+	+	+	

Примечание. «-» – отсутствие роста; «+» – едва выраженный рост; «+» – небольшой рост; «+» – отчетливый рост.

Наблюдался значительный прирост биомассы *D. maris* AM3 по сырому весу при культивировании штамма на минеральной среде с гексадеканом (10 г/л) в течение 7 сут., который составлял 1.38 г/л при pH 5.0 и 1.62 г/л при pH 7.0, что свидетельствовало о том, что данный углеводород является источником угле-

рода и энергии, обеспечивающим активный рост клеток при исследуемых значениях pH.

По данным газовой хроматографии деструкция гептадекана (25 г/л) штаммом *D. maris* AM3 в жидкой среде за 7 сут. культивирования составляла 53.6% при pH 7.0 и 51.5% при pH 4.6. По данным УФ-спектрофотометрии деструкция толуола (10 г/л) данным штаммом в жидкой среде за 7 сут. культивирования составляла 80.6% при нейтральном pH. Представитель нафтеновых углеводородов декалин (10 г/л) разрушался штаммом *D. maris* AM3 в жидкой среде при pH 7.0 на 9.5%. Данный штамм также осуществлял деградацию мазута (25 г/л) на 8.1% в жидкой среде за 14 сут. культивирования.

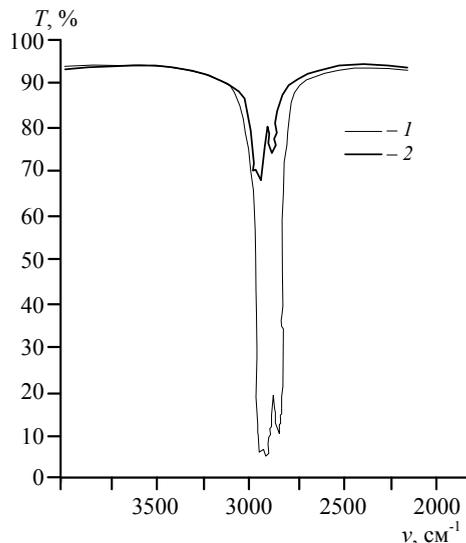


Рис. 2. ИК-спектры нефти (1) – контроль, С=10 г/л и продуктов её деструкции (2) – при культивировании штамма *D. maris* AM3

нефтяных углеводородов этим штаммом в условиях повышенной кислотности.

У *D. maris* AM3 была обнаружена экзогенная эмульгирующая активность по отношению к нефти, которая составляла: $E_{24} = 49.3\%$ и $E_{48} = 37.3\%$. Это свидетельствовало о возможных преимуществах штамма в процессах утилизации нефтепродуктов, так как биоэмульгирующая активность микроорганизма в сочетании с биодеградирующей способностью может обеспечить большую биодоступность углеводородов в различных условиях.

Проведённые нами исследования показали, что *D. maris* AM3 обладал рядом экологических преимуществ, так как хорошо рос в диапазоне pH от 4.0 до 9.0 и температур от 10 до 40°C, а также в присутствии 10% NaCl.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, из микробного сообщества нефтешлама (pH 1.15) были выделены 13 микробных штаммов, которые идентифицированы как *Corynebacterium* spp., *Dietzia maris*, *Bacillus* sp. и охарактеризованы как умеренные ацидофилы, способные к деструкции нефтяных углеводородов в кислой и нейтральной среде.

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ КИСЛОУСТОЙЧИВОСТИ

Среди кислотоустойчивых нефтеокисляющих штаммов выявлен штамм *D. maris* АМЗ, обладающий рядом функциональных и экологических преимуществ, к которым относится рост в диапазоне рН (4 – 9) и температур (10 – 40°C) и в присутствии 10% NaCl, способность к деструкции алкановых и ароматических углеводородов нефти, способность к биоэмульгации нефти ($E_{24}=49.3$). Степень деградации нефти (10 г/л) данным микроорганизмом при рН 7.0 и 3.5 составляет 70.0 и 47.0%, гептадекана (25 г/л) – 53.6 и 51.5%, мазута (25 г/л, рН 7.0) – 8.1%, толуола (10 г/л, рН 7.0) – 80.6% за 7 – 14 сут. культивирования.

По данным исследователей (Жуков и др., 2007) процессы разложения субстрата (дизельное топливо) и роста активных углеводородокисляющих бактерий *Rhodococcus erythropolis* и *R. rubber* практически останавливались при достижении в среде культивирования значений рН 4.75 и 5.65 соответственно. Выделенные и изученные нами бактерии в связи с их способностью к деструкции нефтяных углеводородов в кислой среде, несомненно, представляют значительный интерес для практического использования при очистке нефтезагрязнённых объектов окружающей среды, характеризующихся повышенной кислотностью. Штаммы переданы в коллекцию почвенных свободноживущих и ризосферных микроорганизмов Института биохимии и физиологии растений и микроорганизмов РАН (г. Саратов).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Борзенков И.А., Милехина Е.И., Готоева М.Т., Розанова Е.П., Беляев С.С. Свойства углеводородокисляющих бактерий, изолированных из нефтяных месторождений Татарстана, Западной Сибири и Вьетнама // Микробиология. 2006. Т. 75, № 1. С. 82 – 89.

Бурмистрова Т.И., Алексеева Т.П., Перфильева В.Д., Терещенко Н.Н., Стахина Л.Д. Биодеградация нефти и нефтепродуктов в почве с использованием мелиорантов на основе активированного торфа // Химия растительного сырья. 2003. №3. С. 69 – 72.

Государственный контроль качества воды. 2-е изд., перераб. и доп. М.: ИПК «Издательство стандартов», 2003. 776 с.

Грищенков В.Г., Гаязов Р.Р. Бактериальные штаммы-деструкторы топочного мазута: характер деградации в лабораторных условиях // Прикладная биохимия и микробиология. 1997. Т. 33, № 4. С. 423 – 427.

Другов Ю.С., Родин А.А. Экологические анализы при разливах нефти и нефтепродуктов. М.: БИНОМ, 2007. 270 с.

Жуков Д.В., Мурыгина В.П., Калюжный С.В. Кинетические закономерности биодеградации алифатических углеводородов бактериями *Rhodococcus rubber* и *Rhodococcus erythropolis* // Прикладная биохимия и микробиология. 2007. Т. 43, № 6. С. 657 – 663.

Ивишна И.Б., Бердичевская М.В., Зверева Л.В., Рыбалка Л.В., Еловицова Е.А. Фенотипическая характеристика алканотрофных родококков из различных экосистем // Микробиология. 1995. Т.64, №4. С. 507 – 513.

Куличевская И.С., Гузев В.С., Паников Н.С. Популяционная динамика углеводородокисляющих дрожжей, интродуцированных в нефтезагрязненную почву // Микробиология. 1995. Т. 64, № 5. С. 668 – 673.

Ларионова Н.А., Семенова Е.Н., Бреус В.А., Неклюдов С.А., Бреус И.П. Экстракция и анализ углеводородов, содержащихся в загрязненных почвах // Технология нефти и газа. 2005. № 4. С. 39 – 49.

Методические указания определения массовой доли нефтепродуктов в почвах. Методика выполнения измерений гравиметрическим методом / Разр. «Тайфун». Утв. Росгидрометом 18.03.2003. Введ. 01.06.2003. 16 с.

- Нестеренко О.А., Квасников Е.И., Ногина Т.М.* Нокардиоподобные и коринеподобные бактерии. Киев: Наук. думка, 1985. 336 с.
- Нечаева И.А., Филонов А.Е., Ахметов Л.И., Пунтус И.Ф., Боронин А.М.* Стимуляция микробной деструкции нефти в почве путем внесения бактериальной ассоциации и минерального удобрения в лабораторных и полевых условиях // Биотехнология. 2009. № 1. С. 64 – 70.
- Определитель бактерий Берджи: В 2 т. М.: Мир, 1997. Т. 1. 432 с.; Т. 2. 368 с.
- Осинов В.М., Белова Т.Д.* Спектрофотометрический метод определения содержания нефтепродуктов в сточной воде // Химия и технология топлив и масел. 1968. №1. С. 58 – 59.
- Пиковский Ю.И., Геннадиев А.Г., Чернянский С.С., Сахаров Г.Н.* Проблема диагностики и нормирования загрязнения почв нефтью и нефтепродуктами // Почвоведение. 2003. № 9. С. 1132 – 1140.
- Практикум по микробиологии / Под ред. Н.С. Егорова. М.: Изд-во МГУ, 1976. 307 с.
- Справочник биохимика. М.: Мир, 1991. 543 с.
- Стабникова Е.В., Селезнева М.В., Рева О.Н., Иванов В.Н.* Выбор активного микроорганизма-деструктора углеводов для очистки нефтезагрязненных почв // Прикладная биохимия и микробиология. 1995. Т. 31, № 5. С. 534 – 539.
- Сулейманов Р.Р., Габбасова И.М., Ситдиков Р.Н.* Изменение свойств нефтезагрязнённой серой лесной почвы в процессе биологической рекультивации // Изв. РАН. Сер. биол. 2005. № 1. С. 109 – 115.
- Тетер Е.З., Шильникова В.К., Переверзева Г.И.* Практикум по микробиологии. М.: Колос, 1993. 175 с.
- Широких И.Г.* Микробные сообщества кислых почв Северо-Востока Европейской части России: Дис. ... д-ра биол. наук. М., 2004. 394 с.
- Churchill S.A., Harper J.P., Churchill P.F.* Isolation and characterization of a *Mycobacterium* species capable of degrading three- and four-ring aromatic and aliphatic hydrocarbons // Appl. Environ. Microbiol. 1999. Vol. 65. P. 549 – 552.
- Cooper D.G., Goldenberg B.G.* Surface active agents from two *Bacillus* species // Appl. Environ. Microbiol. 1987. Vol. 53, № 2. P. 224 – 229.
- Eurosoil 2008: soil – society – environment / Eds. W.H. Blum, M.H. Gerzabek, M. Vozdraska. Vienna: BOKU, 2008. 400 p.
- Geize R. van der, Dijkhuizen L.* Harnessing the catabolic diversity of rhodococci for environmental and biotechnological applications // Microbiology. 2004. Vol. 7. P. 255 – 261.
- Mishra S., Jyot J., Kuhad R.C., Lal B.* Evaluation of inoculum addition to stimulate *in situ* bioremediation of oily-sludge-contaminated soil // Appl. and Environ. Microbiol. 2001. Vol. 67, № 4. P. 1675 – 1681.
- Ouyang W., Liu H., Murygina V., Yu Y., Xiu Z., Kalyuzhnyi S.* Comparison of bio-augmentation and composting for remediation of oily sludge: A field-scale study in China // Process Biochem. 2005. Vol. 40. P. 3763 – 3768.
- Rothschild L.J., Mancinelli R.L.* Life in extreme environments // Nature. 2001. Vol. 409. P. 1092 – 1101.
- Stroud J.L., Paton G.I., Semple K.T.* Microbe-aliphatic hydrocarbon interactions in soil: implications for biodegradation and bioremediation // J. Appl. Microbiol. 2007. Vol. 102, № 5. P. 1239 – 1253.

УДК [595.762.12:591.5](470.62/.67-924.86)

ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ НАСЕЛЕНИЯ ЖУЖЕЛИЦ (COLEOPTERA, CARABIDAE) СТЕПЕЙ ПРЕДКАВКАЗЬЯ

Р.С. Сигида

*Ставропольский государственный университет
Россия, 355009, Ставрополь, Пушкина, 1
E-mail: otomphron@yandex.ru*

Поступила в редакцию 10.02.09 г.

Экологический анализ населения жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) степей Предкавказья. – Сигида Р.С. – Проанализированы многочисленные данные (2003 – 2008 гг.), характеризующие состояние популяции жуков-жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) в условиях степей Предкавказья. Среди них преобладают политопные мезофиллы 76-ти видов (29.2% от общего числа видов), затем степные мезофиллы 50-ти видов (20.0%).

Ключевые слова: антропогенный пресс, популяция, экологический спектр, доминанты.

Ecological analysis of the carabid population of the Cis-Caucasian steppes. – Sigida R.S. – Numerous data (2003 – 2008) describing the population status of carabid bugs (Coleoptera, Carabidae) in the Cis-Caucasian steppe conditions are analyzed. Polytopic mesophyls of 76 species (29.2% of the total number of species) prevail among them, then steppe mesophiles of 50 species (20.0%) follow.

Key words: anthropogenic pressure, population, ecological spectrum, dominants.

ВВЕДЕНИЕ

Степная ландшафтная зона занимает около 70% всей территории Предкавказья. Являясь продолжением южнорусских степей, она на юге переходит в предгорную лесостепь, а на юго-востоке – в полупустыню (Лавренко, 1962). Ландшафты степей исследуемого региона характеризуются безлесьем водоразделов, преобладанием равнинного рельефа и преимущественно злаковой растительностью. В зоне степей есть и интразональные ландшафты: древесно-кустарниковые, околородные, солончаки, солонцы, песчаные массивы и др. На равнинах Предкавказья господствуют исключительно степные типы почв: черноземы и каштановые. Первые распространены в западном Предкавказье, вторые – в восточном. По природным условиям степная зона Предкавказья разделяется на две подзоны: северо-западную разнотравно-злаковых степей на черноземах и юго-восточную дерновинно-злаковых степей на темно-каштановых почвах. Растительный покров представляет типчаково-ковыльная ассоциация: ковыль Лессинга, тырса, типчак, житняк (Шифферс, 1953).

За несколько последних десятилетий биоценозы степных равнин Центрального Предкавказья в результате воздействия человека почти полностью утратили свой первоначальный облик. Следствием этого явилась глубокая трансформация населения герпетобийных жесткокрылых, в частности жуужелиц, являющихся чувствительными индикаторами состояния биоценозов. На основе данных о структуре насе-

ления можно судить об интенсивности природных и антропогенных сукцессий в экосистемах и проводить экологический мониторинг. В связи с этим возникает необходимость в познании закономерностей изменения комплексов жужелиц степной зоны под влиянием хозяйственной деятельности человека, в разработке мероприятий по охране редких и исчезающих видов.

Однако к настоящему времени многие вопросы этой практически важной группы жесткокрылых остаются недостаточно изученными, в частности структура населения жужелиц степей, их численность, последствия хозяйственной деятельности человека на фаунистические комплексы герпетобионтных жесткокрылых исследуемой территории. Все вышеуказанное и определило цель и основные задачи настоящей работы.

Целью работы явилось проведение экологического анализа населения жужелиц степей Предкавказья.

Исходя из этой цели авторами были поставлены следующие задачи:

- изучить динамику численности и видовой состав жужелиц степной зоны Предкавказья;
- выявить виды-доминанты исследуемого региона;
- составить экологический спектр населения жужелиц степей;
- рассмотреть роль жужелиц как биоиндикаторов природно-климатических условий конкретных участков региона.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В течение 2003 – 2008 гг. автор проводил мониторинг состояния популяции жужелиц в степях Предкавказья. Мониторинг включал регистрацию состава популяции исследуемой группы жесткокрылых насекомых, изучение динамики численности и экологической

структуры.

Сбор материала проводился во время экспедиций и стационарных наблюдений. Всего было исследовано более 30 географических точек (рис. 1).

При полевых исследованиях применялись различные методы изучения беспозвоночных (Кожанчиков, 1961; Гиляров, 1965; Фасулати, 1971). За время исследований проведено более 20 тысяч ловушечек-суток и взято 240 почвенных проб, в результате чего собрано 17 тысяч экземпляров жужелиц из различных частей региона.

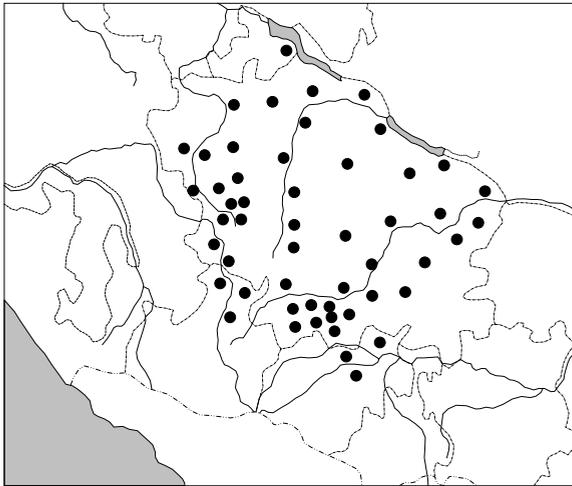


Рис. 1. Картограмма Центрального Предкавказья (точками отмечены места сборов и наблюдений)

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Видовой состав жужелиц, выявленных нами в этих биотопах, представлен 210-ю видами из 57-ми родов. Наибольшим разнообразием видов представлен род *Harpalus* (30) и далее по убывающей: *Amara* (20), *Ophonus* (11), *Cymindis* (10), *Poecilus* (10), *Vembidion* (8) (таблица).

Видовой состав и распределение жужелиц степной зоны по основным типам ландшафтов Предкавказья

Виды	Типы ландшафтов						
	Экологическая группа	Сухие степи	Байрачные леса	Околоводные	Засоленные биотопы	Песчаные станции	Разнотравно-злаковая степь
1	2	3	4	5	6	7	8
Подсемейство <i>Cicindelinae</i>							
Триба <i>Cicindelini</i>							
Род <i>Cicindela</i> Linne, 1758							
<i>C. (Cephalota) atrata</i> Pall.	8	-	-	-	-	-	ч
<i>C. (C.) chiloleuca</i> F.	9	-	-	-	ч	-	-
<i>C. (C.) elegans</i> F.-W.	8	-	-	-	-	ч	ч
<i>C. (Cylindera) gracilis</i> Pall.	6	р	-	-	-	-	-
<i>C. (C.) germanica</i> L.	6	ч	ч	ч	-	-	ч
<i>C. (Eugrapha) arenaria</i> Fussl.	2	-	-	-	р	-	-
<i>C. (E.) contorta</i> F.-W.	2	-	-	-	ч	ч	-
Подсемейство <i>Carabinae</i>							
Надтриба <i>Carabitae</i>							
Триба <i>Carabini</i>							
Род <i>Calosoma</i> Weber, 1801							
<i>C. (Campalita) auropunctatum</i> Hbst.	8	-	-	-	-	-	ч
<i>C. (Caminara) denticolle</i> Gebl.	8	ч	-	-	-	-	ч
Род <i>Carabus</i> Linne 1758							
<i>C. (Pachystus) hungaricus</i> F.	8	ед	-	-	-	-	р
<i>C. (Limnocarabus) clathratus</i> L.	3	-	-	р	-	-	-
<i>C. (Tomocarabus) bessarabicus</i> F.-W.	8	р	-	-	-	-	-
Надтриба <i>Notiophilitae</i>							
Триба <i>Notiophilini</i>							
Род <i>Notiophilus</i> Dumeril, 1806							
<i>N. palustris</i> Duft.	9	-	-	-	-	-	ч
<i>N. laticollis</i> Chd.	9	-	ч	-	-	-	-
Надтриба <i>Scarititae</i>							
Триба <i>Scaritini</i>							
Род <i>Scarites</i> Fabricius, 1775							
<i>S. (Paradistichus) angustus</i> Chaud.	2	-	-	-	ч	-	-
<i>S. (Scallophorites) bucida</i> Pall.	9	-	-	-	-	ч	-
<i>S. (s.str.) salinus</i> Dej	2	-	-	-	ч	-	-
<i>S. (s.str.) eurytus</i> F.-W.	2	-	-	-	ч	-	-
<i>S. (Parallelomorpha) laevigatus</i> F.	2	-	-	-	ч	-	-
Триба <i>Clivinini</i>							
Род <i>Clivina</i> Latreille, 1802							
<i>C. laevifrons</i> Chaud.	2	-	-	-	р	-	-

Продолжение таблицы

1	2	3	4	5	6	7	8
<i>C. ypsilon</i> Dej.	2	–	–	–	ч	ч	–
Триба <i>Dyschiriini</i> Род <i>Dyschiriodes</i> Jeannel, 1941							
<i>D. apicalis</i> Putz.	2	–	–	–	р	ч	–
<i>D. chaldeus</i> Er.	2	–	–	–	ч	–	–
<i>D. laticola</i> Chaud.	2	–	–	–	ч	–	–
<i>D. salinus</i> Schaum.	2	–	–	–	ч	–	–
<i>D. (Chiridysus) strumosus</i> Er.	2	–	–	–	р	–	–
Надтриба <i>Broschitae</i> Триба <i>Broschini</i> Род <i>Broschus</i> Panzer, 1813							
<i>B. semistriatus</i> Dej.	8	–	–	–	–	–	ч
Надтриба <i>Trechitae</i> Триба <i>Tachyni</i> Род <i>Paratachys</i> Casey, 1918							
<i>P. centriustatus</i> Rtt.	2	–	–	–	р	–	–
Род <i>Tachys</i> Stephens, 1829							
<i>T. lencoranus</i> Csiki	3	–	–	–	–	–	–
<i>T. scutellaris</i> Steph.	2	–	–	–	–	–	–
Род <i>Lymnastis</i> Motschulsky, 1862							
<i>L. tesquorum</i> Arn. et Kryzh (subsp. <i>lutschniki</i> Arn. Et Kryzh)	5	–	–	–	–	–	ед
Триба <i>Bembidiini</i> Род <i>Bembidion</i> Latreille, 1802							
<i>B. (Metallina) lampros</i> Herbst.	6	–	ч	ч	–	–	–
<i>B. (M.) properans</i> Steph.	6	–	ч	ч	–	–	–
<i>B. (Emphanes) latiplaga</i> Chaud.	2	–	–	–	–	–	–
<i>B. (E.) minimum</i> F.	2	–	–	–	ч	–	–
<i>B. (E.) quadriplagiatum</i> Motsch.	2	–	–	–	ч	–	–
<i>B. (E.) normannum</i> Dej.	2	–	–	–	р	–	–
<i>B. (E.) occidium</i> Marggi & Huber	2	–	–	–	ч	–	–
<i>B. (E.) tenellum</i> Er.	2	–	–	–	ч	–	–
Триба <i>Pogonini</i> Род <i>Cardiaderus</i> Dejean, 1828							
<i>C. chloroticus</i> F.-W.	2	–	–	–	р	–	–
Род <i>Pogonus</i> Dejean, 1821							
<i>P. (s. str.) iridipennis</i> Nic.	2	–	–	–	ч	–	–
<i>P. (s. str.) litoralis</i> Duft.	2	–	–	–	ч	ч	–
<i>P. (s. str.) luridipennis</i> Germ.	2	–	–	–	ч	–	–
<i>P. (s. str.) orientalis</i> Dej.	1	–	–	–	р	–	–
<i>P. (s. str.) reticulatus</i> Schaum	1	–	–	–	р	–	–
<i>P. (s. str.) submarginatus</i> Rtt.	2	–	–	–	р	–	–
<i>P. (s. str.) transfuga</i> Chud.	2	–	–	–	ч	–	–
<i>P. (Pogonidius) cumanus</i> Lutschn.	1	–	–	–	р	–	–
Род <i>Pogonistes</i> Chaudoir, 1871							
<i>P. angustus</i> Gebl.	2	–	–	–	р	–	–
<i>P. convexicollis</i> Chaud.	2	–	–	–	р	–	–
<i>P. rufoaeneus</i> Dej.	2	–	–	–	ч	–	–
Надтриба <i>Pterostichitae</i> Триба <i>Pterostichini</i> Род <i>Poecilus</i> Bonelli, 1810							
<i>P. (Ancholeus) laevicollis</i> Chaud.	1	–	–	–	р	–	–

ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ НАСЕЛЕНИЯ ЖУЖЕЛИЦ

Продолжение таблицы

1	2	3	4	5	6	7	8
<i>P. anodon</i> Chaud.	8	ч	–	–	–	–	ч
<i>P. cupreus</i> L.	6	–	–	–	–	–	ч
<i>P. punctulatus</i> Schall	8	–	–	–	–	–	ч
<i>P. subcoeruleus</i> Quens.	3	–	–	ч	–	–	–
<i>P. (Ancholeus) crenuliger</i> Chaud.	8	–	–	–	–	ч	ч
<i>P. (A.) laevicollis</i> Chaud.	1	–	–	–	р	–	–
<i>P. (A.) puncticollis</i> Dej.	8	–	–	–	ч	–	–
<i>P. (Derus) advena</i> Quens.	8	ч	–	–	–	–	ч
<i>P. (Lyropedius) lyroderus</i> Chd.	9	ч	–	–	–	–	–
Род <i>Laemostenus</i> Bonelli, 1810							
<i>L. (Pristonychus) sericeus</i> F.-W.	8	–	–	–	–	–	ч
Род <i>Pterostichus</i> Bonelli, 1810							
<i>P. (Pediatus) longicollis</i> Duft.	3	–	–	–	–	–	р
<i>P. (P.) iniquatus</i> Sturm.	6	ч	–	–	–	–	–
<i>P. (Adelosia) macer</i> Marsch.	6	ч	–	–	–	–	р
<i>P. (Pseudomaseus) anthracinus</i> Ill.	6	–	ч	р	–	–	–
<i>P. (P.) gracilis</i> Dej.	3	–	ч	ч	–	–	–
Род <i>Olisthopus</i> Dejan, 1828							
<i>O. rotundatus</i> Payk.	6	–	ч	–	–	–	ч
<i>O. sturni</i> Duft.	6	–	ч	–	–	–	ч
Триба <i>Agonini</i>							
Род <i>Agonum</i> Bonelli, 1810							
<i>A. (Agonothorax) lugens</i> Duft.	3	–	ч	ч	ч	–	–
<i>A. (A.) sexpunctatum</i> L.	3	–	ч	ч	–	–	–
<i>A. (A.) viridicupreum</i> Gz	3	–	–	ч	–	–	–
<i>A. (s.str.) monachum</i> Duft.	3	–	–	ч	–	–	–
<i>A. (Europhilus) gracile</i> Sturm.	3	–	–	ч	–	–	–
<i>A. (E.) thoreyi</i> Dej.	3	–	–	ч	–	–	–
Триба <i>Sphodrini</i>							
Род <i>Calathus</i> Bonelli, 1810							
<i>C. (Neocalathus) ambiguus</i> Payk.	7	ч	ч	–	–	–	ч
<i>C. (N.) erratus</i> C. Sahlb.	6	–	ч	–	–	–	ч
<i>C. (N.) melanocephalus</i> L.	6	–	ч	–	–	–	ч
<i>C. (N.) cinctus</i> Motsch.	6	–	–	–	р	–	–
Род <i>Dolichus</i> Bonelli, 1810							
<i>D. halensis</i> Schall.	6	ч	ч	–	–	–	–
Род <i>Taphoxenus</i> Motsch., 1864							
<i>T. gigas</i> F.-W.	6	р	–	–	–	–	р
Род <i>Pseudotaphoxenus</i> Schaufuss, 1865							
<i>P. rufitarsis</i> F.-W.	4	ед	–	–	–	–	р
Триба <i>Zabrini</i>							
Род <i>Amara</i> Bonelli, 1810							
<i>A. (Zezea) tricuspидata</i> Dej.	8	–	–	–	–	–	р
<i>A. (Z.) plebeja</i> Gyll.	8	–	–	–	–	–	ч
<i>A. (Z.) concinna</i> Zimm.	8	–	–	–	–	–	р
<i>A. (s.str.) aenea</i> De Geer	8	–	ч	–	–	–	ч
<i>A. (s.str.) eurynota</i> Panz.	6	ч	ч	–	–	–	–
<i>A. (s.str.) familiaris</i> Duft.	6	–	ч	–	–	–	ч
<i>A. (s.str.) lucida</i> Duft.	6	–	р	–	–	–	р
<i>A. (s.str.) ovata</i> Fabr.	6	–	–	–	–	–	ч
<i>A. (s.str.) similata</i> Gyll.	6	ч	–	–	–	–	ч
<i>A. (Celia) brunnea</i> Gyll.	6	–	р	–	–	–	–

Продолжение таблицы

1	2	3	4	5	6	7	8
<i>A. (Xenocelia) fusca</i> Dej.	6	–	–	–	–	–	р
<i>A. (X.) cursitans</i> Zimm.	6	–	р	–	–	–	–
<i>A. (X.) ingenua</i> Duft.	6	об	–	–	–	–	–
<i>A. (C.) municipalis</i> Duft.	6	–	–	–	–	–	–
<i>A. (Bradytus) fulva</i> Mull.	8	–	–	–	–	ч	–
<i>A. (B.) majuscula</i> Chd.	8	ч	р	–	–	–	–
<i>A. (B.) consularis</i> Duft.	8	–	ч	–	–	–	–
<i>A. (Percosia) equestris</i> Duft.	6	ч	–	–	–	–	–
<i>A. (Amathitis) abdominalis</i> Motsch.	3	–	–	–	ч	–	–
<i>A. (A.) parvicollis</i> Gebl.	1	–	–	–	ч	–	–
Род <i>Harpalodema</i> Reitter 1888							
<i>H. lutescens</i> Reitt.	1	–	–	–	–	р	–
Род <i>Curtonotus</i> Stephens, 1827							
<i>C. convexiusculus</i> Marsch.	6	ч	–	–	–	–	ч
<i>C. cribricollis</i> Chaud.	9	–	–	–	р	–	–
<i>C. propinquus</i> Men.	1	ч	–	–	–	ч	ч
Род <i>Zabrus</i> Clairville, 1806							
<i>Z. (s.str.) tenebrioides</i> Goeze	9	ч	–	–	–	–	ч
<i>Z. (Pelor) spinipes</i> F.	8	–	–	–	–	–	ч
Триба <i>Harpalini</i>							
Род <i>Anisodactylus</i> Dejean, 1829							
<i>A. (s.str.) binotatus</i> Fabr.	8	–	ч	–	–	–	–
Род <i>Gynandromorphus</i> Dejean, 1829							
<i>G. etruscus</i> Quens.	6	ч	–	–	–	–	–
Род <i>Stenolophus</i> Dejean, 1829							
<i>S. (Egadroma) marginatum</i> Dej.	3	–	–	–	–	р	–
<i>S. (s.str.) discophorus</i> F.-W.	6	–	р	–	–	р	–
<i>S. (s.str.) abdominalis</i> Géne (subsp. <i>persicus</i> Mannh.)	6	–	–	ч	–	–	–
<i>S. (s.str.) proximus</i> Dej.	3	–	–	ч	–	–	–
<i>S. (s.str.) steveni</i> Kr.	3	–	–	–	–	–	–
<i>S. skrimshiranus</i> Steph.	3	–	–	–	–	–	–
Род <i>Acupalpus</i> Latreille, 1829							
<i>A. elegans</i> Dej.	2	–	–	–	р	р	–
<i>A. meridianus</i> L.	6	–	ч	ч	–	–	–
Род <i>Dicheirotichus</i> Jacquelin du Val, 1857							
<i>D. (Trichocellus) discolor</i> Fald.	8	–	–	–	–	р	–
<i>D. (T.) placidus</i> Gyll.	8	–	р	–	р	–	–
<i>D. lacustris</i> L.Redtenbacher	1	–	–	–	ч	ч	–
<i>D. ustulatus</i> Dej.	1	–	–	–	р	р	–
Род <i>Ophonus</i> Dejean, 1821							
<i>O. (Cephalophonus) cephalotes</i> Fairm.	1	–	–	–	ч	–	–
<i>O. (Hesperophonus) azureus</i> F.	9	ч	–	–	–	–	ч
<i>O. (Metophonus) gammeli</i> Schaub.	6	–	–	–	–	–	–
<i>O. (M.) cordatus</i> Duft.	8	ч	–	–	–	–	ч
<i>O. (H.) cribricollis</i> Dej.	8	–	–	–	–	–	р
<i>O. (M.) puncticollis</i> Payk.	8	р	–	–	–	–	р
<i>O. (s.str.) sabulicola</i> Panz.	8	–	–	–	ч	–	–
<i>O. (H.) subquadratus</i> Dej.	6	–	ч	–	–	–	ч
<i>O. (H.) minimus</i> Motsch.	8	р	–	–	–	–	р
<i>O. (H.) similis</i> Dej.	8	р	–	–	–	–	–
<i>O. (s.str.) stictus</i> Steph.	6	ч	–	–	–	–	ч

ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ НАСЕЛЕНИЯ ЖУЖЕЛИЦ

Продолжение таблицы

1	2	3	4	5	6	7	8
Род <i>Harpalus</i> Latreille, 1802							
<i>H. calceatus</i> Duft.	6	ч	–	–	–	–	ч
<i>H. griseus</i> Pz.	8	–	ч	–	–	–	ч
<i>H. rufipes</i> De Geer.	6	ч	–	–	–	–	ч
<i>H. steveni</i> Dej.	1	–	–	–	р	–	ч
<i>H. hospes</i> Sturm	1	–	–	–	р	–	–
<i>H. cephalotes</i> Fairm.	1	–	–	–	ч	–	–
<i>H. circumpunctatus</i> Chaud.	1	–	–	–	р	–	–
<i>H. dispar</i> Dej. (subsp. <i>splendens</i> Gebl.)	1	–	–	–	р	–	–
<i>H. dispar</i> Dej.	1	–	–	–	р	–	–
<i>H. affinis</i> Schrnk.	6	ч	–	–	–	–	–
<i>H. akinini</i> Tschitch.	6	ч	–	–	–	–	–
<i>H. compressus</i> Motsch.	6	–	–	–	–	–	ч
<i>H. amplicollis</i> Men.	9	ч	–	–	–	–	ч
<i>H. anxius</i> Duft.	6	ч	ч	–	–	–	ч
<i>H. calathoides</i> Motsch.	8	–	–	–	–	–	–
<i>H. caspius</i> Stev.	6	р	–	–	–	–	ч
<i>H. distinguendus</i> Duft.	6	ч	ч	–	–	–	–
<i>H. flavicornis</i> Dej.	6	ч	ч	–	–	–	ч
<i>H. fuscicornis</i> Men.	9	–	ч	–	–	–	ч
<i>H. fuscipalpis</i> Sturm.	8	ч	–	–	–	–	ч
<i>H. inexpectatus</i> Kataev	9	–	–	–	–	–	р
<i>H. politus</i> Dej.	6	–	–	–	–	–	ч
<i>H. saxicola</i> Dej.	8	–	–	–	–	–	р
<i>H. smaragdinus</i> Duft.	6	–	–	–	–	–	ч
<i>H. tardus</i> Panz.	6	–	–	–	–	–	ч
<i>H. oblitus</i> Dej	9	р	–	–	р	–	р
<i>H. pumilus</i> Sturm.	6	–	–	–	–	–	ч
<i>H. froelichi</i> Sturm.	9	ч	–	–	–	ч	ч
<i>H. hirtipes</i> Panz.	9	ч	–	–	–	ч	ч
<i>H. zabroides</i> Dej.	9	р	–	–	–	–	ч
Род <i>Microderes</i> Faldermann, 1836							
<i>M. brachypus</i> Stev.	8	р	–	–	–	–	р
Род <i>Pangus</i> Dejean, 1821							
<i>P. scaritides</i> Sturm.	8	р	–	–	–	–	р
Род <i>Pentus</i> Chaudoir, 1843							
<i>P. tenebrioides</i> Waltl.	9	р	–	–	–	–	р
Род <i>Parophonus</i> Ganglbauer, 1892							
<i>P. mendax</i> Rossi	8	–	–	–	–	–	р
<i>P. maculicornis</i> Duft.	8	–	–	–	–	–	ч
Род <i>Acinopus</i> Dejean, 1821							
<i>A. laevigatus</i> Men.	9	ч	–	–	–	–	ч
<i>A. picipes</i> Ol.	9	ч	–	–	–	–	ч
<i>A. (Osimus) ammophilus</i> Dej.	9	р	–	–	–	–	р
Род <i>Daptus</i> Fischer-Waldheim, 1823							
<i>D. pictus</i> F.-W.	2	–	–	–	р	–	–
Род <i>Carterus</i> Dejean, 1829							
<i>C. lutschniki</i> Zam.	8	р	–	–	–	–	р
Род <i>Dinodes</i> Bonelli, 1810							
<i>D. cruralis</i> F.-W.	9	р	–	–	–	–	р
<i>D. decipiens</i> Dufour	6	р	–	–	–	–	–

Продолжение таблицы

1	2	3	4	5	6	7	8
Род <i>Chlaenius</i> Bonelli, 1810 <i>Ch. (Chlaenites) spoliatus</i> Rossi	2	–	–	–	–	–	ч
Надтриба <i>Masoreitae</i> Триба <i>Masoreini</i> Род <i>Masoreus</i> Dejean., 1821 <i>M. wetterhalli</i> Gyll.	8	–	–	–	–	–	р
Триба <i>Corsyrini</i> Род <i>Corsyra</i> Dejean, 1825 <i>C. fusula</i> F.-W.	9	ч	–	–	–	р	р
Триба <i>Odacanthini</i> Род <i>Odacantha</i> Paykull, 1798 <i>O. melanura</i> L.	11	–	–	–	–	–	–
Триба <i>Lebiini</i> Род <i>Lebia</i> Latreille, 1802 <i>L. (s.str) trimaculata</i> Vill.	10	–	–	–	–	–	р
<i>L. (s.str) cruxminor</i> L.	11	–	–	–	–	–	об
<i>L. (Lamprias) cyanocephala</i> L.	11	–	–	–	–	–	об
Род <i>Demetrias</i> Bonelli, 1810 <i>D. (Aetophorus) imperialis</i> Germ.	11	1	–	–	–	–	–
Род <i>Paradromius</i> Fowler, 1886 <i>P. (s.str.) longiceps</i> Dej.	11	–	–	ч	–	–	–
Род <i>Microlestes</i> Schmidt-Goebel, 1846 <i>M. luctuosus</i> Holld.	8	ч	–	–	–	–	ч
<i>M. negrita</i> Woll.	6	–	ч	–	–	–	ч
<i>M. plagiatus</i> Duft.	6	ч	ч	–	–	–	ч
Род <i>Syntomus</i> Hope, 1838 <i>S. fuscomaculatus</i> Motsch.	6	–	–	–	–	–	р
<i>S. truncatellus</i> L.	8	–	–	–	–	–	р
Род <i>Cymindis</i> Latreille, 1806 <i>C. (Arrhostus) picta</i> Pall.	9	ч	–	–	–	–	ч
<i>C. axillaris</i> Fabr.	9	об	–	–	–	–	–
<i>C. decora</i> F.-W.	9	р	–	–	–	–	–
<i>C. humeralis</i> Geoffrey.	9	об	–	–	–	–	–
<i>C. lineata</i> Quens.	9	ч	–	–	–	–	ч
<i>C. scapularis</i> Schaum	9	–	–	–	–	–	г
<i>C. (Menas) cylindrica</i> Motsch.	9	–	–	–	–	–	р
<i>C. (M.) miliaris</i> F.	9	ч	–	–	–	–	ч
<i>C. (M.) violacea</i> Chd.	9	р	–	–	–	–	р
<i>C (Tarsostinus) lateralis</i> F.-W.	9	р	–	–	–	р	р
Триба <i>Dryptini</i> Род <i>Drypta</i> Latreille, 1796 <i>D. dentata</i> Rossi	11	–	–	ч	–	–	–
Триба <i>Zuphiini</i> Род <i>Zuphium</i> Latreille, 1806 <i>Z. olens</i> Rossi	5	р	–	–	–	–	–
Род <i>Polystichus</i> Bonelli, 1809 <i>P. connexus</i> Fourcroy	5	–	–	–	–	–	р
Триба <i>Brachinini</i> Род <i>Brachinus</i> Weber, 1801 <i>B. ejaculans</i> F.-W.	8	р	–	–	ч	–	–
<i>B. elegans</i> Chaud.	6	–	ч	–	–	–	ч
<i>B. plagiatus</i> Reiche	8	–	–	–	р	–	–

Окончание таблицы

1	2	3	4	5	6	7	8
<i>B. (Cnecostolus) cruciatus</i> Quens.	6	–	–	–	ч	–	ч
<i>B. (C.) exhalans</i> Rossi	6	р	–	–	–	–	р
<i>B. (C.) hamatus</i> F.-W.	1	–	–	–	–	–	р
<i>B. (C.) bipustulatus</i> Quens.	2	ч	–	–	–	–	ч
Род <i>Mastax</i> Fischer-Waldheim, 1928 <i>M. thermanum</i> Stev.	2	–	–	ч	–	–	–

Примечание. ч – часто, об – обычен, р – редко, ед – единично; экологические группы: 1 – галофилы, 2 – галогигрофилы, 3 – стагнофилы, 4 – ботробонты, 5 – эндогеи, 6 – политопные мезофилы, 7 – лесные мезофилы, 8 – степные мезофилы, 9 – степные мезоксерофилы, 10 – дендрофилы, 11 – гербифилы.

В подавляющем большинстве в степях Предкавказья обитают широко распространенные роды голарктической фауны: *Carabus*, *Calosoma*, *Pogonus*, *Poecilus*, *Taphoxenus*, *Amara*, *Curtonotus*, *Ophonus*, *Harpalus*. Из рода *Cicindela* для степей наиболее типичны *C. atrata* Pall., *C. gracilis* Pall., *C. germanica* L.

Из представителей рода *Carabus* – *C. hungaricus* F., *C. campestris*, а также обитающий в восточной части Предкавказья *C. bessarabicus* F.-W., находки которого довольно редки. Из интразональных видов здесь обитает транспалеарктический *C. clathratus* L. На солончаках, особенно характерных для восточных районов, обнаружены *Scarites terricola* Bon., *S. salinus* Dej., *Clivina ypsilon* Dej., *Dyschirioides apicalis* Putz., *D. luticola* Chaud., *D. salinus* Schaum., *D. strumosus* Dej., *Tachys scutellaris* Steph., *Cardioderus chloroticus* F.-W. Много в пределах зоны видов рода *Bembidion*: *B. articulatum* Panz., *B. minimum* F. и др.; рода *Poecilus* – *P. cupreus* L., *P. punctulatus* Schall., *P. anodon* Chd., *P. crenuliger* Chd., *P. lyroderus* Chd. На засоленных участках обитают *P. puncticollis* Dej., *P. laevicollis* Chd., *P. advena* Quens.

Из представителей рода *Pterostichus* – *P. (Pediulus) longicollis* Duft., *P. inquinatus* Sturm, *P. macer* Marsch., *P. anthracinus* Ill.

Ксерофильных видов в роде *Agonum* практически нет, поэтому виды этого рода в пределах степной зоны встречаются только в околородных биотопах, где их довольно много: *A. lugens* Duft., *A. monachum* Duft., *A. viridicupreum* Gz., *A. gracile* Sturm., *A. thoreyi* Dej.

Характернейшими обитателями степной зоны являются *Taphoxenus gigas* F.-W., *Pseudotaphoxenus rufitarsis* F.-W.; рода *Zabrus* – *Z. tenebrioides* Gz., *Z. spinipes* F.; рода *Amara* – *A. tricuspidata* Dej., *A. cursitans* Zimm., *A. brunnea* Gyll., *A. equestris* Duft.

На засоленной почве встречаются виды подрода *Amathitis*: *A. (A.) abdotninalis* Motsch., *A. (A.) parvicollis* Gebl. На песках отмечены: *Amara fulva* Mull., *A. ingenua* Duft., *A. municipalis* Duft., *Curtonotus convexiusculus* March., *C. cribricollis* Chaud., *C. propinquus* Men., *Ophonus azureus* F., *O. cordatus* Duft., *O. cribricollis* Dej., *O. gammeli* Schaub., *O. puncticollis* Pk.

В большом количестве в степных районах летит на свет *Harpalus calceatus* Duft.

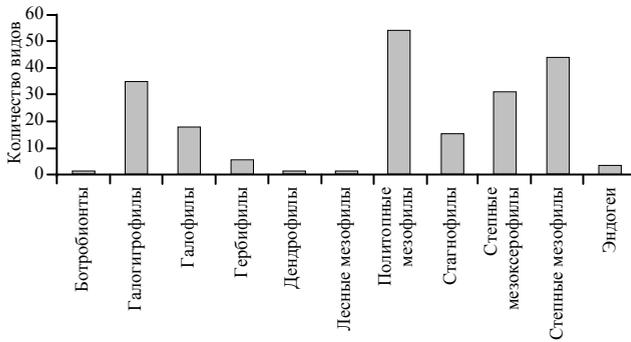
При анализе фауны жуличиц степного Предкавказья очевидно, что по числу видов доминируют представители рода *Harpalus*. Это виды с обширными трансзональными ареалами – *H. fuscipalpis* Sturm, *H. affinis* Schirnck., *H. distinguendus* Duft.

и свойственные степной зоне скифские: *H. hospes* Sturm, *H. steveni* Dej., *H. akinini* Tschitsch., *H. compressus* Reitt., *H. calathoides* Men., *H. inexpectatus* Kataev.

Многие *Harpalini* приурочены к берегам пресных степных водоемов. К ним относятся виды рода *Stenolophus* – *S. discophorus* F.-W., *S. abdominalis* Gene, *S. steveni* Kr., *S. skrimshiranus* Steph.

Не менее характерны для степей ксерофильные виды рода *Cymindis*. Это скифские *C. decora* F.-W., *C. violacea* Chd., *C. lateralis* F.-W., средиземноморский *C. axillaris* F., европейско-средиземноморские *C. humeralis* Four., *C. scapularis* Shaum., понтический *C. cylindrica* Motsch. Следует упомянуть и о многочисленных степных видах родов: *Microlestes* – *M. luctuosus* Holdh.; *Brachinus* – *B. ejaculans* F.-W., *B. plagiatus* Reiche, *B. cruciatus* Quens. В околводных биотопах степной зоны нередок *Mastax thermarum* Stev.

Анализ экологической структуры населения жужелиц степей Предкавказья показывает, что в них преобладают политопные мезофилы – 54 вида (25.4% от



общего числа видов – *Cicindela germanica* L., *Harpalus rufipes* Dej., *H. distinguendus* Duft) (рис. 2). Второе место по числу видов (44 вида или 20.6%) занимают степные мезофилы – типичные обитатели плакорных условий степи, способные выносить высокие температуры при низкой влажности и достигающие значительной численности в степ-

Рис. 2. Экологический спектр населения жужелиц в степи

ных районах, где преобладает типчаково-ковыльная и полынно-типчаково-ковыльная растительность: *Cicindela atrata* Pall., *C. elegans* F.-W., *Calosoma denticolle* Gebl., *Carabus bessarabicus* F.-W., *C. hungaricus* F., *Poecilus anodon* Chaud., *Amara consularis* Zimm., *Harpalus calathoides* Men. 33 вида жужелиц, или 13% от всего видового обилия, составляют степные мезоксерофилы: *Notiophilus laticollis* Chd., *Harpalus fuscipalpis* Sturm, *H. inexpectatus* Kat., *Acinopus laevigatus* Men., *A. ammonophilus* Dej., *Cymindis lineate* Quens. Мезоксерофильные виды, по определению Л.В. Арнольди (1969), в имагинальной стадии способны переносить существенный дефицит влаги, но в личиночной фазе требуют значительного увлажнения. Поэтому они могут существовать в достаточно широких пределах влажности, что определяется, по-видимому, температурным режимом, когда с повышением температуры насекомые перемещаются в места с более высокой относительной влажностью (Медведев, 1961).

Помимо явно преобладающих представителей плакорного комплекса отмеченных выше, население жужелиц степей включает виды галофильного комплекса. Так, например, галолигрофилы представлены 36-ю видами (16.9%), в том числе

Scarites salinus Dej., *Chlaenius spoliatus* Rossi. Биотопическая приуроченность этих видов несет на себе отпечаток зональности, так как засоление характерно только в южных степных и полупустынных районах.

Галофилы представлены 17-ю видами (8.0%) – *Poecilus laevicollis* Chaud, *Harpalus steveni* Dej., *Brachinus hamatus* F-W. Распространены же они преимущественно в типчаково-полынных вариантах степи в восточной части Предкавказья на солонцеватых черноземах.

В околородных стациях степной зоны многочисленны представители гигрофильного комплекса – стагнофилы – виды, характерные для берегов стоячих водоемов и заболоченных участков (16 видов, или 7.5%): *Tachys lencoranus* Csiki, *Agonum thoteyi* Dej. и др.

Представители гигрофильного комплекса стагнофилы в общей сложности составляют 19 видов, или 8.7% всего видового обилия. Это довольно высокий показатель в общем экологическом спектре населения жужелиц равнинных степей Предкавказья. Вышесказанное вполне согласуется с положением о первичной гигрофилии и мезофилии жужелиц (Крыжановский, 1965) и о неравномерном ландшафтном распределении их в полупустынной зоне (Шарова, 1974, 1981), где разнообразие жужелиц в плакорных условиях значительно ниже, чем в понижениях рельефа.

Гигрофилы, как правило, – полизональные широко распространенные виды, которые обитают в насыщенных влагой местах, чаще по берегам водоемов, в балках, где развит густой и богатый растительный покров. К ним относятся *Carabus clathratus* L., *Bembidion latipiaga* Chaud., *Stenolophus proximus* Dej., *Acupalpus elegans* Dej. и др., которых можно назвать стенотопными полизональными видами, поскольку в других зонах это тоже обитатели околородных стаций (Шарова, 1971, 1982; Арнольди и др., 1972; Арнольди, Матвеев, 1973; Шиленков, Воронов, 1973; Павлова, 1974; Молодова, 1980; Крыжановский, 1983; Kryzhanovsky et al., 1995).

По мнению многих авторов, Предкавказские равнины, длительно прибывавшие в виде дна морского, представляют собой, как суша, молодое образование, поверхность которого сложена горными породами четвертичного возраста (в большинстве послеледниковыми), а частью образованы и современными отложениями. Подобное утверждение можно отнести и к исследуемой фауне жужелиц степной зоны, которая сформировалась за счет элементов более древних ценозов: лесных (подавляющее большинство степных видов рода *Pterostichus*), пустынных (представители трибы *Harpalini*), обитателей понтических степей – жужелицы средиземноморской подтрибы *Ditomina* роды *Ditomus*, *Dixus*; виды родов *Acupalpus*, *Stenolophus*, которые в послеледниковый период претерпели незначительные изменения.

Доминантными видами оказались *Cicindela germanica* L., *Colosoma denticolle* Gebl., *Harpalus calathoides* Men.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, население жужелиц степной зоны Предкавказья представлено преимущественно политопами мезофилами (25.4% от всего видового обилия),

которые, как правило, являются полизональными эврибионтами, широко распространенными в степных, лесостепных и антропогенных ландшафтах юга России. Наряду с упомянутыми выше в исследуемой зоне широко представлены зональные формы – степные мезофилы и мезоксерофилы, которые в совокупности составляют 1/3, или 35.3% от всего видового разнообразия жужелиц степной зоны.

Большое разнообразие типов почв в степях исследуемого региона (черноземы, каштановые, болотные, лугово-болотные, солончаковые) создают соответствующие условия для существования здесь интразональных группировок жужелиц галофильного (галофилы, галогигрофилы) и гигрофильного (стагнофилы) комплексов, в совокупности составляющие 33.8% от всего видового разнообразия обнаруженных здесь видов жужелиц.

В исследуемой зоне отмечены лишь два вида, относящиеся к группе ботриобионтов: *Taphoxenus gigas* F.-W. и *T. rufitarsis* F.-W., которые обитают в норах грызунов. Обнаружено в степи 3 вида эндогеев – *Lymnastis tesquorum*, *Polystichus connexus* Wop., *Zuphium olens* Rossi. Первый вид предпочитает открытые участки, обычен в агроценозах и обладает слабо выраженной галофилией. *Polystichus connexus* Wop. более свойствен лесонасаждениям. *Zuphium olens* Rossi отнесен к плакорному комплексу в какой-то степени условно, поскольку встречается на границе зональных и интразональных биотопов вблизи рек. Согласно И.Х. Шаровой (1981) все вышеназванные виды – стратобионты подстилочно-трещинные и эндогеобионты.

Фитофильный комплекс представлен 6-ю видами, относящимися к гербифилам – обитателям травянистых растений: *Odacanta meianura* L., *Lebia cyanocephala* L., *L. cruxminor* L., *Demetrias imperialis* Germ., *Paradromius longiceps* Dej., *Drypta dentata* Rossi. Эти виды принадлежат к жизненным формам фитобионтов стеблевых, дендро-хортобионтов листовых, стратобионтов-скважников подстилочно-трещинных и стратобионтов-скважников подстилочно-подкорных. Представители дендрофильной группы в степях нами не обнаружены.

Следовательно, экологический состав населения жужелиц степей Предкавказья отражает специфику этого ландшафта: наряду с широко распространенными полиотопными мезофилами преобладают на плакоре зональные степные виды, а также солончаковые и гигрофильные в интразональных биотопах.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Арнольди К.В., Шарова И.Х., Ключанова Г.Н., Бутрина Н.Н. Жужелицы (Coleoptera, Carabidae) Стрелецкой степи под Курском и их сезонная динамика активности // Фауна и экология животных. М.: Наука, 1972. С. 215 – 230.

Арнольди Л.В. Зоогеографическое районирование, основанное на энтомологических данных // Растительные сообщества и животное население степей и пустынь Центрального Казахстана. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1969. Т. I. С. 31 – 42.

Арнольди К.В., Матвеев В.А. Население жужелиц (Carabidae) еловых лесов у южного предела тайги (Марийская АССР) и изменение его на вырубках // Экология почвенных беспозвоночных. М.: Наука, 1973. С. 131 – 143.

Гиляров М.С. Зоологический метод диагностики почв. М.: Наука, 1965. 275 с.

Кожанчиков И.В. Методы исследования экологии насекомых. М.: Высш. шк., 1961. 288 с.

ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ НАСЕЛЕНИЯ ЖУЖЕЛИЦ

Крыжановский О.Л. Состав и происхождение наземной фауны Средней Азии. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1965. 420 с.

Крыжановский О.Л. Жуки подотряда Aderphaga семейства Rhysodidae, Trachypachidae: семейство Carabidae (вводная часть и обзор фауны СССР). Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1983. 341 с.

Лавренко Е.М. Основные черты ботанической географии пустынь Евразии и Северной Африки. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1962. 172 с.

Медведев С.И. Формирование фауны насекомых в условия антропогенного ландшафта Левобережной Украины // Природные ресурсы Левобережной Украины и их использование. Харьков: Изд-во Харьк. ун-та, 1961. С. 310 – 315.

Молодова Л.П. Жужелицы различных биотопов в районе мелиоративного канала в низовьях Березины // Влияние хозяйственной деятельности человека на беспозвоночных. Минск: Наука и техника, 1980. С. 65 – 73.

Павлова Г.Н. Изменение комплекса жужелиц (Coleoptera, Carabidae) южной типчаково-кочкельной степи при её искусственном восстановлении // Зоол. журн. 1974. Т. 53, вып. 7. С. 1023 – 1029.

Фасулати К.К. Полевое изучение наземных беспозвоночных. М.: Высш. шк., 1971. 424 с.

Шарова И.Х. Особенности биотопического распределения жужелиц (Coleoptera, Carabidae) в зоне смешанных лесов Подмосковья // Учён. зап. Моск. гос. пед. ин-та им. В.И. Ленина. 1971. Т. 465. С. 61 – 86.

Шарова И.Х. Жизненные формы жужелиц (Coleoptera, Carabidae) // Зоол. журн. 1974. Т. 53, вып. 5. С. 692 – 709.

Шарова И.Х. Жизненные формы жужелиц (Coleoptera, Carabidae) М.: Наука, 1981. 360 с.

Шарова И.Х. Фауна жужелиц (Coleoptera, Carabidae) Московской области и степень её изученности // Почвенные беспозвоночные Московской области. М.: Наука, 1982. С. 223 – 226.

Шифферс Е.В. Растительность Северного Кавказа и его природные кормовые угодья. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1953. 400 с.

Шиленков В.Г., Воронов Г.А. Эколого-фаунистическая характеристика населения жужелиц южной тайги Камского Приуралья // Учён. зап. Пермского гос. пед. и-та. 1973. Т. 109. Вопросы экологии и териологии. С. 88 – 118.

Kryzhanovsky O.L., Belousov I.A., Kabak I.I., Kataev B.M., Makarov K.V., Shilenkov V.G. A Checklist of the Ground-Beetles of Russia and Adjacent Lands (Insecta, Coleoptera, Carabidae). Sofia; Moscow: Pensoft, 1995. 271 p.

УДК 599.363(470.62/.67)

**РАСПРОСТРАНЕНИЕ КРИПТИЧЕСКИХ ВИДОВ БУРОЗУБОК
РОДА *SOREX* (МАММАЛИА),
ДИАГНОСТИРОВАННЫХ ПО МОЛЕКУЛЯРНЫМ МАРКЁРАМ,
В МЕЖДУРЕЧЬЕ ДОНА И КУБАНИ**

**В.В. Стахеев¹, А.Е. Балакирев², О.О. Григорьева², А.Г. Шестак²,
С.Г. Потапов², Ю.М. Борисов², В.Н. Орлов²**

¹ *Институт аридных зон Южного научного центра РАН
Россия, 344006, Ростов-на-Дону, Чехова, 41
E-mail: stacheev@ssc-ras.ru*

² *Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН
Россия, 119071, Москва, Ленинский просп., 33
E-mail: orlovvic@yandex.ru*

Поступила в редакцию 03.02.10 г.

Распространение криптических видов бурозубок рода *Sorex* (Mammalia), диагностированных по молекулярным маркёрам, в междуречье Дона и Кубани. – Стахеев В.В., Балакирев А.Е., Григорьева О.О., Шестак А.Г., Потапов С.Г., Борисов Ю.М., Орлов В.Н. – Для диагностики двух пар криптических видов *Sorex araneus* L. – *S. satunini* Ogn. и *Sorex minutus* L. – *S. volnuchini* Ogn. использованы микросателлитные и мтДНК маркёры. Получены новые данные о распространении этих видов на равнине междуречья Дона и Кубани. Бурозубка Волнухина и кавказский крот в междуречье Дона и Кубани проникают на север до бассейна р. Ея. Эндемики Кавказа, бурозубки *S. satunini* и *S. volnuchini* широко распространены по долинам небольших рек на степной равнине. Оба вида наиболее многочисленны в луговых, кустарниковых и лесных биотопах. Не отмечено различий в предпочитаемых местообитаниях этих видов.

Ключевые слова: *Sorex*, *S. araneus*, *S. satunini*, *S. minutus*, *S. volnuchini*, цитохром *b*, микросателлитные локусы, криптические виды, распространение, местообитания.

Distribution of cryptic shrew species of the genus *Sorex* (Mammalia) on the plain between the Don and Kuban rivers with molecular marker diagnostics. – Stacheev V.V., Balakirev A.E., Grigoryeva O.O., Shestak A.G., Potapov S.G., Borisov Yu.M., and Orlov V.N. – Microsatellite and cytochrome b markers were used to identify two pairs of cryptic shrew species, namely, *Sorex araneus* L. – *S. satunini* Ogn., and *Sorex minutus* L. – *S. volnuchini* Ogn. New data on the distribution of these species on the plain between the Don and Kuban rivers have been obtained. The shrew *S. volnuchini* and Caucasian mole occur on the plain northward up to the Eya river. The endemic species of Caucasus, *S. satunini* and *S. volnuchini*, are wide-spread in the surveyed area alongside small streams on the steppe plain. Both *Sorex* species are most abundant in thick grass, bushy scrub, and deciduous woodlands. They display no clear differences in habitat preferences.

Key words: *Sorex*, *S. araneus*, *S. satunini*, *S. minutus*, *S. volnuchini*, cytochrome *b*, microsatellite locus, cryptic species, distribution, habitat.

ВВЕДЕНИЕ

Распространение некоторых эндемиков Кавказа выходит за пределы этого горного региона на Русскую равнину, но границы их ареалов и зоны контакта с близкими и географически замещающими видами остаются неизученными. Причи-

РАСПРОСТРАНЕНИЕ КРИПТИЧЕСКИХ ВИДОВ БУРОЗУБОК

на в том, что некоторые эндемики Кавказа контактируют на Русской равнине с сестринскими криптическими видами. Поэтому в степной равнинной части Западного Предкавказья севернее линии Краснодар – Майкоп – Отрадная – Черкесск остаются неясными границы ареалов таких пар криптических видов, как бурозубки обыкновенная и кавказская, *Sorex araneus* L. и *S. satunini* Ogn., и бурозубки малая и Волнухина, *Sorex minutus* L. и *S. volnuchini* Ogn.

Оба кавказских эндемика, бурозубки кавказская и Волнухина, первоначально рассматривались в качестве подвидов. Предположение о видовой самостоятельности кавказской бурозубки было высказано при исследовании гениталий самцов (Лаврова, Зажигин, 1965; Долгов, Лукьянова, 1966). Позже выяснилось, что кариотип кавказской бурозубки высоко специфичен, идентичен во всех исследованных популяциях Северного Кавказа и Закавказья и хорошо дифференцирует этот вид (Козловский, 1973 а; Соколов, Темботов, 1989). Бурозубка Волнухина ($2n = 40$) отличается от малой ($2n = 42$) небольшими особенностями кариотипа, в частности, одним центрическим соединением и положением центромеры X-хромосомы (Козловский, 1973 б), поэтому ее репродуктивная изолированность оставалась неясной.

В настоящее время северную границу кавказской бурозубки и бурозубки Волнухина проводят в бассейне Кубани (Долгов, 1985; Соколов, Темботов, 1989), но из-за сложностей диагностики этих видов действительные границы распространения остаются невыясненными. Распространение кавказской бурозубки в изолятах на Ставропольской возвышенности было подтверждено кариологическими данными (Соколов, Темботов, 1989). Экземпляры из низовий Кубани одни авторы предположительно относили к кавказской (Лаврова, Зажигин, 1965; Соколов, Темботов, 1989), другие – к обыкновенной бурозубке (Окулова и др., 2005).

В статье представлены данные о распространении двух пар криптических видов бурозубок рода *Sorex* на равнине Западного Предкавказья, диагностированных по кариотипу и молекулярным маркерам – гаплотипам мтДНК гена цитохром *b* и микросателлитным аллелям. В экологических исследованиях молекулярные маркеры значительно удобнее хромосомных, так как для молекулярного анализа пригодны любые ткани в минимальных количествах, фиксированные в спирте или высушенные (палец, кончик уха или хвоста).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Кавказские бурозубки (23 экз.) отловлены в Краснодарском крае в долине р. Бейсуг, окрестности пос. Первомайское ($45^{\circ}40' / 39^{\circ}41'$) в июне 2009 г. (рис. 1, 5). Обыкновенные бурозубки (14 экз.) отловлены в окрестностях с. Кагальник Азовского района Ростовской области (научно-экспедиционная база «Кагальник» ЮНЦ РАН) на острове, непосредственно прилегающем к левому берегу дельты р. Дон ($47^{\circ}05' / 39^{\circ}18'$); в окрестностях Ростова-на-Дону, пос. Большой Лог, долина р. Аксай ($47^{\circ}16' / 39^{\circ}55'$) в августе 2009 г. и в долине р. Кагальник, окр. пос. Новониколаевки ($46^{\circ}59' / 39^{\circ}37'$) в июне 2010 г. (рис. 1, 1, 2, 3). Бурозубки Волнухина (22 экз.) отловлены в окрестностях пос. Первомайское (рис. 1, 5) в июне 2009 г., в долине р. Мокрая Чубурка, Александровский лесхоз ($46^{\circ}45' / 39^{\circ}04'$) (рис. 1, 4) и в пос. Новониколаевке Ростовской области (рис. 1, 3) в июне 2010 г. Малые буро-

зубки (8 экз.) отловлены в окрестностях пос. Большой Лог и с. Кагальник (рис. 1, 1, 2). В качестве материала сравнения были также использованы последовательности цитохрома *b* 10-ти видов рода *Sorex* (*S. granarius*, *S. coronatus*, *S. antinorii*, *S. araneus*, *S. satunini*, *S. volnuchini*, *S. minutus*, *S. caecutiens*, *S. minutissimus*, *S. alpinus*), депонированные в Генбанке.

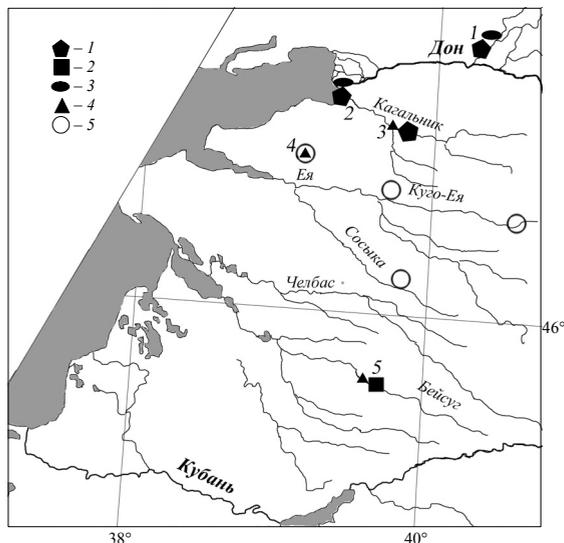


Рис. 1. Точки находок двух пар криптических видов бурозубок рода *Sorex*, диагностированных по кариотипу и молекулярным маркерам, в междуречье Дона и Кубани и распространение кавказского крота, *Talpa caucasica* Sat., по нашим данным и в литературе (Зверозомб-Зубовский, 1923; Соколов, Темботов, 1989): 1 – *Sorex araneus* L., 2 – *S. satunini* Ogn., 3 – *S. minutus* L., 4 – *S. volnuchini* Ogn., 5 – *Talpa caucasica* Sat.

цирован с использованием пары универсальных праймеров H15915 и L14924. Секвенирование фрагмента проводилось в обоих направлениях с теми же праймерами, что и при рутинной PCR на секвенаторе ABI PRISM 3100 (Applied Biosystems) с использованием BigDye Terminator Cycle Sequencing Ready Reaction Kit (Applied Biosystems).

Полученные последовательности выравнивались при помощи пакета программ BioEdit. Расчёты генетических дистанций и филогенетический анализ проводился в программе MEGA 4.

Исследованы 19 микросателлитных маркеров, из которых полиморфными оказались 11 (A8, B30, L2, L9, L16, L62, L67, L69, D103, D106, D107). Продукты амплификации разделяли путем электрофореза в 8%-ном полиакриламидном геле в 1хТБЕ буфере при 300 В в течение 2 ч, окрашивали бромистым этидием и фотографировали в УФ-свете. В качестве маркеров длины фрагментов использовали стандарты молекулярной массы в 100 п.н. Статистический анализ проводили с использованием пакетов программ FSTAT v.2.9.3, GENEPOP v.4 и GENETIX v.4.02.

Хромосомные препараты приготовлены в полевых условиях по стандартной методике из клеток костного мозга и селезенки. Идентификацию хромосом проводили как на тотально окрашенных препаратах, так и по рисунку дифференциально окрашенного хромосом (G-banding с использованием трипсина) в соответствии с международной номенклатурой хромосом обыкновенной бурозубки.

Тотальную ДНК выделяли из образцов ткани печени, фиксированных в спирте, по методике с использованием фенолхлороформа после предварительной обработки гомогенизированного образца протеиназой К. Фрагмент гена цитохром *b* длиной 1023 п.н. был амплифицирован с использованием пары универсальных праймеров H15915 и L14924. Секвенирование фрагмента проводилось в обоих направлениях с теми же праймерами, что и при рутинной PCR на секвенаторе ABI PRISM 3100 (Applied Biosystems) с использованием BigDye Terminator Cycle Sequencing Ready Reaction Kit (Applied Biosystems).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Молекулярные маркёры двух пар криптических видов

Ранее мы описали набор дифференциально окрашенных (G-окраска) хромосом кавказской бурозубки (Орлов и др., 2010), хромосомная формула этого вида: XX/XY₁Y₂ *af, bc, gh, ik, jn, lo, m, p, q, r, tu*. От южных популяций обыкновенной бурозубки на Русской равнине кавказская бурозубка отличается не менее чем 8-ю хромосомными перестройками, в том числе соединениями *gh, ik, jn, lo*, положением центромеры хромосом *p, q, r* и перестроенным плечом *h*, причем распространение пяти хромосомных перестроек ограничено ареалом кавказской бурозубки.

Ряд общих перестроек, характерных для кавказской бурозубки и западноевропейских видов, *Sorex coronatus* Mil. (Франция) и *S. antinorii* Bon. (Альпы Италии), свидетельствует о существовании в отдельные периоды плейстоцена Европы общего предкового малоазиатско-южноевропейского вида.

Обыкновенная и кавказская бурозубка хорошо отличаются по гаплотипам гена цитохром *b*. Филогенетические отношения в роде *Sorex* иллюстрирует NJ/ME-дерево гаплотипов этого гена (рис. 2). Из представленных данных видно, что бурозубки обыкновенная и кавказская представляют собой близкородственные сестринские виды, дивергировавшие от общего предка.

У обыкновенной бурозубки прослеживается несколько филогографических линий (Balakirev et al., 2007) как следствие более широкой эволюционной экспансии этого вида на огромных пространствах Евразии. Неожиданным оказалось обнаружение в популяции кавказских бурозубок двух резко отличающихся типов гена цитохром *b*, которые мы назвали типами *A* и *B* (Орлов и др., 2010). Тип *B* сходен с гаплотипами *S. araneus*, в то время как тип *A* максимально удален (см. рис. 2).

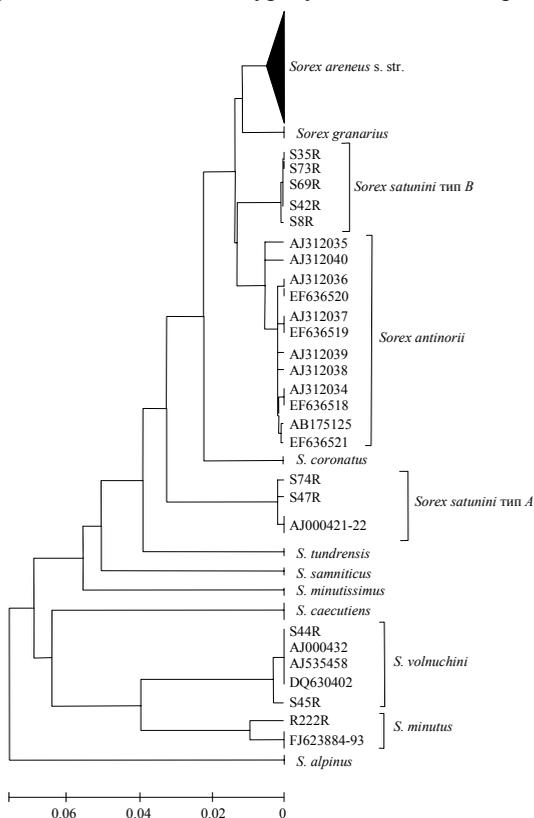


Рис. 2. Обобщённое NJ/ME-дерево митохондриальных гаплотипов гена цитохрома *b* европейских видов *Sorex*. В узлах приведены уровни поддержки (bootstrap-значения) для NJ и ME деревьев соответственно. Значения, равные 100, не приведены. Шкала внизу показывает масштаб генетической дивергенции

Тип *A* мы считаем исходным, эволюционировавшим на протяжении всей истории вида.

Кавказская и обыкновенная бурозубка хорошо отличаются также по аллелям микросателлитных локусов. В трех исследованных расах обыкновенной бурозубки отмечено 24 уникальных аллеля (61.5%), не встречающихся у кавказской бурозубки. Важно подчеркнуть, что в популяции кавказской бурозубки не обнаружено и современных митохондриальных гаплотипов обыкновенной бурозубки. Очевидно, в зоне контакта этих видов генный поток прерван.

Генетическая дистанция по микросателлитным локусам между обыкновенной и кавказской бурозубками оказалась в 3 – 4 раза выше, нежели между хромосомными расами обыкновенной бурозубки (табл. 1), и больше, чем между бурозубками обыкновенной и Бонапарта (*S. antinorii* Bon.). Дистанции между кавказской бурозубкой и другими видами надвида обыкновенной бурозубки по микросателлитным локусам аналогичны дистанциям по митохондриальным гаплотипам.

Таблица 1

Оценка генетических дистанций по данным парных генетических различий (F_{st})

Расы	Западная Двина	Москва	Селигер	<i>S. satunini</i>
Западная Двина	–	0.059*	0.076*	–
Москва	0.049	–	0.038*	–
Селигер	0.062	0.042	–	–
<i>S. araneus</i>	–	–	–	0.186*** 0.207

Примечание. Курсивом даны значения F_{st} после поправки ENA. * – $P < 0.05$, *** – $P < 0.001$.

кавказской популяции резко снижена (табл. 2). Отмечен значительный дефицит гетерозигот микросателлитных локусов. По большинству локусов характерным было присутствие лишь одного аллеля. Низкий уровень полиморфизма кавказской бурозубки может быть следствием ленточного распространения этого вида по долинам небольших рек и лесополосам на равнине Западного Предкавказья.

Таблица 2

Генетическое разнообразие *S. araneus* и *S. satunini* по микросателлитным локусам

Виды и расы	N_a	H_o	H_e	F_{is}
<i>S. satunini</i>	15	0.086	0.222	0.633*
<i>S. araneus</i>	39	0.339	0.508	0.333*
Западная Двина	36	0.315	0.479	0.348*
Москва	38	0.315	0.475	0.343*
Селигер	38	0.374	0.498	0.253*

Примечание. N_a – количество аллелей, H_o – наблюдаемая гетерозиготность, H_e – ожидаемая гетерозиготность, F_{is} – коэффициент инбридинга, * – $P < 0.0002$.

бурозубки (0.028 ± 0.004) и близка к дистанции между обыкновенной бурозубкой и типом *A* кавказской (0.063 ± 0.007) что, несомненно, указывает на видовую самостоятельность бурозубки Волнухина.

При этом генетическая изменчивость исследованной

Что касается второй пары криптических видов, бурозубок малой и Волнухина, то генетическая дистанция между ними по гаплотипам цитохрома *b* (0.079 ± 0.009) значительно превышает дистанцию между гаплотипом обыкновенной бурозубки и типом *B* кавказской

РАСПРОСТРАНЕНИЕ КРИПТИЧЕСКИХ ВИДОВ БУРОЗУБОК

Распространение эндемичных видов бурозубок Кавказа в междуречье Дона и Кубани

По нашим данным обыкновенная бурозубка распространена в бассейне Дона и Кагальника (см. рис. 1, 1, 2, 3). Эти самые южные популяции обыкновенной бурозубки относятся к хромосомной расе Нерусса с кариотипом XX/XY₁Y₂ *af, bc, go, hi, kr, mn, p/q, tu*. Ранее самые южные кариологически датированные популяции обыкновенной бурозубки хромосомной расы Нерусса были известны из Волгоградской области (Клетский) и Ростовской области (Белая Калитва) (Bustrakova et al., 2003). Бурозубок из долины нижнего Дона относили к обыкновенной бурозубке без кариологического анализа (Критская, 1962; Долгов, 1985). От ранее описанных из бассейна Дона бурозубок расы Нерусса исследованные нами популяции отличаются полиморфизмом мелкой пары метацентрических хромосом *pq*, представленной как метацентриком, так и отдельными акроцентриками *p* и *q*. Ранее полиморфизм расы Нерусса отмечался только в бассейне Днепра (Vulatova et al., 2000).

Датированные по кариотипу и молекулярным маркерам сборы кавказской бурозубки указывают на то, что этот вид распространен не только по долине Кубани, но и севернее в бассейне р. Бейсуг (см. рис. 1, 5), откуда был впервые описан набор дифференциально окрашенных (G-окраска) хромосом этого вида (Орлов и др., 2010).

Самые южные популяции малой бурозубки, датированные по кариотипу ($2n = 42$) и гаплотипам цитохрома *b*, обнаружены по нижнему течению Дона в тех же биотопах, что и обыкновенная бурозубка (см. рис. 1, 1, 2).

Южнее, в долине рек Кагальник, Мокрая Чубурка и Бейсуг (см. рис. 1, 3 – 5) обнаружена бурозубка Волнухина ($2n = 40$). Очевидно этот вид распространен на север по Азово-Кубанской низменности до междуречья Кагальника и Дона.

Таким образом, по нашим данным распространение эндемичных видов бурозубок Кавказа не ограничено на севере бассейном р. Кубань. Судя по тому, что кавказский крот отмечен значительно севернее в бассейнах всех основных рек Азово-Кубанской низменности – Челбас, Сосыка и Ея (Соколов, Темботов, 1989) (см. рис. 1), а бурозубка Волнухина обнаружена по р. Мокрая Чубурка, возможны также изолированные ленточные поселения бурозубок кавказской и Волнухина по долинам всех рек Азово-Кубанской низменности. В этом случае северные границы ареалов кавказских эндемиков и зоны контакта с близкими видами, замещающими их на Русской равнине, проходят в междуречье Еи и Кагальника.

Современные эндемичные виды бурозубок Кавказа обнаруживаются со среднего плейстоцена, пещера Кударо 1, 360 тыс. л. н. (Осипова, 2006). Определение ископаемого материала облегчается тем, что эти виды были представлены в плейстоцене формами, близкими современным (Зайцев, Осипова, 2004; Осипова, 2006), но выяснение их прошлого распространения за пределами Кавказа достаточно проблематично.

Ареалы эндемиков Кавказа и близких к ним видов Русской равнины, вероятнее всего, были разобщены на протяжении всего позднего плейстоцена (Валдайская холодная эпоха, последние 100 тыс. лет) сухими степями с интенсивным эоловым выветриванием (Величко и др., 1993; Эволюция экосистем Европы..., 2008;

Markova et al., 1995). Сближение ареалов этих географически замещающих видов могло происходить в климатические оптимумы голоцена, например, в атлантический период (6200 – 5000 л. н.) и в начале субатлантического периода (2200 – 1800 л. н.), когда в Причерноморье и Предкавказье резко сокращалась зона степей и распространялись лесостепные экосистемы. Напротив, за последние 2 тыс. лет на равнинах Предкавказья распространились сухие степи Восточной Европы, поэтому могла усиливаться изоляция географически замещающих видов Русской равнины и Кавказа.

Биотопическое размещение двух пар криптических видов бурозубок (обыкновенная – кавказская и малая – Волнухина) в степной зоне Азово-Кубанской равнины ограничено мезофильными участками с луговой и лесной растительностью, преимущественно по долинам рек и лесополосам. Эндемики Кавказа, бурозубки кавказская и Волнухина, в долине р. Бейсуг встречаются совместно в одних биотопах, таких как участки с древесно-кустарниковой и луговой растительностью в пойме. Такое распределение значительно отличается от описанного ранее в плавневой зоне Приазовья, где бурозубка Волнухина отмечена только в наиболее мезофильных участках, на пастбищах в тростниках и в плавнях (Лаврова, Зажигин, 1965). Оба вида, вероятно, конкурируют с малой белозубкой, потому что редки на участках с высокой численностью последней.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 09-04-00530), программы ФИ Президиума РАН «Биологическое разнообразие» и ФЦП «Научные и научно-педагогические кадры инновационной России» (проект № 2009-1.1-141-063-021).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Величко А.А., Борисова О.К., Доскач А.Г., Морозова Т.Д., Спаская И.И., Фаустова М.А. Русская равнина // Развитие ландшафтов и климата Северной Евразии: Поздний плейстоцен-голоцен. М.: Наука, 1993. С. 11 – 20.
- Долгов В.А. Бурозубки Старого Света. М.: Изд-во МГУ, 1985. 219 с.
- Долгов В.А., Лукьянова И.В. О строении гениталий палеарктических бурозубок как систематическом признаке // Зоол. журн. 1966. Т. 45, № 12. С. 1852 – 1861.
- Зайцев М.В., Осипова В.А. Насекомоядные млекопитающие позднего плейстоцена Северного Кавказа // Зоол. журн. 2004. Т. 83, № 7. С. 851 – 868.
- Зверозомб-Зубовский Е.В. К познанию фауны млекопитающих Донской области. Материалы по естественно-историческому изучению Края. Ростов н/Д: Типография Штаба С.К.В.О., 1923. 23 с.
- Козловский А.И. Соматические хромосомы двух видов землероек-бурозубок Кавказа // Зоол. журн. 1973 а. Т. 52, № 5. С. 571 – 576.
- Козловский А.И. Результаты кариологического обследования аллопатрических форм малой бурозубки (*Sorex minutus*) // Зоол. журн. 1973 б. Т. 52, № 3. С. 390 – 397.
- Критская Т.И. О землеройках Ростовской области // Научные доклады высшей школы. Биол. науки. 1962. №4. С. 46 – 49.
- Лаврова М.Я., Зажигин В.С. О систематике и биологии землероек Краснодарского края с оценкой их роли в лептоспирозных очагах // Зоол. журн. 1965. Т. 44, №1. С. 101 – 109.
- Окулова Н.М., Юничева Ю.В., Баскевич М.И., Рябова Т.Е., Агиров А.Х., Балакирев А.Е., Василенко Л.Е., Потанов С.Г. Видовое разнообразие, размещение и численность мелких

РАСПРОСТРАНЕНИЕ КРИПТИЧЕСКИХ ВИДОВ БУРОЗУБОК

млекопитающих южных территорий Краснодарского края и республики Адыгея // Млекопитающие горных территорий: Материалы Междунар. конф. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2005. С. 122 – 130.

Орлов В.Н., Балакирев А.Е., Борисов Ю.М. Новый подвид кавказской бурозубки *Sorex satunini* (Mammalia) и филогенетические связи вида по мтДНК последовательностям и хромосомным маркерам // Поволж. экол. журн. 2010. № 1. С. 111 – 114.

Осипова В.А. История формирования фауны землероек (сем. Soricidae) Кавказа: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2006. 22 с.

Соколов В.Е., Темботов А.К. Млекопитающие Кавказа: Насекомоядные. М.: Наука, 1989. 548 с.

Эволюция экосистем Европы при переходе от плейстоцена к голоцену (24 – 8 тыс. л. н.). М.: Т-во науч. изд. КМК, 2008. 556 с.

Balakirev A.E., Illarionova N.A., Potapov S.G., Orlov V.N. DNA polymorphism within *Sorex araneus* from European Russia as inferred from mt DNA cytochrome *b* sequences // Rus. J. Theriology. 2007. Vol. 6, № 1. P. 35 – 42.

Bulatova N., Searle J.B., Bystrakova N., Nadjafova R.S., Shchipanov N., Orlov V. The diversity of chromosome races in *Sorex araneus* from European Russia // Acta Theriologica. 2000. Vol. 45. Suppl. 1. P. 33 – 46.

Bystrakova N., Bulatova N., Koval'skaya Y., Shchipanov N., Kalinin A., Nadjafova R., Searle J.B. Geographical limits of chromosome races of common shrew *Sorex araneus* L. in the Middle Volga (East European Russia) // Mammalia. 2003. Vol. 68. P. 187 – 192.

Markova A.K., Smirnov N.G., Kozharinov A.V., Kazantseva N.E., Simakova A.N., Kitaev L.M. Late Pleistocene distribution and diversity of mammals in Northern Eurasia // Paleontologia i Evolucio. 1995. Vol. 28 – 29. P. 1 – 115.

УДК 599.4:504.05(47+57)

**БИОТОПИЧЕСКОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ, СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ
И НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ РАЗМНОЖЕНИЯ
МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ г. КИШИНЁВА**

**И.А. Тихонов¹, А.И. Мунтяну², И.Г. Успенская³,
Ю.Н. Коновалов², В.И. Бурлаку³, Н.К. Караман²,
В.Б. Нистреану², Г.Н. Тихонова¹, Е.В. Котенкова¹**

¹ *Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН
Россия, 119071, Москва, Ленинский просп., 33
E-mail: tikh@biostation.chg.ru*

² *Институт зоологии АН Республики Молдова
Республика Молдова, 2028, Кишинёв, Академическая, 1*

³ *Национальный научно-практический центр превентивной медицины
Республика Молдова, 2028, Кишинёв, Г. Асаки, 67а*

Поступила в редакцию 22.04.09 г.

Биотопическое распределение, структура популяций и некоторые особенности размножения мелких млекопитающих г. Кишинева. – Тихонов И.А., Мунтяну А.И., Успенская И.Г., Коновалов Ю.Н., Бурлаку В.И., Караман Н.К., Нистреану В.Б., Тихонова Г.Н., Котенкова Е.В. – Сравнительный анализ видового состава, биотопического распределения, популяционной структуры и размножения грызунов и насекомоядных г. Кишинёва проводили в октябре – ноябре 2008 г. (3029 ловушко-суток, 715 зверьков). Самым многочисленным и широко распространенным видом была европейская лесная мышь, репродуктивная стратегия которой заключалась в интенсивном воспроизводстве популяций в летнее время. Второй по обилию вид – восточноевропейская полевка – имел иную стратегию размножения, часть его популяции продолжала активно размножаться осенью. По структуре населения мелких млекопитающих наиболее близки к природным биотопам городские леса. Самая высокая численность зверьков установлена в лугах и садах. На газонах и пустырях грызунов и насекомоядных не обнаружили.

Ключевые слова: экология грызунов и насекомоядных, биотопическое распределение, популяция, урбозенот.

Biotope distribution, population structure, and some reproduction features of small mammals in Kishinev City. – Tikhonov I.A., Muntyanu A.I., Uspenskaya I.G., Konovalov Yu.N., Burlaku V.I., Karaman V.I., Nistreanu V.B., Tikhonova G.N., and Kotenkova E.V. – Comparative analysis of the species composition, biotope distribution, population structure, and reproduction of rodents and insectivores in Kishinev City was carried out in October and November, 2008 (3,029 traps/day, 715 animals). *Sylvaemus sylvaticus* appeared to be most numerous, its reproductive strategy consisted in intense reproduction in the summer. The second abundant species, *Microtus rossiaemeridionalis*, had a different reproductive strategy, a part of its population continued to actively reproduce in the autumn. Urban forests are most close to natural biotopes by the species composition of small mammals. The highest number of small mammals was observed in meadows and gardens. No rodents and insectivores have been caught on waste grounds and lawns.

Key words: rodent and insectivore ecology, biotope distribution, population, urbocenosis.

ВВЕДЕНИЕ

В последнее время экология городской среды интенсивно изучается исследователями разных специальностей: зоологами, экологами, эпидемиологами и другими. Однако в изучении урбоценозов остается много невыясненных вопросов. Мелкие млекопитающие являются важной составляющей частью биоты городской экосистемы. Кроме того, они служат показателем состояния урбоценозов. Поскольку крупные города характеризуются многообразием биотопов в разной степени изолированных друг от друга, их не следует рассматривать как единую экосистему (Клауснитцер, 1990). Своеобразие отдельных местообитаний урбанизированных территорий зависит от антропогенных форм их использования и во многом определяет структуру населения мелких млекопитающих (Кучерук, 1988). Эта часть биоты Кишинёва остается еще слабо изученной. Несколько лет назад проводились исследования фауны иксодовых клещей и их прокормителей (Успенская и др., 2004; Георгица и др., 2006). Но специальных работ по сравнительному анализу структуры сообществ мелких млекопитающих до настоящего времени не было.

Поэтому цель данной работы состояла в изучении экологических особенностей грызунов и насекомоядных, обитающих в разных биотопах г. Кишинёва. В задачи входило проведение сравнительного анализа видового состава, численности, видового разнообразия мелких млекопитающих на незастроенных территориях города, а также структуры популяций и размножения зверьков.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

На незастроенных территориях г. Кишинёва грызунов отлавливали в октябре – ноябре 2008 г. Объем материала составил 3029 ловушко-суток (л-с) и 715 зверьков. Учеты проводили стандартным методом ловушко-линий с использованием малых плашек Геро и живоловок. Всех отловленных животных определяли до вида. Полевков рода *Microtus* идентифицировали при помощи электрофореза гемоглобинов (Доброхотов, Малыгин, 1982). Кроме того, среди отловленных живых зверьков разных видов кариологически определена одна обыкновенная полевка – *M. arvalis* Pallas, 1799. Видовую принадлежность лесных мышей выявляли, используя диагностические экстерьерные и краниометрические признаки (Мунтяну, Савин, 1986; Загороднюк, Федорченко, 1993; Межжерин и др., 2002). Была использована классификация синантропии, предложенная В.В. Кучеруком (2000). Основываясь на ней, всех отловленных зверьков по склонности к синантропии для удобства описания объединяли в 3 группы. В первую включили настоящих синантропов, во вторую – гемисинантропов – виды с факультативной, или ограниченной синантропией (экологически ограниченной и внепостроечной), в третью группу отнесли ложных синантропов и экзоантропов. О генеративном состоянии самцов судили по размерам семенников, семенных пузырьков и эпидидимиса, а также по присутствию зрелых сперматозоидов в мазках (Тупикова, 1964). Участие в размножении самок оценивали по наличию зрелых фолликулов и желтых тел беременности в яичниках, присутствию эмбрионов и послеродовых темных пятен в матках, а также по состоянию молочных желез (Тупикова, 1964).

Было выделено 36 местообитаний, относящихся к 15-ти типам биотопов, наиболее часто встречающихся в пределах города. Для экологической оценки каждого ценоза была использована типология, применяемая авторами статьи при изучении городов России разного географического ранга (Тихонова и др., 1997, 2001, 2006). В г. Кишинёве выделены и обследованы 15 типов биотопов: остатки естественных лесов и лесопосадки (1); ландшафтные парки (2); регулярные парки (3) – более окультуренные и чаще посещаемые людьми; сады (4) и кладбища (5). Работы вели также на огородах города (6); в полях городских окраин (7) и на лугах (8). Кроме того, зверьков отлавливали в бурьянах (9); на берегах рек (10) (увлажненные биотопы вдоль проточных водоемов, в данном случае р. Бык) и берегах озер (11). В отличие от предыдущего типа биотопов эти ценозы располагаются около непроточных водоемов. И если зеленые территории вдоль рек представляют практически непрерывную цепь местообитаний, то эти биотопы вокруг озер в большей степени изолированы. Изучали население мелких млекопитающих полос отчуждения вдоль железных дорог (12) и дворов плодоовощных баз (13). Так как сюда возможен завоз мелких млекопитающих с сельскохозяйственной продукцией (Кучерук, 1988), то изучение данных местообитаний представляет особый интерес. Еще были обследованы газоны (14) и пустыри (15).

Для оценки α -разнообразия населения мелких млекопитающих выделенных нами биотопов использовали индекс видового разнообразия Маргалефа d и коэффициент концентрации доминирования Симпсона c (Уиттекер, 1980), β -разнообразие сравнивали при помощи метода «евклидова расстояния» (Песенко, 1982).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Биотопическое распределение и видовое разнообразие мелких млекопитающих

На незастроенных территориях Кишинёва осенью 2008 г. было обнаружено 12 видов грызунов и 4 вида насекомоядных. Преобладала европейская лесная мышь (*Sylvaeus sylvaticus* Linnaeus, 1758), второе место по обилию занимала восточно-европейская полевка (*Microtus rossiaemeridionalis* Ognev, 1924), третье – полевая мышь (*Apodemus agrarius* Pallas, 1771) (табл. 1). Четвертое место принадлежало желтогорлой мыши (*Sylvaeus tauricus* Pallas, 1811), пятое – курганчиковой мыши (*Mus spicilegus* Petenyi, 1882). Затем в порядке убывания обилия на незастроенных территориях города встречались малая белозубка (*Crocidura suaveolens* Pallas, 1811), рыжая полевка (*Myodes glareolus* Schreber, 1780), домовая мышь (*Mus musculus* Linnaeus, 1758), серая крыса (*Rattus norvegicus* Berk., 1769) и малая лесная мышь (*Sylvaeus uralensis* Kratochvil et Rosicky, 1952) (табл. 1, 2). Обыкновенная бурозубка (*Sorex araneus* Linnaeus, 1766), водяная полевка (*Arvicola amphibius*), лесная соня (*Dryomys nitedula* Pallas, 1779), малая бурозубка (*Sorex minutus* Linnaeus, 1766) и европейский крот (*Talpa europea* Linnaeus, 1758) были единичны.

В целом на зеленых территориях Кишинёва преобладали гемисинантропные виды мелких млекопитающих, в несколько раз реже встречались экзoантропные. Крайне мало оказалось синантропов.

БИОТОПИЧЕСКОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ, СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ

Таблица 1

Видовой состав и численность грызунов на незастроенных территориях г. Кишинёва

Биотоп	Кол-во л-с	Численность зверьков на 100 л-с											
		<i>R.n.</i>	<i>M.m.</i>	<i>M.s.</i>	<i>A.a.</i>	<i>S.s.</i>	<i>S.u.</i>	<i>S.t.</i>	<i>M.r.</i>	<i>M.a.</i>	<i>M.gl.</i>	<i>Ar.a.</i>	<i>Dr.n.</i>
Леса	558	0	0	1.1	4.0	8.6	0.2	4.8	1.3	0	1.9	0	0
Ландшафтные парки	335	0	0.3	0.6	1.8	9.8	0	2.4	1.3	0	0	0	0.3
Регулярные парки	186	0	0	0	8.8	3.4	0	2.1	0	0	0	0	0
Сады	260	0	0	1.9	0	34.6	0	5.0	2.3	0	0	0	0
Кладбища	240	1.5	0	0	0	6.5	0	2.0	0	0	1.5	0	0
Огороды	120	0	0	0	0	6.0	0	1.0	3.0	0	0	0	0
Поля	180	0	0	1.2	6.3	8.1	0.7	1.2	12.5	0	0	0	0
Луга	402	0	0	0.5	13.6	17.2	0.2	3.6	16.8	0.3	0	0	0
Бурьяны	126	0	4.0	0	0	18.0	0	3.0	4.0	0	0	0	0
Берега рек	110	1.0	0	0	1.0	10.0	0	0	2.0	0	1.0	1.0	0
Берега озер	112	0.9	0	3.6	0	7.1	0	0	4.5	0	0	0	0
Полосы отчуждения	120	0	0	0	5.0	4.0	0	0	3.0	0	0	0	0
Дворы овощных баз	80	0	0	2.0	0	10.0	0	0	0	0	0	0	0
Газоны	100	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Пустыри	100	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Примечание. *R.n.* – серая крыса, *M.m.* – домовая мышь, *M.s.* – курганчиковая мышь, *A.a.* – полевая мышь, *S.s.* – европейская лесная мышь, *S.u.* – малая лесная мышь, *S.t.* – желтогорлая мышь, *M.r.* – восточноевропейская полевка, *M.a.* – обыкновенная полевка, *M.gl.* – рыжая полевка, *Ar.a.* – водяная полевка, *Dr.n.* – лесная соня.

Наиболее плотно заселены мелкими млекопитающими луга, на которых при самой высокой численности зверьков обитали девять видов. Доминировали два вида: европейская лесная

мышь и восточноевропейская полевка, оттесняя на третье место полевую мышь (см. табл. 1). В Киеве оба эти вида тоже тяготели к травянистым ценозам (Загороднюк, 2003). Ранее В.А. Гайченко, В.М. Мальгиным (1975) на территории Кишинёва было установлено обитание только одного из видов-двойников – восточноевропейской полевки. В целом же на территории Молдовы обнаружены оба вида (Загороднюк и др., 1994). Было показано, что обыкновенная полевка предпочитает агроценозы (сады, поля), а восточноевропейская – естественные ценозы (луга) (Загороднюк и др., 1994). По

Таблица 2

Видовой состав и численность насекомоядных на незастроенных территориях г. Кишинёва

Биотоп	Кол-во л-с	Численность зверьков на 100 л-с			
		<i>S.a.</i>	<i>S.m.</i>	<i>Cr.s.</i>	<i>T.eu.</i>
Леса	558	0	0	0.2	0.1
Ландшафтные парки	335	0	0	0.3	0
Регулярные парки	186	0	0	0	0
Сады	260	0	0	0.4	0
Кладбища	240	0	0	0.5	0
Огороды	120	0	0	0	0
Поля	180	0	0	1.2	0
Луга	402	0.8	0	3.6	0
Бурьяны	126	1.0	0.6	0	0
Берега рек	110	0	0	6.0	0
Берега озер	112	0	0	2.7	0
Полосы отчуждения	120	0	0	3.0	0
Дворы овощных баз	80	0	0	4.0	0
Газоны	100	0	0	0	0
Пустыри	100	0	0	0	0

Примечание. *S.a.* – обыкновенная бурозубка, *S.m.* – малая бурозубка, *Cr.s.* – малая белозубка, *T.eu.* – европейский крот.

нашим данным этот вид чаще встречался в полях, на лугах и вдоль берегов водоемов (см. табл. 1). Следующим типом биотопа, характеризующимся довольно высокой численностью мелких млекопитающих, в г. Кишинёве были сады. В них зарегистрированы пять видов (см. табл. 1, 2). Значительно превалировала европейская лесная мышь, второе место принадлежало желтогорлой, третье занимала восточноевропейская полевка. В данном типе биотопов в соседней с Молдовой Украине соотношение видов оказалось сходным (Межжерин и др., 2002). Поля и бурьяны Кишинёва характеризовались одинаковой численностью обитающих в них мелких млекопитающих. В полях среди семи видов самой обильной была восточноевропейская полевка (см. табл. 1, 2).

По данным других исследователей к полям вне урбанизированных территорий в большей степени тяготели представители рода *Sylvaemus* (Мунтяну, Савин, 1981, 1986). Осенью 2008 г. в бурьянах города нами зарегистрировано шесть видов, чаще всего отлавливали европейскую лесную мышь, второе место делили домовая мышь и восточноевропейская полевка (см. табл. 1, 2). Ранее на внегородских землях в сорных биотопах Молдовы преобладала малая лесная мышь (Михайленко, 1990). Среди типично древесно-кустарниковых ценозов г. Кишинёва более высокая численность зверьков установлена в лесах, здесь отловлено девять видов. Самым часто встречающимся видом была европейская лесная мышь, вторым по обилию – желтогорлая, третьим – полевая мышь. Полученные результаты близки к данным по городам Киеву (Загороднюк, 2003), Риге (Zogenko, Leontyeva, 2003) и чешской агломерации Брно (Пеликан и др., 1980). В ландшафтных парках Кишинёва численность зверьков ниже, чем в предыдущем типе биотопа, зарегистрировано восемь видов (см. табл. 1, 2). Первое, второе и третье места по обилию принадлежали тем же видам, что и в лесах. В пригородных аналогах данных ценозов картина распределения фоновых видов грызунов оказалась довольно сходной (Михайленко, 1990). Регулярные парки города характеризовались еще более низкой численностью и доминированием полевой мыши. Здесь мы обнаружили всего три вида (см. табл. 1). На кладбищах Кишинёва обитали пять видов, преобладала европейская лесная мышь. В ряде европейских городов этот вид тоже доминирует в аналогичных ценозах (Пеликан и др., 1980; Клауснитцер, 1990; Elvers H., Elvers K.L., 1984). В огородах Кишинёва при наличии трех видов превалировала европейская лесная мышь. Она же преобладала и вдоль берега реки (см. табл. 1). На берегу озера численность зверьков оказалась несколько ниже, доминировал тот же вид, второе место принадлежало восточноевропейской полевке. В околородных ценозах Киева европейская лесная мышь отнесена в разряд фоновых (Загороднюк, 2003). В природных биотопах Днестровско-Прутского междуречья она явно уступала в обилии малой лесной мыши (Михайленко, 1990). На полосах отчуждения Кишинёва поймано четыре вида, доминировала полевая мышь (см. табл. 1, 2). Во дворе овощной базы нам удалось зарегистрировать представителей всего трех видов, преобладала европейская лесная мышь. На газонах и пустырях города не отловили ни одного зверька.

Сравнительный анализ соотношения мелких млекопитающих, имеющих разную склонность к синантропии, показал, что в нескольких типах местообитаний

БИОТОПИЧЕСКОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ, СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ

(бурьяны, регулярные парки, кладбища и берега рек) встречались все три группы, при значительном преобладании гемисинантропов (рис. 1). На берегу озера обитали еще и синантропные виды. В лесах, ландшафтных парках, лугах, полях, где явно преобладали гемисинантропы, встречались экзоантропные виды. Во всех остальных типах биотопов зарегистрированы только гемисинантропы. Низкое видовое разнообразие установлено в регулярных парках и дворах овощных баз (рис. 2, а). Наибольшее богатство видов мелких млекопитающих присуще лесам и ландшафтным паркам. Сравнительно высоким оно оказалось на берегу р. Бык. Менее всего выражено доминирование одного или двух видов в лесах. Невысоким оно было на берегу реки, лугах, полях, берегу озера и в ландшафтных парках (рис. 2, б). Самое сильное доминирование одного вида (европейской лесной мыши) над прочими установлено в городских садах.

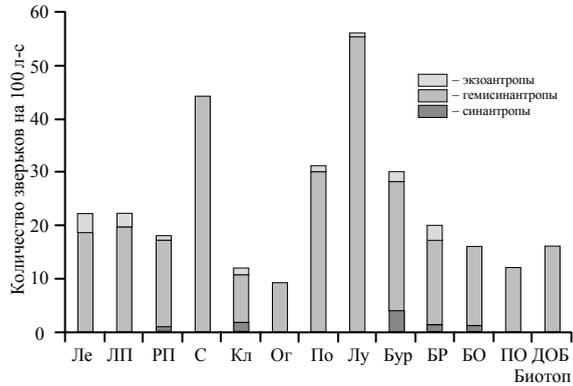


Рис. 1. Соотношение разных по склонности к синантропии групп мелких млекопитающих в биотопах г. Кишинёва: Ле – леса, ЛП – ландшафтные парки, РП – регулярные парки, С – сады, Кл – кладбища, Ог – огороды, По – поля, Лу – луга, Бур – бурьяны, БР – берега рек, БО – берега озера, ПО – полосы отчуждения железных дорог, ДОБ – двory овощных баз

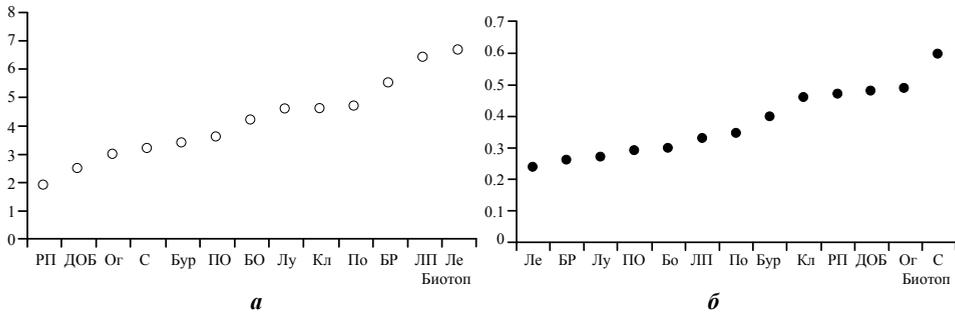


Рис. 2. Показатели индексов видового разнообразия (а) и концентрации доминирования (б) мелких млекопитающих на незастроенных территориях г. Кишинёва. Условные обозначения см. рис. 1

При использовании кластерного анализа за меру сходства между сообществами мелких млекопитающих из биотопов с разными экологическими условиями и антропогенной нагрузкой мы принимали евклидово расстояние. Анализ показал, что в первую группу, наиболее близкую по видовому составу и численности оби-

тающих здесь зверьков, вошли огороды и кладбища (рис. 3). В другую сходную группировку объединились леса и ландшафтные парки Кишинёва. Довольно много

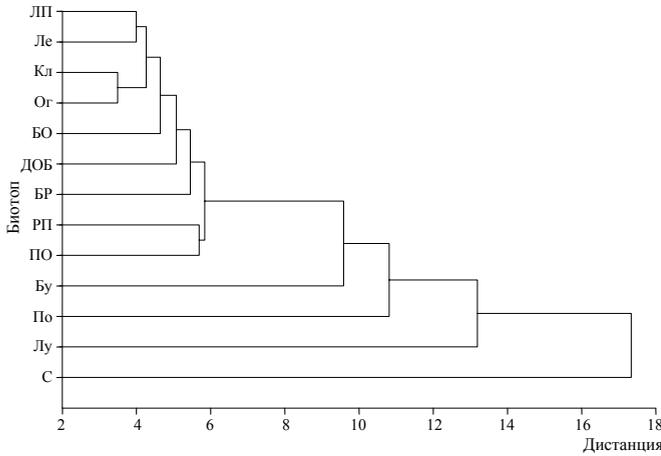


Рис. 3. Дендрограмма мер сходства населения мелких млекопитающих в разных биотопах г. Кишинёва. Условные обозначения см. рис. 1

сходства было между фаунами зверьков из регулярных парков и полос отчуждения. Берега водоемов занимали в образовавшемся кластере промежуточное положение между первой и третьей группами. Несколько дальше от остальных сложившихся группировок отстояли фауны мелких млекопитающих бурьянов и полей. Еще дальше – луга. А самую обособленную группу представляли собой сады (см. рис. 3).

Структура популяций и некоторые особенности размножения мелких млекопитающих

Соотношение половозрастных групп доминирующего на незастроенных территориях города вида – европейской лесной мыши – характеризовалось преобладанием молодых самцов (табл. 3). Несколько меньшая доля у взрослых самок, а самая малая – у взрослых самцов. В популяциях полевой мыши значительно преобладали молодые самцы, молодых самок было почти в 2 раза меньше. Доля взрослых особей была незначительной, при этом самцов оказалось примерно в 2 раза меньше, чем самок. У желтогорлой мыши структура популяций иная. Так, доминирующей группой этого вида были взрослые самцы (см. табл. 3). Несколько меньшие и примерно равные доли в популяциях у молодых самцов и взрослых самок. Молодых самок регистрировали гораздо реже. Соотношение половозрастных групп у домового мыши отличалось от такового у других видов: в популяциях в равном соотношении встречались взрослые и молодые самцы, а также молодые самки (см. табл. 3). Меньше всего было взрослых самок. У курганчиковой мыши преобладающей демографической группой оказались молодые самцы, следующей за ними – взрослые самцы. Самок было поровну молодых и взрослых. Соотношение половозрастных групп у восточноевропейской полевки было другим: значительно преобладали молодые самцы, второе место занимали взрослые самки, а доли взрослых самцов и молодых самок были невелики и равны. Более равномерным распределение демографических групп было у рыжей полевки, в популяции

БИОТОПИЧЕСКОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ, СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ

которой при преобладании молодых самцов взрослые самцы, взрослые и молодые самки встречались в равном соотношении (см. табл. 3).

Таблица 3

Соотношение половозрастных групп мелких млекопитающих
на незастроенных территориях г. Кишинёва осенью 2008 г., %

Вид	Самцы		Самки	
	взрослые	молодые	взрослые	молодые
Европейская лесная мышь	17.5	32.3	31.3	18.9
Полевая мышь	7.9	51.3	14.5	26.3
Желтогорлая мышь	30.7	27.7	26.1	15.5
Домовая мышь	27.2	27.2	18.4	27.2
Курганчиковая мышь	26.7	39.9	16.7	16.7
Восточноевропейская полевка	13.1	50.5	23.3	13.1
Рыжая полевка	21.4	35.8	21.4	21.4

Об особенностях размножения фоновых видов грызунов можно сказать следующее: у половины взрослых самцов полевой и желтогорлой мышей, а также восточноевропейской полевки сперматогенез отсутствовал (табл. 4). У европейской лесной мыши таких особей оказалось почти в два раза больше. Все молодые самцы были неполовозрелыми. Только у одного молодого самца полевой мыши выявлено наличие сперматогенеза.

Таблица 4

Некоторые особенности размножения фоновых видов грызунов
на незастроенных территориях г. Кишинёва осенью 2008 г., %

Вид	Самцы		Самки							
	<i>ad</i>	<i>sad</i>	<i>ad</i>				<i>sad</i>			
	<i>Sp</i> ⁺	<i>Sp</i> ⁻	<i>n</i>	хол.	разм.	Б-1	Б-2	<i>n</i>	инф.	хол.
Европейская лесная мышь	29	100	93	88.5	11.5	75.0	25.0	56	66.0	34.0
Полевая мышь	50	97.4	12	83.3	16.7	100	0	20	60.0	40.0
Желтогорлая мышь	50	100	17	88.2	11.8	100	0	10	100	0
Восточноевропейская полевка	50	100	21	66.7	33.3	71.4	28.6	12	75.0	25.0

Примечание. *ad* – взрослые, *sad* – молодые, *Sp*⁺ сперматогенез есть, *Sp*⁻ – сперматогенез отсутствует, *n* – количество обследованных особей, хол. – половозрелые неразмножающиеся особи, разм. – размножающиеся, Б-1 – беременные первый раз, Б-2 – беременные второй раз (от всех размножающихся самок).

Большинство взрослых самок в октябре – ноябре уже не размножались (см. табл. 4). Многие из этих самок до октября-ноября успели вывести по 1 – 2 выводка летом. Меньше всего размножающихся взрослых самок обнаружено в популяциях европейской лесной и желтогорлой мышей, немного больше их было у полевой мыши. У восточноевропейской полевки такие особи составляли треть от общего числа взрослых самок. Среди небольшого количества участвующих в воспроизводстве популяций самок европейской лесной мыши преобладали беременные первый раз, остальные вынашивали второй выводок (см. табл. 4). Все участвующие

щие в размножении самки полевой и желтогорлой мышей были беременны впервые. У восточноевропейской полевки почти треть репродуктивно активных взрослых самок были беременны повторно. Молодые самки желтогорлых мышей были инфантильны, преобладающее количество самок той же возрастной категории у европейских лесных мышей – то же (см. табл. 4). Четвертая часть от всех молодых самок восточноевропейской полевки оказалась готова к размножению, однако ни одна из особей не была оплодотворена. Молодых созревших, но не размножающихся самок полевой мыши зарегистрировано еще больше. О довольно сходных особенностях размножения полевок имеются сведения у А.И. Мунтяну с соавторами (1989). Данные исследователи регистрировали, что даже в октябре на территориях агроландшафтов 47% взрослых самок продолжали размножаться. Причем подобное интенсивное воспроизводство происходило на фоне явного преобладания самок (Мунтяну и др., 1989).

Итак, на зеленых территориях г. Кишинёва преобладала европейская лесная мышь. При этом по данным ряда исследователей в природных экосистемах на большей территории Молдовы и Западной Украины превалировала малая лесная мышь (Мунтяну, Савин, 1981; Михайленко, 1990; Загороднюк, Федорченко, 1993; Межжерин и др., 2002). В обследованных нами российских городах большой экологический успех имела полевая мышь (Тихонова и др., 1997, 2001, 2006), в Риге – тоже (Zorenko, Leontyeva, 2003). Возможно, это связано с разными экологическими условиями, в которых располагаются указанные города. На незастроенных территориях Кишинёва велика доля гемисинантропов, что совпадает с результатами более ранних исследований других населенных пунктов Закарпатья и Предкарпатья (Турянин, 1972). По нашим данным доля синантропов оказалась даже в несколько раз меньшей, чем у экзoантропных видов. Вероятно, это можно объяснить тем, что исследования проводились ближе к окраинам города.

По видовому составу грызунов и насекомоядных наиболее близки к природным биотопам городские леса и ландшафтные парки. Мало пригодны для обитания зверьков пустыри и газоны. Лучшие условия для жизнедеятельности мелких млекопитающих складывались в регулярных парках и дворах овощных баз. Подобное раньше наблюдали в нескольких городах разных природных зон бывшего СССР (Кучерук, 1988). Наиболее привлекательными для гемисинантропных видов были луга и сады.

Зверьки различались не только особенностями биотопического распределения и обилием, но и структурой популяций. Наиболее сходной она оказалась у доминирующих видов – европейской лесной мыши и восточноевропейской полевки, взрослые самки которой, кроме того, размножались интенсивнее, чем самки других видов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Наибольший экологический успех на зеленых территориях г. Кишинёва имела европейская лесная мышь, которая была здесь самым обильным и широко распространенным видом. Судя по всему, ее стратегия размножения заключалась в интенсивном воспроизводстве популяции летом, большинство взрослых самок к осе-

БИОТОПИЧЕСКОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ, СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ

ни прекращали размножаться, принеся по 1 – 2 выводка. Второй по обилию вид тяготел к агроценозам и биотопам лугового типа. Репродуктивная стратегия восточноевропейской полевки была иная. Ее взрослые самки активнее, чем у других грызунов, продолжали размножаться осенью. К числу фоновых видов г. Кишинёва относились еще полевая и желтогорлая мыши.

По структуре населения мелких млекопитающих наиболее близки к естественным ценозам городские леса. Очень привлекательны для обитания зверьков луга и сады Кишинёва, но здесь формируется специфическая фауна, более характерная для урбоценозов и отличающаяся от их природных аналогов. Самыми малопригодными для жизнедеятельности грызунов и насекомоядных оказались пустыри и газоны.

Выражаем благодарность Н.Ш. Булатовой за проведение кариологического анализа нескольких зверьков.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 08-04-90103 Мол_а) и Высшего совета по науке Республики Молдова (проект № 08.820.08.14).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Гайченко В.А., Малыгин В.М. Некоторые вопросы систематики и распространения видов-двойников обыкновенной полевки на юге Европейской части Советского Союза // Вестн. зоологии. 1975. № 3. С. 20 – 24.

Георгица С.Д., Мовилэ А.А., Успенская И.Г., Кроитору В.Г., Гуцу А.В., Тодераш И.К., Коновалов Ю.Н., Бурлаку В.И., Мельник В.И., Кульбачная Е.В. Формирование сочетанных очагов зооантропоценозов в условиях урбаноценоза г. Кишинёва, РМ // Фауна, биология, морфология и систематика паразитов: Материалы Междунар. науч. конф. М.: Наука, 2006. С. 81 – 84.

Доброхотов Б.П., Малыгин В.М. Применение электрофореза для идентификации серых полевок *Microtus arvalis*, Rodentia, Cricetidae // Зоол. журн. 1982. Т. 61, вып. 3. С. 436 – 439.

Загороднюк И.В. Дикая териофауна Киева и его окраин и тенденция к урбанизации // Вестн. зоологии. 2003. Т. 37, № 6. С. 29 – 38.

Загороднюк И.В., Федорченко А.А. Мыши рода *Sylvaemus* Нижнего Дуная. Сообщение 1. Таксономия и диагностика // Вестн. зоологии. 1993. №3. С.41 – 49.

Загороднюк И.В., Михайленко А.Г., Тесленко С.В. Полевки рода *Microtus* в Молдове // Синантропия грызунов. М.: Наука, 1994. С. 88 – 91.

Клауснитцер Б. Экология городской среды. М.: Мир, 1990. 248 с.

Кучерук В.В. Грызуны – обитатели построек человека и населенных пунктов различных регионов СССР // Общая и региональная териогеография. М.: Наука, 1988 С. 165 – 237.

Кучерук В.В. Синантропия – некоторые понятия // Животные в городе: Материалы науч.-практ. конф. / Ин-т проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН. М., 2000. С. 112 – 115.

Межжерин С.В., Лашкова Е.И., Товпинец И.И. Географическое распространение, численность и биотопическое распределение лесных мышей рода *Sylvaemus* (Rodentia, Muridae) на территории Украины // Вестн. зоологии. 2002. Т. 36, № 6. С. 39 – 49.

Михайленко А.Г. Распространение и численность *Apodemus microps* в Днестровско-Прутском междуречье // Экология мышей на Юго-Западе СССР / Ин-т зоологии АН УССР. Киев, 1990. С. 3 – 12.

Мунтяну А.И., Савин А.И. Морфологическая характеристика мышей рода *Apodemus* Каур (1829) Молдавии // Адаптация птиц и млекопитающих к антропогенному ландшафту. Кишинев: Штиница, 1981. С. 66 – 79.

Мунтяну А.И., Савин А.И. *Apodemus microps* Krat. et Ros. В Молдавии // 4-й съезд Всесоюз. териол. о-ва. М.: Наука, 1986. Т. 1. С. 87.

Мунтяну А.И., Савин А.И., Сытник В.А. Демографическая структура популяций обыкновенных полевых на фазах роста пика численности в агроландшафте // Фауна антропогенных ландшафтов в Молдавии. Кишинев: Штиница, 1989. С. 26 – 27.

Песенко Ю.А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука, 1982. 387 с.

Пеликан Я., Гомолка М., Зейда Я., Голишова В. Мелкие млекопитающие агломерации на примере г. Брно // *Studia Geographica* (Brno). 1980. Т. 71, № 1. С. 95 – 104

Тихонова Г.Н., Тихонов И.А., Богомолов П.Л., Бодяк Н.Д., Суров А.В. Распределение мелких млекопитающих и типизация незастроенных территорий г. Москвы // *Успехи современной биологии*. 1997. Т. 117, вып. 2. С. 218 – 239.

Тихонова Г.Н., Тихонов И.А., Богомолов П.Л., Полякова Л.В. Распределение и численность мелких млекопитающих незастроенных территорий малого города // *Зоол. журн*. 2001. Т. 80, вып. 8. С. 207 – 216.

Тихонова Г.Н., Давыдова Л.В., Тихонов И.А., Богомолов П.Л. Мелкие млекопитающие г. Ярославля // *Зоол. журн*. 2006. Т. 85, вып. 10. С. 277 – 283.

Тупикова Н.В. Изучение размножения и возрастного состава популяций мелких млекопитающих // *Методы изучения природных очагов болезней человека*. М.: Медиздат, 1964. С. 154 – 191.

Туралин И.И. Звери советских Карпат, их хозяйственное и паразитическое значение: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Киев, 1972. 40 с.

Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс, 1980. 327 с.

Успенская И.Г., Георгица С.Д., Кику В.Ф., Гуцу А.В., Мельник В.И., Кульбачная Е.В. Структурно-функциональная организация очагов зооантропонозов в условиях урбаноценоза г. Кишинева // *РЭТ ИНФО*. 2004. № 2 (50). С. 21 – 23.

Elvers H., Elvers K.L. Verbreitung und Ökologie der Waldmaus (*Apodemus sylvaticus* L.) in Berlin (West) // *Zool. Beitr. N. F.* 1984. Bd. 28. S. 403 – 415.

Zorenko T., Leontyeva T. Species diversity and distribution of mammals in Riga // *Acta Zool. Lituonica*. 2003. Vol. 13, № 1. P. 78 – 86.

УДК [599.323.42:591.543.42](470.44)

**ОСОБЕННОСТИ ЗИМНЕЙ СПЯЧКИ
ХОМЯЧКА ЭВЕРСМАНА (*ALLOCRICETULUS EVERSMANNI* BRANDT, 1859)
ИЗ САРАТОВСКОГО ЗАВОЛЖЬЯ**

**М.В. Ушакова¹, Н.Ю. Феоктистова¹, Д.В. Петровский²,
А.В. Гуреева¹, С.В. Найденко¹, А.В. Суров¹**

¹ *Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН
Россия, 119071, Москва, Ленинский просп., 33
E-mail: ushakovam@gmail.com*

² *Институт цитологии и генетики СО РАН
Россия, 630091, Новосибирск, просп. Академика Лаврентьева, 10*

Поступила в редакцию 27.11.09 г.

Особенности зимней спячки хомячка Эверсмана (*Allocricetulus evermanni* Brandt, 1859) из саратовского Заволжья. – Ушакова М.В., Феоктистова Н.Ю., Петровский Д.В., Гуреева А.В., Найденко С.В., Суров А.В. – Впервые доказано наличие зимней спячки у хомячка Эверсмана. Температура тела, измеряемая термоаккумулятором, вживленным в брюшную полость, многократно снижалась до +5°C в течение зимы. Особенности сезонной флуктуации стероидных гормонов (кортизола, прогестерона, эстрадиола, тестостерона) и отсутствие накопления жировых запасов перед впадением в спячку отличают этот вид от ряда других зимоспящих грызунов.

Ключевые слова: хомячок Эверсмана, спячка, температура тела, флуктуация стероидных гормонов, жировые запасы.

Hibernation features of Evermsan hamster (*Allocricetulus evermanni* Brandt, 1859) in the Saratov Trans-Volga region. – Ushakova M.V., Feoktistova N.Yu., Petrovski D.V., Gureeva A.V., Najdenko S.V., and Surov A.V. – The hibernation of Eversman hamster is proven for the first time. The body temperature, measured with a thermoaccumulator implanted into the abdominal cavity, has dropped down to +5°C several times during the winter. This species differs from some other hibernating mammals by peculiarities of its seasonal fluctuation of steroid hormones (cortisol, progesterone, estradiol, and testosterone) and the absence of fat depot before hibernation.

Key words: Eversman hamster, hibernation, body temperature, seasonal fluctuation of steroid hormones, fat depot.

ВВЕДЕНИЕ

Данные о спячке разных видов представителей п/сем. *Cricetinae* весьма противоречивы. Зимняя спячка (перемежающаяся периодами активности) характерна для обыкновенного хомяка (*Cricetus cricetus*) (Воронцов, 1982), при этом в Крыму до 15% особей вообще не впадают в спячку (Товпинец Н.Н., личное сообщение). Отсутствие зимней спячки отмечено для хомячков рода *Cricetulus* – барабинского хомячка (*Cricetulus barabensis*) (Некипелов, 1960) и серого хомячка (*Cricetulus migratorius*) (Исмагилов, 1948; Калабухов, 1956), хотя А.Д. Слоним (1962) указывал на то, что последний вид является зимоспящим. Исследованиями последнего десятилетия показано наличие круглогодичной активности и отсутствие зимней

спячки для всех видов рода *Phodopus* (Феоктистова, 2008). Для хомячков Эверсмана (*Allocricetulus evermanni*) отмечена спячка у зверьков из Приуралья (Данини, Ольшванг, 1936) и отсутствие ее для животных из Нижнего Поволжья (Щепотьев, 1959). Однако все перечисленные работы базировались на отдельных фактах обнаружения активных зверьков в зимний период, что вовсе не означает отсутствие у них истинной зимней спячки, главным критерием которой являются длительные снижения температуры тела в зимний период (Экологическая..., 1979; Шмидт-Ниельсен, 1982; Grigg, Beard, 2000) и физиологические изменения в организме, связанные с подготовкой к спячке – увеличение массы тела, гормональные перестройки и т. д. Получить такие данные стало возможным при использовании современных термонакопителей и методик для оценки состояния гормональной системы.

Целью настоящего исследования явилось изучение особенностей зимней активности в условиях естественного температурного и светового режима у хомячков Эверсмана из саратовского Заволжья.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Наблюдения проводили с ноября 2008 по ноябрь 2009 г. В эксперименте участвовало 8 самок, пойманных в Саратовской области (с. Дьяковка, Краснокутский район) в мае 2008 г. Животных содержали поодиночке, при естественной длине светового дня и температуре (г. Москва). Изменение температуры тела определяли с помощью вживленного в брюшную полость самке № 12 термонакопителя Петровского, который представляет собой регистрирующее устройство температурных данных, рассчитанное на период до 22 месяцев и запрограммированное на интервал записи 30 мин. Разрешающая способность датчика составляет 0.06°C, а точность измерения – не ниже 0.2°C, масса не превышает 1.5 г. (Петровский и др., 2008). За остальными самками вели визуальные наблюдения, регистрируя факт спячки по характерной позе и тактильно определяемой низкой температуре тела.

Взвешивание всех животных и забор крови осуществлялся один раз в месяц в одно и то же время суток (в утренние часы) во избежание влияния суточных ритмов секреции гормонов на полученные результаты. 0.4 – 0.5 мл крови брали из подъязычной вены. При использовании данной методики (Graevskaya et al., 1986) для получения указанного количества крови требовалось не более 30 с, что позволяет оценивать базовый уровень кортизола. Плазму крови отделяли центрифугированием при 6000 об./мин и хранили при температуре -18°C до проведения измерений. Определение концентрации гормонов проводили методом гетерогенного иммуноферментного анализа с помощью планшетного спектрофотометра Multiscan EX (ThermoElectron Corporation). Для определения уровня тестостерона, прогестерона и кортизола использовали коммерческие наборы реактивов компании «Иммунотех» (Москва, Россия). Для определения уровня эстрадиола использовали наборы Хема-Мед (Москва, Россия). Перекрестная реакция антител к тестостерону с другими стероидами составила 9% для 5-дигидротестостерона, 1% – для 11-гидрокситестостерона, 1% – для 5-андростан-3.17-диола, для всех остальных протестированных стероидов – менее 0.1%. Перекрестная реакция антител к кортизолу составила 6% для преднизолона, 0.9% – для 11-дезоксикортизола, 0.6% – для

ОСОБЕННОСТИ ЗИМНЕЙ СПЯЧКИ ХОМЯЧКА ЭВЕРСМАНА

кортикостерона и менее 0.1 % – для остальных стероидов. Измерения проводили в парных вариантах для определения коэффициента вариации. Если животное находилось в состоянии спячки, забор крови не производили.

При сравнении изменения массы тела и концентрации гормонов у животных в разные сезоны года использовали критерий Вилкоксона в статистическом пакете Statistica 6.0.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты наблюдений показали наличие у хомячков Эверсмана, отловленных в саратовском Заволжье, зимней спячки с падением температуры тела до $+5^{\circ}\text{C}$ (рис. 1). У них отмечен также феномен, характерный для зимней спячки зверьков мелкого и среднего размера, – периодические спонтанные пробуждения. За время наблюдения у самки с вживленным термонакопителем зафиксировано 32 эпизода гипотермии с максимальной продолжительностью 50 ч. Переходу животных в состояние оцепенения, сопряженного с гипотермией, предшествует подготовительный период, который у разных видов занимает разное время (до 15 дней), в течение которого наблюдаются понижения температуры тела до $8 - 16^{\circ}\text{C}$, длящиеся 6 – 8 часов. Выходя из этого состояния, животные достигают нормальной для них температуры тела – $36 - 37^{\circ}\text{C}$. Интересно, что у ряда зимоспящих белчих температура при пробуждении в период спячки не поднимается выше $32 - 35^{\circ}\text{C}$ (Ануфриев, 2008). В условиях нашего эксперимента максимальная длительность спячки (50 ч) наблюдалась в начале февраля (рис. 2).

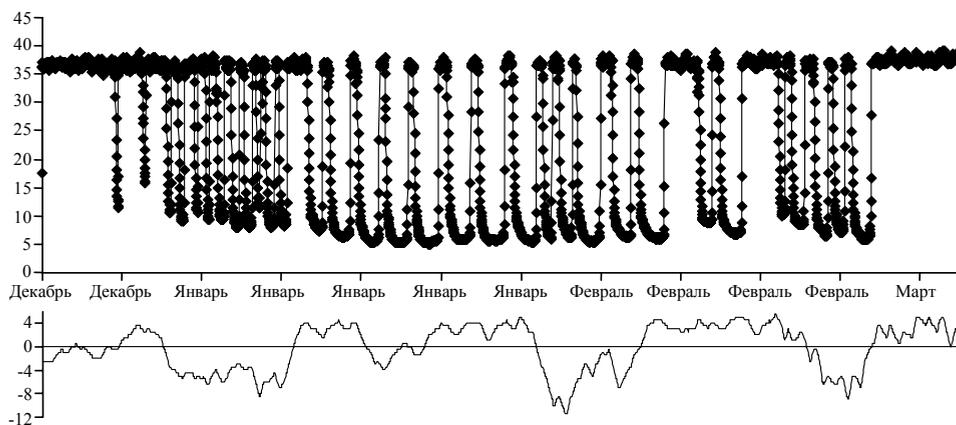


Рис. 1. Динамика температуры тела самки №12 хомячка Эверсмана по данным термонакопителя и внешняя температура 2008 – 2009 гг.

Хомячки Эверсмана летом ведут одиночный образ жизни (Воронцов, 1982; Рюриков и др., 2003), сведения о совместном использовании зимних нор отсутствуют. Спят зверьки в энергетически выгодной позе – свернувшись «клубочком». В течение периода гипотермии они неподвижны (иногда наблюдается незначитель-

ный тремор лап). По результатам расшифровки 32-х циклов гипотермии самки №12 мы установили, что в ходе периодических пробуждений зверек способен за 6 – 7 ч поднять температуру тела с $+5^{\circ}\text{C}$ до $+37^{\circ}\text{C}$. Саморазогревание проходит в две фазы: 1) медленный разогрев (5 – 6 ч), 2 – быстрый разогрев (2 ч). Скорость разогрева достигает максимума при температуре животного 15 – 17°C . На заключительных этапах саморазогревания основную роль играет мышечный термогенез, который сопровождается сильной дрожью животного, особенно заметной при температуре выше $+20^{\circ}\text{C}$ (Якименко, Попова, 1979).

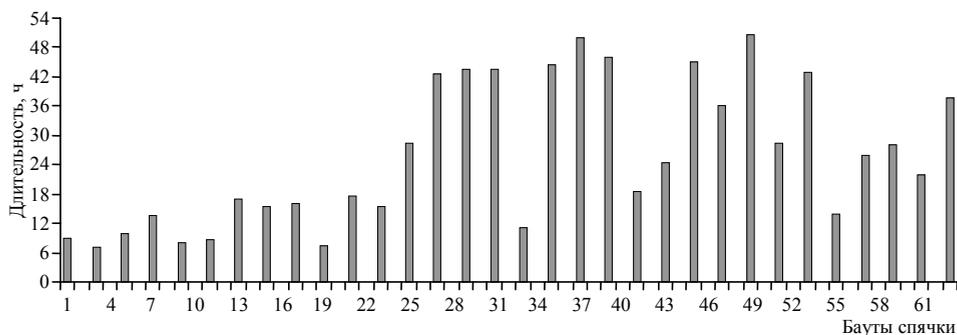


Рис. 2. Длительность байтов спячки у самки №12 хомячка Эверсмана

После пробуждения и поднятия температуры тела хомячок на протяжении 10 ч находится в состоянии нормотермии, характерном для периода бодрствования, после чего вновь может погрузиться в состояние спячки (см. рис. 1). Во время пробуждения хомячки Эверсмана принимают пищу и выводят из организма продукты метаболизма. Процесс остывания характеризуется плавным снижением температуры в течение 5 – 6 ч. Переломный момент в физиологии и поведении хомячков наступает в конце февраля – начале марта. В это время учащаются спонтанные пробуждения, уменьшается продолжительность байтов сна* и увеличивается двигательная активность (см. рис. 2). Относительно остальных самок, о спячке которых судили по визуальным параметрам, можно сказать следующее. Из восьми самок только у одной ни разу не наблюдалось спячки (таблица), у остальных самок спячка наступала регулярно, в течение зимы фиксировали от 9 до 23 раз. Очевидно, что фактическое количество байтов спячки было больше. Так, по данным термонакопителя у самки № 12 зафиксировано 32 (см. рис. 1) случая гипотермии, тогда как по данным визуального контроля – только 16. Наибольшее число самок, одновременно находящихся в состоянии гипотермии, наблюдалось в январе – феврале (см. таблицу), у одной из самок спячка зафиксирована еще 14 марта.

Характерной чертой большинства зимоспящих животных, и, в частности, близких по массе тела к хомячку Эверсмана сибирских (азиатских) бурундуков (*Tamias sibiricus*), является однонаправленная динамика массы тела (Ануфриев,

* Под байтом сна понимают периодический процесс, включающий процесс вхождения в спячку животного, собственно спячку и пробуждение (Swan et al., 1981).

ОСОБЕННОСТИ ЗИМНЕЙ СПЯЧКИ ХОМЯЧКА ЭВЕРСМАНА

2008): постепенное увеличение массы тела в летний период, нажировка осенью (в сентябре – октябре), снижение массы тела во время спячки с достижением годовых минимальных значений к моменту выхода из спячки к весне.

Визуальные регистрации спячки у самок хомячка Эверсмана
в течение зимы 2008 – 2009 гг.

Дата	№ самок							
	2	8	10	19	5	15	12*	3
07.12.08	-	-	+	+	-	-	-	-
12.12.08	+	-	+	+	-	+	+	-
16.12.08	-	-	-	-	-	-	-	-
21.12.08	-	-	-	-	-	-	-	-
22.12.08	-	-	+	+	+	-	+	+
04.01.09	+	-	+	+	+	+	+	+
05.01.09	-	-	+	+	+	-	+	+
12.01.09	+	-	+	+	-	+	-	-
14.01.09	-	-	+	+	+	+	+	+
20.01.09	+	-	-	+	+	+	+	+
21.01.09	-	-	+	-	+	+	+	+
23.01.09	-	-	+	-	-	+	+	+
24.01.09	+	-	+	+	-	+	+	-
25.01.09	+	-	+	+	-	+	+	+
27.01.09	+	-	-	+	+	+	+	-
29.01.09	-	-	+	-	-	+	+	+
01.02.09	-	-	+	-	-	-	-	+
05.02.09	+	-	+	-	-	+	+	+
07.02.09	+	-	+	-	+	+	+	+
10.02.09	+	-	+	-	-	+	-	+
13.02.09	+	-	+	-	-	+	+	-
20.02.09	-	-	+	-	-	+	-	-
22.02.09	+	-	+	-	+	+	+	+
27.02.09	-	-	+	-	-	+	-	-
07.03.09	-	-	+	-	-	-	-	-
14.03.09	-	-	+	-	-	-	-	-
Сумма зарегистрированных баутов спячки	12	0	23	11	9	18	16	14

Примечание. * – самка с термонакопителем. Серым выделен период, когда в спячке находилось более 60% самок.

У хомячков Эверсмана наблюдалась иная картина. В течении года масса тела зверьков менялась незначительно (рис. 3). Незначительный прирост массы отмечался в первый месяц после выхода из спячки (в марте), далее вес не менялся на протяжении всего весенне-летнего периода, а затем несколько (но не достоверно) снизился к сентябрю – октябрю – когда у других зимоспящих грызунов обычно происходит нажировка. Таким образом, наблюдаемые нами самки хомячка Эверсмана начинали впадать в спячку, не имея дополнительных запасов жира. И во время спячки зверьки сохраняли стабильную массу тела.

Спячка влияет на массу ряда внутренних органов (сердца, почек, селезенки, половых органов, надпочечников) (Ануфриев, 2008), а также на выработку стероидных гормонов. В частности, для зимоспящих белчиных показаны минимальные значения уровня кортикостероидов в период глубокой спячки и повышение уровня гормональной активности перед выходом из спячки (весной) (Колпаков и др., 1974; Колаева, 1979; Ильасова, 1985).

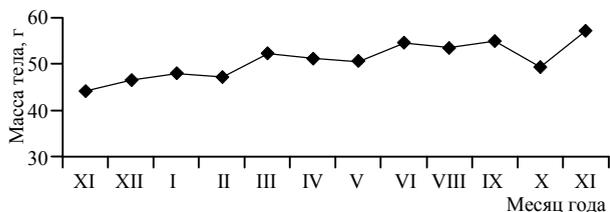


Рис. 3. Изменение массы тела самок хомячка Эверсмана в течение года

Анализ изменения кортизола в плазме крови хомячков Эверсмана показал иную картину (рис. 4). У них отсутствовало достоверное снижение уровня кортизола в плазме крови перед спячкой (октябрь – ноябрь) и во время наиболее глубокой спячки (январь – февраль). Не наблюдалось у них достоверного повышения уровня этого гормона после выхода из спячки (в марте). И только некоторое снижение уровня кортизола отмечалось в летний период (в период наибольшей активности половой системы

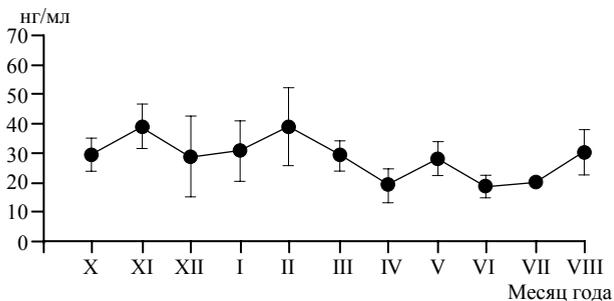


Рис. 4. Изменение уровня кортизола плазмы крови у самок хомячка Эверсмана ($n = 8$) в течение года ($\bar{X} \pm S_x$)

и размножения зверьков в природе).

У зимоспящих белчиных показано, что в период спячки происходит постепенная активация половых желез и непосредственно связанное с этим увеличение

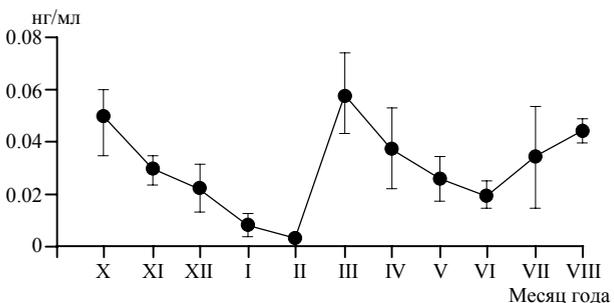


Рис. 5. Изменение уровня эстрадиола плазмы крови у самок хомячка Эверсмана ($n=8$) в течение года ($\bar{X} \pm S_x$)

гормональной активности к моменту выхода из спячки (Ануфриев, 2008). Анализ полученных нами данных по содержанию в плазме крови самок хомячка Эверсмана тестостерона и эстрадиола в целом соответствует картине, отмеченной для зимоспящих белчиных (рис. 5, 6). То есть после выхода из спячки (в марте) у зверьков наблюдается макси-

ОСОБЕННОСТИ ЗИМНЕЙ СПЯЧКИ ХОМЯЧКА ЭВЕРСМАНА

мальный уровень этих гормонов, достоверно более высокий, чем в феврале ($P < 0.05$). Затем уровень этих гормонов несколько снижается и остается стабильным до октября, а затем (на период спячки) резко падает. Уровень еще одного полового гормона – прогестерона – максимален в конце весны и летом (рис. 7), а в течение остальной части года поддерживается на стабильно более низком уровне (независимо от наличия спячки).

Полученные результаты позволяют сделать следующие выводы. Хомячки Эверсмана из саратовского Заволжья являются зимоспящими животными, способными снижать температуру тела до $+5^{\circ}\text{C}$ и демонстрировать картину спячки, характерную для ряда зимоспящих беличьих (Ануфриев, 2008). Однако по целому ряду параметров этот вид отличается от других зимоспящих грызунов. Для него не характерна нажировка перед спячкой, а также резкое снижение массы тела в период спячки и к моменту выхода из нее. Кроме того, хомячков Эверсмана отличает от типичных зимоспящих грызунов характер сезонных колебаний стероидных гормонов – кортизола и прогестерона. Характер колебания этих гормонов, скорее, соответствует таковому, отмеченному у незимоспящих хомячков рода *Phodopus* (Фектистова, 2008).

Таким образом, хомячки Эверсмана сочетают в себе особенности как зимоспящих, так и незимоспящих видов грызунов.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 09-04-00701-а) и Президиума РАН «Биологическое разнообразие».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ануфриев А.И. Механизмы зимней спячки мелких млекопитающих Якутии. Новосибирск: Изд-во Сиб. отд-ния РАН, 2008. 158 с.

Воронцов Н.Н. Фауна СССР. Млекопитающие. Низшие хомякообразные (Cricetidae) мировой фауны. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1982. 449 с.

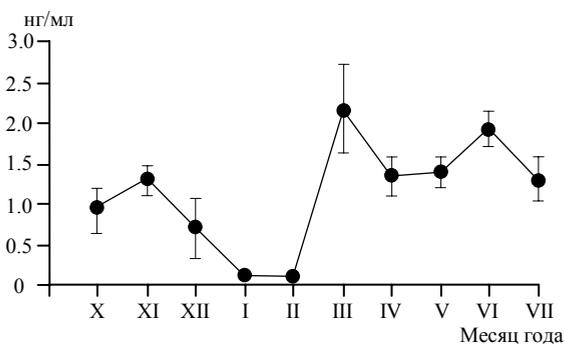


Рис. 6. Изменение уровня эстрадиола плазмы крови у самок хомячка Эверсмана ($n = 8$) в течение года ($\bar{X} \pm S_x$)

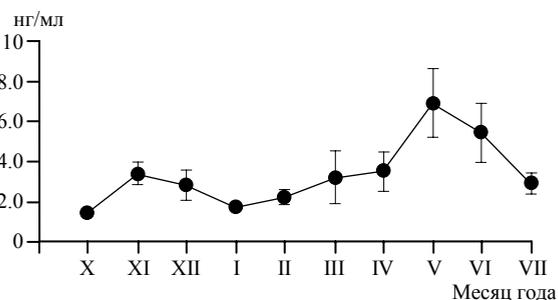


Рис. 7. Изменение уровня прогестерона плазмы крови у самок хомячка Эверсмана ($n = 8$) в течение года ($\bar{X} \pm S_x$)

Данини Е.С., Ольшванг Н.А. Заметки по анатомии и биологии Эверсманнова хомячка: материалы по биологии и экологии грызунов Троицкого р-на бывшей Уральской области // Изв. Биол. НИИ при Перм. гос. ун-те. 1936. Т. 10, вып. 3. С. 115 – 124.

Ильясова Е.Н. Сезонные морфо-функциональные изменения адrenoкортикальных клеток у зимоспящего крапчатого суслика: Автореф. дис. канд. биол. наук. М., 1985. 17 с.

Исмагилов М.И. К экологии зайца-русака, малого тушканчика и серого хомячка на о. Барса-Кельмес // Изв. АН КазССР. Сер. зоол. 1948. Т. 63, вып. 8. С. 79 – 93.

Калабухов Н.И. Спячка животных. 3-е изд. Харьков: Изд-во Харьк. гос. ун-та, 1956. 260 с.

Колтаков М.Г., Колаева С.Г., Красс П.М., Поляк М.Г., Самсоненко Р.А., Соколова Г.П., Шульга В.А. Механизмы сезонных ритмов кортикостероидной регуляции зимоспящих. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1974. 160 с.

Колаева С.Г. Сезонные ритмы функционирования эндокринной системы // Экологическая физиология животных / Под ред. А.Д. Слонима. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1979. Ч. 1 С. 225 – 236.

Некипелов Н.В. Забайкальские хомячки и некоторые экологические особенности подсемейства хомяков // Изв. Иркут. гос. науч.-исслед. противочум. ин-та Сибири и Дальнего Востока. 1960. Т. 23. С. 147 – 164.

Петровский Д.В., Новиков Е.А., Мошкин М.П. Динамика температуры тела обыкновенной слепушонки (*Ellobius talpinus*, Rodentia, Cricetidae) в зимний период // Зоол. журн. 2008. Т. 87, №12. С. 1504 – 1508.

Рюриков Г.Б., Суров А.В., Тихонов И.А. Хомячок Эверсмана (*Allocricetulus evermanni*) в саратовском Заволжье: экология и поведение в природе // Поволж. экол. журн. 2003. №. 3. С. 251 – 258.

Слоним А.Д. Частная экологическая физиология млекопитающих. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1962. 498 с.

Феоктистова Н.Ю. Хомячки рода *Phodopus*. Систематика, филогеография, экология, физиология, поведение, химическая коммуникация. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2008. 413 с.

Шмидт-Ниельсен К. Физиология животных. Приспособление и среда: В 2 т. М.: Мир. 1982. Т. 1. 414 с.

Щепотьев Н.В. О зимней активности хомячка Эверсмана // Природа. 1959. №7. С. 113.

Экологическая физиология животных. Ч. 1. Общая экологическая физиология и физиология адаптаций. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1979. 440 с.

Якименко М.А., Попова Н.К. Об источниках теплопродукции при выходе животных из состояния спячки // Бюл. экспериментальной биологии и медицины. 1977. Т. 82, № 8. С. 213 – 215.

Graevskaya B.M., Surov A.V., Meshersky I.G. The tongue vein as a source of blood in the golden hamster // Z. fur Versuchstierk. 1986. Vol. 28. P. 41 – 43.

Grigg G., Beard L. Hibernation by Echidnas in Mild Climates: Hints about the Evolution of Endothermy // Life in the Cold: Proc. of the 11-th Intern. Hibernation Symp. / Eds. H. Heldmaier, M. Klingenspor. Jungholz, Austria, 2000. P. 5 – 20.

Swan H., Reinhard F.G., Caripo D.L., Schatte C.L. Hypometabolic brain from vertebrates capable of torpor // Cryobiology. 1981. Vol. 18. P. 598 – 602.

УДК 599.32:502.172:470.44

СТРУКТУРА НАСЕЛЕНИЯ, ЧИСЛЕННОСТЬ И ПОПУЛЯЦИОННЫЕ ПОКАЗАТЕЛИ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ В САРАТОВСКОМ ПРАВОБЕРЕЖЬЕ

А.А. Цветкова

*Саратовский филиал Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН
Россия, 410028, Саратов, Рабочая, 24
E-mail: aatsv@mail.ru*

Поступила в редакцию 14.12.09 г.

Структура населения, численность и популяционные показатели мелких млекопитающих в саратовском Правобережье. – Цветкова А.А. – Приводятся результаты исследования динамики численности мелких млекопитающих в нижнем течении р. Чардым на Приволжской возвышенности. Высокая численность лесной и полевой мыши, обыкновенной и рыжей полевки, домовый мыши, серого хомячка и мышовки Штранда отмечена в 2004 г. и 2007 – 2008 гг. Динамика численности основных фоновых видов – лесной, полевой мыши, рыжей полевки – в естественных и антропогенных биотопах имеет сходную картину, снижение и подъем численности происходит практически синхронно, но с разной амплитудой колебания и численным обилием. Показано влияние уровня численности фоновых видов на биотопическое распределение грызунов. Лесная и полевая мышь, рыжая полевка имеют стабильные популяционные параметры при разном уровне численности, значительный репродуктивный потенциал, высокую величину выводка.

Ключевые слова: мелкие млекопитающие, динамика численности, биотопическое распространение, демографические показатели.

Population structure, abundance, and populational indices of small mammals in the Saratov Right-Volga-bank region. – Tsvetkova A.A. – The results of our survey of the abundance dynamics of small mammals in the lower stream of the Chardym river on the Volga Height are presented. A high abundance of *Apodemus uralensis* and *A. agrarius*, *Microtus arvalis* and *Clethrionomys glareolus*, *Mus musculus*, *Cricetulus migratorius*, and *Sicista strandi* was noted in 2004 and within 2007 – 2008. The abundance dynamics of the basic background species (*A. uralensis*, *A. agrarius*, and *Cl. glareolus*) in natural and anthropogenous biotops has a similar pattern, abundance decreases and increases occur almost synchronously, but with different amplitudes of oscillation and abundance. The influence of the abundance level of the background species on the biotopic distribution of rodents is shown. *A. uralensis* and *A. agrarius*, *Cl. glareolus* have stable populational parameters at different abundance levels, a significant reproduction potential, and a high value of litter.

Key words: small mammals, abundance dynamics, biotopic distribution, demographic parameters.

Сообщество совместно обитающих видов имеет определенные пространственно-временные отношения, которые зависят от комплекса внешних воздействий, характера межвидовых взаимодействий и структуры популяции отдельных видов (Рикфлекс, 1979). Огромное количество работ посвящено динамике численности мелких млекопитающих, однако исследование периодических колебаний численности до сих пор остается одной из основных проблем популяционной экологии. В данной работе проанализированы биотопическое распределение, некоторые попу-

ляционные и демографические показатели сообщества мышевидных грызунов при разном уровне плотности популяций фоновых видов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом послужили результаты полевых исследований, проведенных в 2003 – 2009 гг. в природных и антропогенных местообитаниях типичной степи в нижнем течении р. Чардым на Приволжской возвышенности, в окрестности с. Славянка, в Правобережье Саратовской области. Отлов животных проводили по стандартной методике (Карасева, Телицина, 1996). Всего отработано 12500 ловушко-суток (л-с), отловлено 1475 особей мелких млекопитающих. По общепринятым методикам определяли возраст и генеративное состояние особей. Величину помета считали по числу эмбрионов и плацентарных пятен, участие в размножении оценивали по количеству выводков. Готовность к размножению самоцв определяли по состоянию генеративных органов и наличию сперматогенеза (Тупикова, 1964).

В качестве меры биологического разнообразия сообществ использовали хорошо известные индексы: индекс биотопической приуроченности, индекс видового богатства Маргалефа (d), индекс разнообразия Шеннона (H), индекс выравненности Шеннона – Пиелу (E), индексы разнообразия (C) и доминирования (D) Симпсона (Уиттекер, 1980; Мэгарран, 1992).

Выбор биотопов в природной группе привязан к основным типам растительности зональных элементов ландшафта. Природные местообитания – участки ковыльно-типчаковой степи, находящиеся под разной степенью выпаса, и участки степи, сохранившие практически естественное состояние: увлажненные ложбины стока, склоны и днища оврагов, вторая надпойменная терраса у подошвы коренного берега. Наряду с этим исследовали пойменный лес в долине р. Чардым, нагорную дубраву и луговую степь на полянах у леса. В антропогенной группе биотопов обследовали залежи, дачные участки, лесополосы вдоль железной дороги и поля с различными сельскохозяйственными культурами (Цветкова и др., 2008).

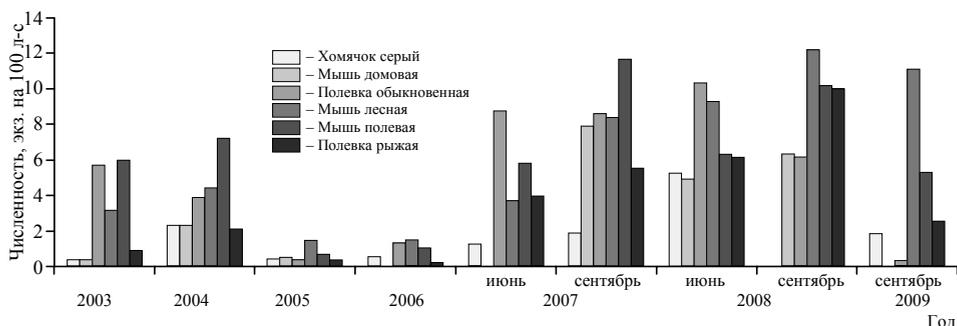
РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В последние годы мышевидные грызуны Чардымского сообщества демонстрируют продолжительный и значительный подъем численности. Основное увеличение общего уровня плотности популяций отмечено у фоновых видов – лесной (*Apodemus uralensis*) и полевой мыши (*Apodemus agrarius*), обыкновенной (*Microtus arvalis*) и рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*), мышовки Штранда (*Sicista strandi*) и домового мыши (*Mus musculus*), а также представителя степного комплекса – серого хомячка (*Cricetulus migratorius*) (рисунок). Одновременно с этим увеличение численности трех видов мышей и рыжей полевки отмечено нами и в пойменных лесах р. Хопер в Балашовском районе. Осенью 2008 – 2009 гг. в пойменных дубравах господствовала рыжая полевка – 44% экз. на 100 л-с, в антропогенных биотопах численность лесной мыши достигала 39.0 экз. на 100 л-с (Цветкова, Обидина, 2009).

Локальные увеличения численности лесной мыши в Нижнем Поволжье регистрировались неоднократно и ранее. В работе Н.И. Лариной, В.Л. Голиковой

СТРУКТУРА НАСЕЛЕНИЯ, ЧИСЛЕННОСТЬ

(1958) отмечена высокая численность грызунов в 1955 г. в Базарно-Карабулакском районе; включая лесную и желтогорлую мышь, а также рыжую полевку, процент попадания составил 35 – 40 экз. на 100 л-с, в следующем году произошло резкое снижение численности. По данным Н.В. Щепотьева (1972) численность лесной мыши до 35 экз. на 100 л-с отмечали в правобережных районах Нижнего Поволжья в 1956, 1959, 1965, 1966 гг. Данные о высокой численности в лесах не только лесной мыши и рыжей полевки (16.8 и 15.6%), но и полевой мыши (14.9%) приводятся в работе В.Ф. Давидович (1964).



Динамика численности мелких млекопитающих в природных и антропогенных местообитаниях

Периодические изменения численности мелких млекопитающих характерны для большинства видов грызунов, обитающих в нашем регионе (Давидович, 1964; Опарин, 2005; Цветкова, 2008; Шляхтин и др., 2009 и др.).

Приволжская возвышенность представляет плато, сильно расчлененное овражно-балочной сетью, что, несомненно, благоприятно для обитания мелких млекопитающих. Пересеченный рельеф создает для них условия, позволяющие избегать губительного воздействия внешних условий среды путем быстрой смены местообитаний (Барабаш-Никифоров, 1957). Умеренное антропогенное воздействие увеличивает мозаичность местообитаний, создавая новые экологические ниши. На исследуемой территории у грызунов существует определенная биотопическая привязанность, однако картина распространения грызунов по местообитаниям зависит от уровня численности популяций фоновых видов.

На степных ковыльно-типчаковых участках, находящихся под выпасом, интенсивность которого сокращается с каждым годом, видовой состав мелких грызунов достаточно разнообразен (6 – 7 видов) за счет присутствия степных редких видов. В небольшом количестве здесь обитают степная пеструшка (*Lagurus lagurus*), на которую процессы земледелия влияют отрицательно (Карасева, 1961), при умеренном выпасе плотность вида составляет 17.3+1.08 особ./га (Опарин и др., 2004), и очень редкий вид – степная мышовка (*Sicista subtilis*). Типичные обитатели степей – серый хомячок и обыкновенный хомяк (*Cricetus cricetus*) в результате распашки целинных земель перешли на сельскохозяйственные поля и в овраги (табл. 1). Для некоторых видов грызунов пастбищная дигрессия оказалась бла-

гоприятной. Например, обыкновенная полевка, которую И.Л. Кулик (1974) относит к видам широколиственно-лесного фаунистического комплекса, по мере освоения степей и увеличения площадей зерновых культур нашла новые оптимальные биотопы, расширила свой ареал. В Правобережье в ковыльно-типчаковой степи обыкновенная полевка является доминирующим видом, в годы высокой численности доля ее в уловах значительна (см. табл. 1). В результате этого в год высокой плотности по всей непаханой степи хорошо видна ее активная деятельность: норы, ходы, поеди. Второе место по обилию принадлежит полевой мыши, изредка встречается домовая мышь. Лесная мышь в открытой степи за все годы исследований не была отловлена (см. табл. 1).

Таблица 1

Соотношение видов мелких млекопитающих в природных и антропогенных местообитаниях в 2003 – 2009 гг.

Вид	Доля вида в общем улове мелких млекопитающих, %										
	Лс	Ст	Ов	Нт	Пл	Нд	По	Лп	За	Сх	Ду
<i>Apodemus uralensis</i>	1.9	0	20.6	26.7	44.2	0	34.0	61.8	19.0	20.6	22.5
<i>Apodemus agrarius</i>	5.7	12.9	23.1	49.2	28.9	4.7	4.3	1.9	48.1	25.7	33.5
<i>Apodemus flavicollis</i>	0	0	0.9	0	0.5	52.3	26.0	0.6	0	0.4	0
<i>Mus musculus</i>	0	3.2	0.5	1.6	0	0	0	0	30.2	22.6	18.1
<i>Clethrionomys glareolus</i>	0	0	1.4	0	24.4	30.4	13.1	22.4	0	0	0
<i>Microtus arvalis</i>	83.8	64.6	43.1	11.8	1.5	1.5	13.0	0	1.8	0.6	21.4
<i>Cricetulus migratorius</i>	0	0	0	1.7	0	0	0	0.7	0	28.3	0
<i>Dryomys nitedula</i>	0	0	0	0	0	11.1	0	5.9	0	0	0
<i>Sicista strandi</i>	0	0	3.8	3.2	0	0	0	0	0.9	0	0
<i>Sicista subtilis</i>	0	6.5	0	0	0	0	0	0	0	0.2	0
<i>Lagurus lagurus</i>	0	3.2	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Cricetus cricetus</i>	0	0	2.4	1.0	0	0	0	0	0	1.6	0
<i>Sorex araneus</i>	4.8	0	1.4	3.2	0.5	0	8.6	2.0	0	0	2.5
<i>Sorex minutus</i>	3.8	0	1.9	1.6	0	0	0	4.7	0	0	0
<i>Crocidura suaveolens</i>	0	0	0.9	0	0	0	0	0	0	0	2.0
<i>Allactaga major</i>	0	9.6	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Примечание. Лс – лужина стока, Ст – типичная степь, Ов – овраги, Нт – надпойменная терраса, Пл – пойменный лес, Нд – нагорная дубрава, По – поляна, Лп – лесополоса, За – залежь, Сх – сельскохозяйственные поля, Ду – дачные участки.

Из более крупных грызунов, численность которых невозможно количественно оценить с помощью ловушко-линий, следует упомянуть обитающего в степи большого тушканчика (*Allactaga major*), для которого и неумеренный выпас благоприятен для обитания (Кучерук, 1976). Обыкновенный слепыш (*Spalax microphthalmus*) встречается на открытых степных участках, однако предпочитает неудобья – степные склоны и днища оврагов, в также дачные постройки. Степной сурок (*Marmota bobak*), обитающий в степи и на интенсивно выпасаемых участках, расположенных в балках, в последние годы выходит из овражно-балочной сети, расселяется по ковыльно-типчаковой степи, продвигается к сельскохозяйственным полям.

Следует отметить, что на участках степи в Приволжской возвышенности, имеющих различную пастбищную нагрузку, видовое разнообразие млекопитающих может существенно меняться. По мере снижения интенсивности выпаса про-

СТРУКТУРА НАСЕЛЕНИЯ, ЧИСЛЕННОСТЬ

исходит увеличение видового разнообразия, доминирование переходит к мезофильным видам. На участках, где выпас отсутствует, происходит полное исчезновение видов ксерофильного степного комплекса (Опарин и др., 2004).

В степных увлажненных локальных биотопах по *ложбинам стока* наблюдается бедное видовое разнообразие, причем не меняется по годам и устойчиво характеризуется высокой концентрацией доминирования ($d = 0.707$), которую создает обыкновенная полевка. В годы пика ее численность здесь составляет 26 – 30 экз. на 100 л-с, коэффициент биотопической приуроченности равен 0.8, доля в уловах велика (см. табл. 1). Кроме обыкновенной полевки только два вида – полевая и лесная мышь – встречаются здесь в небольшом количестве.

В естественных стациях самые богатые показатели видового разнообразия и уровня численности характерны для местообитаний, которые приурочены к *склонам и днищам оврагов* – там, где отличные кормовые условия и хорошие защитные условия, там и встречается наибольшее количество видов – 11 (см. табл. 1). Основу данного сообщества составляют обыкновенная полевка, полевая и лесная мышь. Немногочисленны, но обязательны, мышовка Штранда – 2.0 экз. на 100 л-с, хомяк обыкновенный. Встречи желтогорлой мыши были единичны – только в августе 2003 г. и зимой 2004 г. (0.7 экз. на 100 л-с). Осенью 2008 г. впервые за годы наблюдений в овраге нашла себе место рыжая полевка. Появление рыжей полевки вне лесных местообитаний определяется высокой численностью вида и доминированием в это время года лесной мыши в пойменном лесу. На примере данного биотопа отчетливо прослеживается изменение видового разнообразия, смена обилия и доминирования фоновых видов по сезонам и годам в зависимости от уровня их плотности, полученные данные приведены в табл. 2. Этот биотоп лидирует по показателю суммарной численности грызунов.

Таблица 2

Видовой состав и относительная численность мелких млекопитающих в оврагах в годы общей высокой численности

Вид	Относительная численность мышевидных грызунов, экз. на 100 л-с				
	2004 июль	2007 июнь	2007 сентябрь	2008 июнь	2008 сентябрь
Лесная мышь	6.0	0.6	2.0	2.7	8.0
Полевая мышь	11.3	4.6	2.0	4.0	24.0
Домовая мышь	0	0	2.0	0	0
Обыкновенная полевка	14.7	4.8	24.0	12.6	1.2
Рыжая полевка	0	0	0	0	4.0
Мышовка Штранда	0	0	0	2.0	0
Хомяк обыкновенный	0	0	0	2.0	0

На второй надпойменной террасе у подошвы коренного берега р. Чардым население грызунов состоит из девяти видов. Основным фоновым видом является полевая мышь, которая постоянно присутствует в данном биотопе, далее по обилию следуют лесная мышь и обыкновенная полевка. Редкие, но постоянные обитатели – мышовка Штранда (в среднем 2.6 экз. на 100 л-с), хомяк обыкновенный (1.6 экз. на 100 л-с), серый хомячок (0.5 экз. на 100 л-с). Видовая структура постоянно

меняется в зависимости от сезона и уровня численности мышевидных грызунов. Например, осенью 2007 г. на террасе наблюдалось большее видовое разнообразие, к видовому списку добавилась домовая мышь (2.0 экз. на 100 л-с), численность полевой мыши была 17.6 экз. на 100 л-с. На следующий год все изменилось: лидером стала лесная мышь – 16.0 экз. на 100 л-с, численность полевой мыши снизилась до 6.6 экз. на 100 л-с.

В пойменном лесу р. Чардым видовое разнообразие грызунов невысокое. Типично степные виды отсутствуют. Численное соотношение видов в данном биотопе очень изменчиво и, возможно, зависит от уровня плотности основного вида – лесной мыши. В 2004 г. доминирующим видом была рыжая полевка – 18 экз. на 100 л-с, второе место занимала полевая мышь – 15.0 экз. на 100 л-с, численность лесной мыши была невысокой. При следующем подъеме численности (см. рисунок) в сообществе грызунов произошла смена доминирующих видов, ими стали полевая и лесная мышь, показатели численности для каждого составили до 20 экз. на 100 л-с, третьей по уровню численности оказалась рыжая полевка – 9.2 экз. на 100 л-с. В 2008 г. численность лесной мыши приблизилось к максимальному уровню – 30.6 экз. на 100 л-с. Рыжая полевка практически переселилась в лесополосу.

В нагорной дубраве, расположенной на возвышенных холмах, в 2005 г. абсолютным лидером была желтогорлая мышь (*Apodemus flavicollis*) – 16.5 экз. на 100 л-с, содоминантом – рыжая полевка – 9.5 экз. на 100 л-с, лесная мышь поймана не была. Лесная соня (*Dryomys nitedula*) является обычным видом. *На поляне* между полями и нагорной дубравой видовой состав смешанный, как у любого экотонного биотопа (см. табл. 1).

В лесополосе обитают не менее шести видов грызунов, доминирует, как правило, лесная мышь (см. табл. 1). Относительная численность в отдельные годы достигает 16 экз. на 100 л-с. Коэффициент биотопической приуроченности для лесной мыши 0.6. К фоновым видам следует отнести рыжую полевку, полевую мышь и лесную соню, редка желтогорлая мышь. Рыжие полевки используют лесополосы в качестве постоянного круглогодичного местообитания (Цветкова и др., 2004). Они населены стабильными по составу группировками животных, изменения численности которых в разные сезоны варьируют по годам от 2.0 до 16.0 экз. на 100 л-с. В лесополосах отмечено сезонное изменение численности грызунов. Ежегодно к осени численность грызунов увеличивается, видовой состав становится более разнообразным за счет мигрантов с окружающих полей, таким видом является серый хомячок. Численность серого хомячка в 2008 г. составила 0.5 экз. на 100 л-с. Примечательно, но домовые мыши игнорируют лесополосы. По данным Н.В. Щепотьева (1957) домовые мыши в железнодорожных полосах, имеющих заросли бурьяника, встречаются в Нижнем Поволжье повсеместно.

Залежь. На молодой залежи господствуют три вида мышей: полевая, лесная и домовая. Доминирующим видом является полевая мышь, относительная численность может меняться от 9.3 до 25 экз. на 100 л-с. Верность биотопу отражает высокий коэффициент биотопической приуроченности – 0.9. Домовая мышь является содоминантом – 20.0 экз. на 100 л-с. Три вида мышей на залежи практически не имеют конкурентов. Лишь в 2007 – 2008 гг., когда залежь перешла в стадию густо-

СТРУКТУРА НАСЕЛЕНИЯ, ЧИСЛЕННОСТЬ

го зарастания бурьянником, условия проживания улучшились, увеличился общий уровень численности мышевидных грызунов, здесь появилась обыкновенная полевка, мышовка Штранда (1.3 экз. на 100 л-с). С каждым годом количество залежей на месте полей возрастает.

Земледелие входит в число самых мощных преобразующих факторов. *На пахотных землях* помимо воли человека формируется специфическое население грызунов, существенно отличающееся от коренных сообществ, бывших здесь до распашки (Неронов и др., 2001). Не многие животные способны приспособиться к обитанию на сельскохозяйственных землях, однако известные виды грызунов, для которых обитание на полях стало обычным явлением (Тупикова и др., 2000).

На полях с различными зерновыми культурами в Правобережье видовой состав мелких млекопитающих лишь немного отличается от коренных сообществ и меняется в зависимости от возделываемых посевов. Обязательные обитатели всех полей – серый хомячок, полевая, лесная и домовые мышь. На полях серый хомячок занимает доминирующее положение по доле в уловах (см. табл. 1), относительная численность составляет 6.6% попадания, а коэффициент биотопической приуроченности равен 0.92. На полях подсолнечника обитают полевая, лесная мышь, серый хомячок, в качестве фонового вида к ним присоединяется домовая мышь. На окраине поля гречихи встречается степная мышовка – 0.5 экз. на 100 л-с, на поле ржи – хомяк обыкновенный (1.0 – 1.5 экз. на 100 л-с). Численность обыкновенной полевки в агроценозах зависит от уровня ее популяционной плотности. В годы депрессии отмечены единичные встречи этого вида на полях (Цветкова, 2008), а в годы пика численность достигает 24 экз. на 100 л-с. По данным Н.В. Щепотьева (1975) в Поволжье эти грызуны охотно живут на полях и в скирдах. В других участках ареала (Неронов, 2001) обыкновенные полевки являются основными обитателями полей, распространяясь по ним в зоне земледелия.

Используемые информационные индексы видовой разнообразия (Песенко, 1982; Уиттекер, 1980) помогают выявить различия между местообитаниями разных сообществ и определить биотоп, наиболее благоприятный для обитания мышевидных грызунов (Мэггаран, 1992). Видовой состав мелких млекопитающих в исследуемых растительных сообществах в количественном и качественном соотношении видов очень близок, различия происходят на уровне редких видов. В связи с этим информационные индексы разнообразия сообществ мышевидных грызунов различных местообитаний отличаются незначительно и в среднем имеют невысокие показатели (табл. 3).

Наибольшее видовое разнообразие отмечено в овражно-балочных местообитаниях, и индекс Маргалефа (D), который сочетает видовое богатство и общее число особей, здесь выше, чем на других участках, индекс разнообразия (H) и выровненности по Пиелу (Y) также выше, чем в других естественных биотопах (см. табл. 3). В других естественных местообитаниях – у подножья склона и в пойменном лесу – данные показатели чуть ниже. Более низкие значения индексов в пойменном лесу, вероятно, связаны с тем, что их величины могут значительно меняться при массовых размножениях одного вида (Литвинов, 2006), в конкретном случае – лесной мыши. В ложбине стока наблюдается самое скудное видовое раз-

нообразии из-за высокого обилия и абсолютного доминирования обыкновенной полевки, что и отражают индексы Шеннона и Симпсона, которые показывают степень доминирования, их величина там больше, где сильнее доминирование (см. табл. 3). Изменение индекса Шеннона в сторону уменьшения указывает на нарушение структуры доминирования, выпадение отдельных видов, на утрату устойчивости сообщества грызунов. В степных участках индекс Шеннона, чувствительный к наличию редких видов, имеет достаточно высокое значение. Показатели индекса доминирования Симпсона в основных местообитаниях, за исключением ложбины стока, примерно одинаковы и варьируют в пределах 0.2 – 0.4, что свидетельствует о достаточно ровном распределении видов. Подобное распределение видов и взаимозаменяемость местообитаний позволяет мышевидным грызунам благополучно использовать ресурсы окружающей среды и в целом положительно реагировать на антропогенное преобразование.

Таблица 3

Показатели видового разнообразия мелких млекопитающих в различных биотопах в долине р. Чардым

Биотоп	Индекс видового богатства, <i>D</i>	Индекс видового разнообразия, <i>H</i>	Индекс доминирования Симпсона, <i>d</i>	Индекс выровненности по Пиелу, <i>E</i>
Ложбина стока	0.65	0.562	1.707	0.351
Овраги	1.87	1.506	0.283	0.762
Подножье склона	1.53	1.422	0.331	0.649
Пойменный лес	0.76	1.136	0.267	0.712
Степь	1.46	1.172	0.430	0.654
Лесополоса	1.34	1.298	0.436	0.624
Залежь	0.86	1.145	0.352	0.715
Поля	1.18	1.486	0.236	0.728
Дачные участки	1.45	1.284	0.219	0.880

Демографические параметры и их изменчивость. Несмотря на сравнительно высокую изменчивость величины выводков, у лесной и полевой мыши не удалось обнаружить внутри- и межвидовых достоверных различий, связанных с возрастом и сезоном года. Не обнаружено достаточно четкой зависимости величины выводка и от уровня численности популяции (табл. 4). Величина выводка лесной и полевой мыши вполне согласуется с размерами этого показателя в других районах. Например, лесная мышь в луговых степях в окрестностях с. Воскресенское имеют близкий по величине показатель выводка – 6.3 ± 0.5 ($n = 9$), полевая мышь – 6.0 ± 0.9 ($n = 8$), а у лесной мыши в Заволжье (Дьяковский лес) величина выводка равна 6.0 ± 0.4 ($n = 5$) (Цветкова и др., 2005). В степной зоне в низовьях рек Волги и Дона величина выводка у лесной мыши составляет 6.2 ± 0.19 ($n = 362$), у полевой – 6.0 ± 0.12 ($n = 154$) (Тихонова и др., 2005). Отчетливых различий в величине выводка у мышей в антропогенных и природных биотопах не отмечено, тем не менее, лесная мышь имеет самые крупные выводки в лесопосадках – 7.5 и в овраге – 7.0.

Обычно в середине мая все перезимовавшие самки активно участвуют в размножении. В годы роста численности (2007 – 2008 гг.) в мае в уловах у лесной и полевой мыши были ювенильные особи весом не более 8 г и размножающиеся

СТРУКТУРА НАСЕЛЕНИЯ, ЧИСЛЕННОСТЬ

самки этого года рождения (со средним весом 16 – 18 г). Сроки и продолжительность репродуктивного периода лесной и полевой мыши варьируют, по-видимому, вне зависимости от уровня плотности популяций и от погодных условий. В сентябре 2007 г. у обоих видов размножение продолжалось, в уловах были разновозрастные беременные самки и самцы со сперматогенезом. Наиболее интенсивным размножение было в пойменном лесу, где численность лесной и полевой мыши достигала 20 экз. на 100 л-с. В конце сентября 2008 г. при очень высокой численности лесные мыши закончили размножение раньше: в пойменном лесу и в лесопосадках были в основном взрослые самцы и половозрелые сеголетки с инволюцией семенников. Однако у полевой мыши в это время самки отличались высокой репродуктивной активностью: 65% самок были беременны. Среди беременных самок были и сеголетки с весом 15 – 17 г. Беременные самки в большом количестве отмечены в оврагах, близко прилегающих к полю подсолнечника, здесь же отлавливались самцы со сперматогенезом. Осенью 2008 г. в овраге полевая мышь доминировала (см. табл. 4). Известно, что интенсивность размножения уменьшается при подъеме численности грызунов. Однако наши данные и результаты изучения размножения лесной мыши Н.И. Лариной и В.Л. Голиковой (1958) не вполне этому соответствуют. Количество выводков у половозрелых самок лесной и полевой мыши за репродуктивный сезон в среднем составляет 1.4 – 2.6.

Таблица 4

Размеры выводков половозрелых самок мелких млекопитающих в разные годы

Год	Лесная мышь	Полевая мышь	Желтогорлая мышь	Домовая мышь	Рыжая полевка	Обыкновенная полевка	Серый хомячок
2003	6.0 ± 0.0 5	6.4 ± 0.8 11	–	–	7.0 ± 0.0 1	4.2 ± 0.5 9	–
2004	5.8 ± 0.4 17	5.9 ± 0.8 33	–	6.4 ± 0.7 15	5.1 ± 0.2 9	5.5 ± 0.1 15	6.3 ± 0.6 3
2005	6.0 ± 0.5 8	6.8 ± 0.8 11	5.0 ± 0.3 29	5.5 ± 0.3 3	5.2 ± 0.3 19	5.5 ± 0.0 2	7.0 ± 0.4 5
2006	6.0 ± 0.2 9	6.1 ± 0.1 15	–	–	5.0 ± 0.1 2	6.2 ± 0.5 12	8.0 ± 0.0 2
2007	5.7 ± 0.5 19	5.9 ± 0.5 26	4.5 ± 0.1 2	6.5 ± 0.5 13	6.2 ± 0.4 5	6.1 ± 0.4 32	6.0 ± 0.0 1
2008	6.7 ± 0.5 53	6.7 ± 0.4 41	–	6.3 ± 0.6 4	6.4 ± 0.3 9	4.3 ± 0.3 4	6.3 ± 0.3 3
Среднее	6.0 ± 0.42 109	6.3 ± 0.6 137	4.8 ± 0.2 29	6.2 ± 0.5 35	5.3 ± 0.3 49	5.8 ± 0.6 74	6.7 ± 0.4 14

Примечание. В числителе – $M \pm m$, в знаменателе – n .

Прибылые самки лесной и полевой мыши репродуктивно активны, ежегодно принимают участие в размножении. Прибылые зверьки приносят по 1.4 помета на самку, причем наибольший вклад вносят в прирост популяции в год нарастания численности. Доля молодых зверьков, участвующих в репродукции, у лесной мыши составляет 45 – 50%, у полевой – 50 – 60%. По данным Н.М. Окуловой и Н.В. Антонца (2002) участие прибылых самок в размножении влияет на прирост популяции у мышей рода *Apodemus*, хотя и в меньшей степени, чем у лесных полевок (Кошкина, 1966; Тупикова, Коновалова, 1971; Окулова, 1986).

Возрастная структура у этих видов достаточно проста и стабильна, и к осени состоит на 85% из неполовозрелых сеголеток. Соотношение самцов и самок во всех возрастных группах практически равнозначно, хотя для грызунов обычным считается увеличение доли самок при нарастании численности и при высокой плотности популяций. Однако единого мнения о характере изменения половой структуры в многолетней динамике нет (Большаков, Кубанцев, 1984). При высокой численности в 2008 г. у лесной мыши, обитающей на залежи, в уловах были только неполовозрелые самцы. По данным Н.В. Щепотьева (1972) в Нижнем Поволжье при очень высокой численности лесной мыши осенью 1969 г. во всех биотопах значительно преобладали самки. Если популяции лесной и полевой мыши способны за один или два сезона размножения увеличить численность до высоких значений, то можно предположить, что им не свойственна высокая смертность особей. Небольшие экстремальные ситуации не оказывают отрицательного влияния на мышевидных грызунов: сильный заморозок в июне 2007 г. погубил некоторые сельскохозяйственные культуры на полях, но не остановил процесс размножения, а пожар в августе 2007 г., уничтоживший почти всю растительность в степи и в оврагах, не повлиял на динамику численности.

У домового мыши размер выводка мало изменяется по годам и сезонам (см. табл. 4). Домовые мыши, используя уникальный набор эколого-этологических адаптаций и наличие в популяции достаточного резерва особей, способных к интенсивному размножению (Котенкова, 2000), способны к резкому росту численности, что и произошло в 2007 г. (см. рисунок). В популяции домового мыши произошел резкий и высокий прирост численности до 7.9 экз. на 100 л-с, в результате чего зверьки появились в естественных местообитаниях. Половозрелые самки в этот год имели по 1.8 помета, резорбции эмбрионов в пометах не отмечено, продолжительность периода размножения увеличилась: в сентябре 50% самок были беременны повторно, самцы со сперматогенезом. Домовые мыши предпочитают антропогенные биотопы, тем не менее, биотопических различий по величине выводка и интенсивности размножения не выявлено. Соотношение полов в разные годы равнозначно.

У обыкновенной полевки среднее количество детенышей в помете по объединенным данным в разных регионах около 5 (Обыкновенная полевка..., 1994). Величина выводка на исследованном нами участке меняется в зависимости от сезона года и от уровня плотности популяции, однако статистически значимые различия отмечены только на стадии роста (см. табл. 4), размер выводка оставался относительно высоким в мае 2008 г. на стадии максимальной численности – 6.6 ± 0 ($n = 14$). В период повышения численности интенсивность воспроизводства у обыкновенной полевки оказалась выше, чем в фазе пика, уже в середине мая 2007 г. на половозрелую самку приходилось по 1.5 помета, и не размножались только особи меньше 8 г весом, т.е. отмечено раннее созревание прибылых самок, что, как известно, свойственно виду. Летом 2004 г. и 2008 г. происходит резкое падение численности по типу «краха», депрессия продолжается 1 – 2 года. У обыкновенной полевки фазы пика и депрессии выражены наиболее отчетливо по сравнению с другими видами мышевидных грызунов. В это время года отрицательное значение

внешних факторов среды минимально, следовательно, можно предположить наличие внутривидовых механизмов регуляции численности в данном районе у обыкновенной полевки. Периодические изменения численности с преобладанием 3 – 4-летних циклов и наличие регуляторных механизмов характерны для многих видов серых полевок рода *Microtus* (Chitty, 1960 и др.). Во всех типах местообитаний в разные годы в популяции соотношение половозрастных групп практически равнозначно, но при высокой численности в группе прибылых особей на полях осенью отмечено больше самцов. В нагорных дубравах с. Воскресенское в конце июня 2004 г., при высокой численности величина выводка составила 5.3 ± 0.4 ($n = 34$) (Цветкова и др., 2005).

Рыжая полевка. Колебания величины выводка по годам и сезонам у рыжей полевки выражены отчетливо и в разных точках ареала играют разную роль (Европейская рыжая полевка, 1981). Как следует из наших данных, плодовитость перезимовавших самок рыжей полевки (в среднем за сезон) несколько превышает таковую у сеголеток, но не обнаруживает достаточно четкой зависимости от плотности популяции, различия средних значений по годам лишены статистической достоверности (см. табл. 4). Имеющиеся данные, следовательно, не позволяют считать изменчивость плодовитости фактором, играющим существенную роль в регуляции численности исследованной популяции рыжей полевки. Вопрос об изменчивости плодовитости рыжих полевок на разных стадиях цикла продолжает оставаться дискуссионным. Н.В. Тупикова и Э.А. Коновалова (1971) не обнаружили существенных колебаний этого показателя в ходе цикла. В то же время Т.В. Кошкина (1966) показала, что величина выводка у представителей рода *Clethrionomys* в северной части ареала увеличивается в фазе подъема численности. Биотопические отличия в величине выводков в основных биотопах – в пойменном лесу и лесополосе – отсутствуют. В размножении принимают участие практически все перезимовавшие самки, принося в среднем за сезон 1.4 – 2.6 помета. Сеголетки размножаются в годы с различной плотностью населения, при этом процент участия в репродукции меняется незначительно. Обычно в размножение вступают не более 30% самок. Четких признаков авторегуляторных механизмов численности, свойственных роду *Clethrionomys*, нами не выявлено. Ведущая роль данного фактора в регуляции численности лесных полевок в других регионах доказана (Тупикова, Коновалова, 1971; Ивантер, 1975 и др.). У рыжих полевок соотношение числа самцов и самок в популяции близко к 1:1 (Европейская рыжая полевка, 1981), что вполне согласуется с нашим материалом. Однако в годы с высокой численностью среди прибылых особей преобладают молодые самцы.

Серый хомячок имеет достаточно крупные пометы, однако провести сравнительную характеристику изменчивости величины выводка по годам, сезонам нет возможности из-за малой величины выборки (см. табл. 4), так как в уловах наблюдается постоянное преобладание самцов. Среднее число эмбрионов, приходящееся на одну самку, в разных регионах варьирует от 4.8 до 6.0 (Башенина, 1951). Величина выводка мышовки Штранда при увеличении плотности популяции вида в 2008 г. составила 5.0 ± 0.3 ($n = 5$).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Видовое разнообразие мелких млекопитающих в естественных и антропогенных биотопах в степной зоне Правобережья в нижнем течении р. Чардым достаточно богатое и имеет типичный набор видов, характерный для данного ландшафта. Свойственная для Приволжской возвышенности мозаичность природно-территориальных комплексов и трансформированных местообитаний создает благоприятную среду для обитания мелких млекопитающих различных фаунистических комплексов. Уменьшение пастбищной нагрузки в ковыльно-типчаковой степи способствует созданию новых экологических ниш. Эти факторы, несомненно, благоприятны для обитания мелких млекопитающих, так как разнообразие условий окружающей среды позволяет популяциям мелких млекопитающих увеличивать свою численность и широко расселяться по территории, что и наблюдается в последние годы.

Периодические колебания численности с определенной долей цикличности свойственны фоновым видам грызунов, обитающим в данном районе. Высокая численность мышевидных грызунов наблюдалась в 2004 г. и 2007 – 2008 гг. Колебания численности лесной, полевой мыши, рыжей полевки происходят синхронно. У обыкновенной полевки подъемы и депрессии численности выражены наиболее отчетливо по сравнению с другими видами, наблюдается резкое падение численности в год высокой плотности популяции. Увеличение уровня численности фоновых видов влияет на биотическое распределение. Доминирующее положение видов определяется уровнем численности и меняется по годам и сезонам. Бесспорным доминантом, определяющим уровень численности и характер распределения мелких млекопитающих, начиная с 2006 г., является лесная мышь.

Самыми многочисленными видами являются лесная и полевая мышь, которые характеризуются высокой экологической толерантностью, широким освоением разнообразных биотопов. В годы высокой численности лесная и полевая мышь могут доминировать в одном биотопе, как это было отмечено в пойменном лесу в 2007 г., могут разделить среду обитания. В 2008 г. лесная мышь главенствовала в пойменном лесу, полевая мышь доминировала в оврагах.

Обыкновенная полевка по обилию занимает не последнее место в сообществе, в некоторые годы и сезоны даже доминирует. На участках типичной ковыльной степи при умеренном выпасе она является постоянным монодоминирующим видом, в оврагах содоминирует полевой мыши. На полях вид редок. Домовая мышь менее других видов приспособлена к обитанию в природных местообитаниях, значительной численности вид достигает в антропогенных биотопах, в частности на залежи. В природных биотопах вид появляется только в год высокой плотности популяции. Рыжая полевка обитает в природных биотопах преимущественно в пойменном лесу, в нагорной дубраве, где может занимать доминирующие позиции, из антропогенных биотопов для постоянного обитания использует лесополосы. При высокой численности лесной мыши рыжая полевка покидает пойменный лес и расселяется в несвойственные для нее биотопы – овраги. Серый хомячок наиболее комфортно существует на сельскохозяйственных полях.

СТРУКТУРА НАСЕЛЕНИЯ, ЧИСЛЕННОСТЬ

Анализ демографической, половой и возрастной структуры популяций фоновых видов показывает, что основные популяционные показатели стабильны и соответствуют видовым нормам. Сходство в репродуктивном процессе отмечено у лесной и полевой мыши. Оба вида имеют большой выводок, высокий репродуктивный потенциал, позволяющий им за один или два репродуктивных сезона увеличивать плотность популяций, а удерживать ее на высоком уровне помогает высокая емкость среды обитания. Демографическая структура слабо зависит от уровня численности, антропогенного воздействия, биотопической приуроченности и внешних факторов среды. Соотношение самцов и самок во всех возрастных группах практически равнозначно, что также говорит о стабильности в популяциях. У рыжей полевки отмечена высокая интенсивность размножения, изменчивость величины выводка по годам и сезонам не является фактором, влияющим на регуляцию численности. Обыкновенной полевке свойственно наличие внутривидовых механизмов регуляции численности. В годы высокой плотности вида в популяции преобладают разновозрастные самцы. Домовая мышь способна к интенсивному размножению и быстрому нарастанию численности, имеет высокую величину выводка, соотношение полов равнозначно.

На данной территории в настоящее время достигнуто равновесие между ресурсами среды и плотностью ее обитателей. Совместное обитание видов обуславливается, вероятно, не конкурентными отношениями, а разделением жизненного пространства сообразно биологическим особенностям каждого вида.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Барабаш-Никифоров И.И.* Звери юго-восточной части Черноземного центра. Воронеж: Кн. изд-во, 1957. 370 с.
- Башенина Н.В.* Экология серого хомячка (*Cricetulus migratorius* (Pall.)) Европейской части СССР // Фауна и экология грызунов. М.: МОИП, 1951. Вып. 4. С. 157 – 183.
- Большаков В.Н., Кубанцев Б.С.* Половая структура популяций млекопитающих и ее динамика. М.: Наука, 1984. 232 с.
- Давидович В.Ф.* Фауна млекопитающих и динамика численности некоторых грызунов в Саратовской области // Зоол. журн. 1964. Т. 43, вып. 9. С. 1366 – 1372.
- Европейская рыжая полевка. М.: Наука, 1981. 351 с.
- Ивантер Э.В.* Популяционная экология мелких млекопитающих таежного Северо-Запада СССР. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1975. 246 с.
- Карасева Е.В.* Влияние распашки целины на образ жизни и территориальное распределение мышевидных грызунов в северном Казахстане // Зоол. журн. Т. 40, вып. 5. 1961. С. 768 – 773.
- Карасева Е.В., Телицина А.Ю.* Методы изучения грызунов в полевых условиях: Учеты численности и мечение. М.: Наука, 1996. 228 с.
- Котенкова Е.В.* Синантропные и дикоживущие мыши надвидового комплекса *Mus musculus* s.l.: систематика, распространение, образ жизни, механизмы изоляции и эволюция: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 2000. 55 с.
- Кожкина Т.В.* О периодических изменениях численности полевок на Кольском полуострове // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 71, вып. 3. 1966. С. 14 – 26.
- Кулик И.Л.* Сравнительный анализ фаунистических комплексов млекопитающих лесной части Северной Евразии // Териология. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1974. Т. 2. С. 151 – 162.

- Кучерук В.В. Антропогенная трансформация окружающей среды и грызуны // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1976. Т. 81, № 2. С. 5–19.
- Ларина Н.И., Голикова В.Л. Размножение лесных мышевидных грызунов в Саратовской и Воронежской областях в 1955 г. // Науч. ежегодник Саратов. гос. ун-та за 1955 г. Отд. биол. 1958. С. 105–107.
- Литвинов Ю.Н., Сенотрусова М.М., Демидович П.А. Общие параметры организации лесостепных сообществ грызунов // Зоол. журн. 2006. Т. 85, № 11. С. 1362–1369.
- Мэгарран Э. Экологическое разнообразие и его измерение. М.: Мир, 1992. 166 с.
- Неронов В.И., Хляп Л.А., Тузикова Н.В., Варшавский А.А. Изучение формирования сообществ грызунов на пахотных землях Северной Евразии // Экология. 2001. № 3. С. 355–363.
- Обыкновенная полевка: виды-двойники *Microtus arvalis* Pallas, 1779, *Microtus rossiaemeridionalis* Ognev, 1928. М.: Наука, 1994. 459 с.
- Окулова Н.М. Биологические взаимосвязи в лесных экосистемах (на примере природных очагов клещевого энцефалита). М.: Наука, 1986. 248 с.
- Окулова Н.М., Антонец Н.В. Сравнительная характеристика экологии мышей рода *Ardometus* (Rodentia, Muridae) Днепровско-Орельского заповедника // Поволж. экол. журн. 2002. №2. С. 108–128.
- Опарин М.Л. Изменение населения грызунов типичных и сухих степей Заволжья в XX столетии // Тр. Зоол. ин-та РАН. Т. 306. Систематика, палеонтология и филогения грызунов. 2005. С. 82–101.
- Опарин М.Л., Опарина О.С., Цветкова А.А. Выпас как фактор трансформации наземных экосистем семиаридных регионов // Поволж. экол. журн. 2004. № 2. С. 183–199.
- Песенко Ю.А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука, 1982. 287 с.
- Риклефс Р. Основы общей экологии. М.: Мир, 1979. 424 с.
- Тихонова Г.Н., Тихонов И.А., Суров В.А., Опарин М.Л., Богомолов П.Л. Ковальская Ю.М. Экологическая характеристика фоновых видов грызунов степей в низовьях Волги и Дона // Поволж. экол. журн. 2005. № 3. С. 281–291.
- Тузикова Н.В. Изучение размножения и возрастного состава популяций мелких млекопитающих // Методы изучения природных очагов болезней человека. М.: Медиздат, 1964. С. 154–191.
- Тузикова Н.В., Коновалова Э.А. Определитель возраста лесных полевок в южнотаежных лесах Вятско-Камского междуречья // Фауна и экология грызунов. М.: Изд-во МГУ, 1971. Вып. 10. С. 145–171.
- Тузикова Н.В., Хляп Л.А., Варшавский А.А. Грызуны полей Северо-Восточной Палеарктики // Зоол. журн. 2000. Т. 79, № 4. С. 480–494.
- Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс, 1980. 327 с.
- Цветкова А.А. Численность и сезонные изменения в распределении мелких млекопитающих в саратовском Правобережье // Поволж. экол. журн. 2008. № 4. С. 368–374.
- Цветкова А.А., Обидина В.А. Биотопическое распределение мышевидных грызунов в пойменных лесах и степях Прихоперья // Поволж. экол. журн. 2009. № 4. С. 351–356.
- Цветкова А.А., Опарин М.Л., Опарина О.С. Зимнее распространение и численность землероек в саратовском Поволжье // Млекопитающие как компонент аридных экосистем (ресурсы, фауна, экология, медицинское значение и охрана): Сб. тез. Междунар. совещ. / Ин-т проблем экологии и эволюции РАН. М., 2004. С. 160–161.
- Цветкова А.А., Опарин М.Л., Опарина О.С. Особенности распространения и демографические показатели мелких млекопитающих в степных природных комплексах саратовского Поволжья // Поволж. экол. журн. 2005. № 3. С. 305–315.

СТРУКТУРА НАСЕЛЕНИЯ, ЧИСЛЕННОСТЬ

Цветкова А.А., Опарин М.Л., Опарина О.С. Роль мелких млекопитающих в природных и антропогенных ландшафтах саратовского Правобережья // Экология. 2008. №2. С. 134 – 140.

Шляхтин Г.В., Ильин В.Ю., Опарин М.Л., Беляченко А.В., Быстракова Н.В., Ермаков О.А., Завьялов Е.В., Захаров К.С., Кайбелева Э.И., Кошкин В.А., Курмаева Н.М., Лукьянов С.Б., Мосолова Е.Ю., Опарина О.С., Семихатова С.Н., Смирнов Д.Г., Сонин К.А., Табачишин В.Г., Титов С.В., Филипьев А.О., Хучраев С.О., Якушев Н.Н. Млекопитающие севера Нижнего Поволжья: В 3 кн. Кн. I. Состав териофауны. Саратов: Изд-во Сарат. ун-та, 2009. 248 с.

Щепотьев Н.В. Мышевидные грызуны железнодорожных снегозащитных лесных полос Нижнего Поволжья // Грызуны и борьба с ними. 1957. Вып. 5. С. 155 – 166.

Щепотьев Н.В. О структуре популяций лесной мыши *Apodemus sylvaticus* в некоторых биотопах Нижнего Поволжья // Зоол. журн. 1972. Т. 51, вып. 7. С. 1054 – 1063.

Щепотьев Н.В. Очерк распространения и стациального размещения некоторых видов мышевидных грызунов в Нижнем Поволжье // Фауна и экология грызунов. М.: Изд-во МГУ, 1975. Вып. 12. С. 62 – 97.

Chitty D. Population processes in the voles and their relevance to general theory // Can. J. Zool. 1960. Vol. 38, № 1. P. 99 – 113.

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

УДК 597.95(470.53)

АНАЛИЗ СОСТОЯНИЯ КЛАДОК СИБИРСКОГО УГЛОЗУБА *SALAMANDRELLA KEYSERLINGII* DYBOWSKI, 1870 (CAUDATA, AMPHIBIA) ПРЕДУРАЛЬЯ

Н.А. Литвинов¹, А.И. Файзулин², А.И. Шураков¹, С.В. Ганшук¹

¹ *Пермский государственный педагогический университет
Россия, 614000, Пермь, Пушкина, 42
E-mail: ganshchuk@mail.ru*

² *Институт экологии Волжского бассейна РАН
Россия, 445003, Тольятти, Самарская область, Комзина, 10
E-mail: amvolga@inbox.ru*

Поступила в редакцию 04.05. 09 г.

Анализ состояния кладок сибирского углозуба *Salamandrella keyserlingii* Dybowski, 1870 (Caudata, Amphibia) Предуралья. – Литвинов Н.А., Файзулин А.И., Шураков А.И., Ганшук С.В. – Исследование состояния кладок (общее количество, плодовитость, оценка асимметрии) проведено на территории стационара Пермского педагогического университета «Верхняя Квазва» (Пермский край, Добрянский район). С 1971 по 2004 г. число кладок сибирского углозуба в контрольном водоёме сократилось в 6,5 раз. Выявлено статистически достоверное снижение количества икринок в кладках с 1971 по 1996 г., при этом индекс асимметрии по числу икринок левого и правого шнура был в этот период достоверно выше только в 1972 г.

Ключевые слова: сибирский углозуб, кладка, Пермский край.

Analysis of clutch status of Siberian newt *Salamandrella keyserlingii* Dybowski, 1870 (Caudata, Amphibia) near the Urals region. – Litvinov N.A., Faizulin A.I., Shurakov A.I., and Ganshchuk S.V. – The status of clutches (total number, fertility, asymmetry assessment) was studied at the Verkhnyaya Kvazhva station of Perm Pedagogical University (Dobryanka district, Perm region). From 1971 till 2004 the number of clutches of *Salamandrella keyserlingii* Dybowski, 1870 in the monitored pond decreased by 6.5 times. A statistically reliable decrease in the number of eggs within 1971 – 1996 was discovered, and the asymmetry index (by the number of berries of the left and right cord) was definitely higher in this period.

Key words: Siberian newt, clutch, Perm region.

В настоящее время отмечается значительное сокращение численности амфибий (Кузьмин, 1994). На востоке Европейской части России наиболее уязвимым видом земноводных является сибирский углозуб *Salamandrella keyserlingii* Dybowski, 1870, который включен в Красные книги регионов – Среднего Урала (Пермская и Свердловская области), Республики Удмуртия (Красная книга..., 2001), Челябинской (Чибилев, Ищенко, 2005), Кировской (Соловьев, 2001) и Нижегородской (Ушаков и др., 2003) областей. Считается, что основными лимитирующими факторами являются – разрушение местообитаний, загрязнение и прежде-

АНАЛИЗ СОСТОЯНИЯ КЛАДОК СИБИРСКОГО УГЛОЗУБА

временное пересыхание нерестовых водоемов (Соловьев, 2001; Ушаков и др., 2003) а также малочисленность пригодных биотопов, загрязнение водоемов, обработка лесов ядохимикатами (Чибилов, Ищенко, 2005).

Сибирский углозуб характеризуется высокой чувствительностью к трансформации среды, при этом в неблагоприятных условиях повышается асимметрия кладок (по числу икринок в левых и правых шнурах) (Вершинин, 1990).

Цель нашего исследования – проанализировать состояние кладок популяции сибирского углозуба за 25-летний период и выявить факторы изменения численности в условиях низкой антропогенной нагрузки.

Материал собран на территории охраняемого ландшафта «Верхняя Кважва» в окрестностях стационара Пермского государственного педагогического университета (Добрянский район, Пермский край). Единственный в районе исследования нерестовый водоем – карстового происхождения, представляет собой верховое болото с небольшими открытыми участками-«окнами».

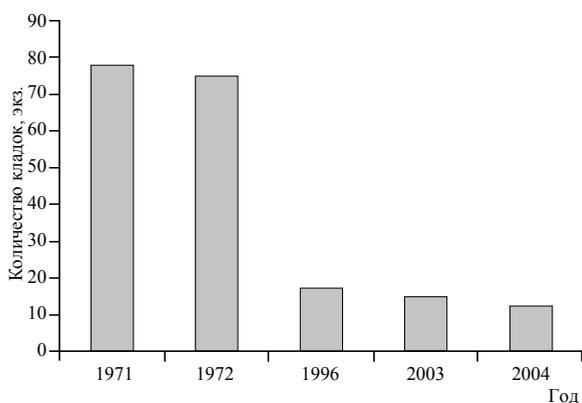
Анализ параметров кладок – число икринок в шнурах – проводили в 1971, 1972, 1996 гг. В 2003 и 2004 гг. дополнительно учитывали число кладок и проводили измерение температурного режима и уровня кислотности pH электронным термометром и pH-метром «Cheker». Учитывали количество икранных шнуров в период размножения и яиц в одном шнуре, а также индекс асимметрии по числу икринок левого и правого шнура (Басарукин, Боркин, 1984).

Статистический анализ проведен по принятой методике (Лакин, 1990) в пакете программ «Exel 2003» и «Statistica 2006».

Впервые на территории Пермской области углозуб был обнаружен в Кунгурском районе в 1967 г. (Болотников и др., 1968). Позднее, в 1971 и 1972 гг., получены сведения о размножении сибирского углозуба для популяции в окрестностях пос. Верхняя Кважва (Шураков и др., 1974).

На рисунке представлены сведения о числе кладок в нерестовом водоеме сибирского углозуба в период исследования.

За весь период наблюдения количество кладок сократилось в 6.5 раз (от 78 до 12). Основной причиной снижения количества отложенных кладок является отсутствие пригодных для размножения участков водоема, так называемых «окон» в осоково-сфагновом болоте, расположенном в карстовой воронке диаметром около 100 м. Максимальная глубина водоема сократилась за время исследования на 20 см и к моменту выхода личинок из кладок составляет



Число кладок сибирского углозуба в нерестовом водоеме популяции «Верхняя Кважва»

около 0.5 м. Выход сеголетков из данного водоема в последние годы не регистрировался. С середины лета водоем полностью высыхает, соответственно личинки, не завершившие метаморфоз, погибают. Развитие личинок проходит в диапазоне рН от 6.11 до 8.22 и в диапазоне температур от + 5°C до +22.5°C.

В таблице представлен анализ состояния кладок сибирского углозуба.

Параметры состояния кладок сибирского углозуба
популяции «Верхняя Кважва»

Год	Показатели изменчивости	Количество икринок в кладке			Среднее различие между шнурами	Индекс асимметрии
		Левый шнур	Правый шнур	Общее на кладку		
1971 (<i>n</i> = 8)	<i>M±m</i>	65.25±10.12	69.75±8.85	135.0±18.79	7.00±2.13	0.877±0.057
	<i>S</i>	28.62	25.04	53.14	6.02	0.162
	min–max	17.00–93.00	34.00–94.00	51.0–183.0	0.00–17.00	0.5–1.0
1972 (<i>n</i> = 25)	<i>M±m</i>	70.38±3.90	71.96±3.74	142.8±6.83	11.33±1.55	0.690±0.017
	<i>S</i>	19.10	18.31	34.15	7.61	0.0476
	min – max	38.00–109.00	39.00–107.00	89.0–216.0	1.00–25.00	0.606–0.758
1996 (<i>n</i> = 17)	<i>M±m</i>	56.71±4.18	61.88±3.83	118.59±7.68	8.82±1.47	0.825±0.034
	<i>S</i>	17.24	15.81	31.68	6.05	0.1404
	min–max	27.00–100.00	26.00–101.00	5.0–201.0	1.00–18.00	0.546–1.000

Данные, приведённые в таблице, показывают, что за 25 лет статистически достоверно ($p < 0.05$) снизилась средняя плодовитость особей: почти на 24 экз. зародышей на 1 кладку. В отличие от общих показателей плодовитости, которые изменяются в разные годы, среднее число зародышей на кладку отражает состояние популяции. По данным за 2004 г. в нерестовом водоеме отмечено только 12 кладок сибирского углозуба. Общее число кладок в 1972 г. составляло 3570 экз., а к 1996 г. уменьшилось до 2016 экз. ($n = 17$).

Анализ индекса асимметричности кладок (Басарукин, Боркин, 1984) показал статистически достоверные различия для 1972 г. по сравнению с 1971 ($p < 0.001$) и с 1996 г. ($p < 0.001$). Различия по данному показателю между кладками 1972 и 1996 г. статистически не достоверны.

Анализ учета численности и состояния кладок по величине асимметрии количества икринок в левом и правых шнурах показал, что сокращение численности кладок с 1972 по 2007 г. в районе исследования не связано с нарушением стабильности развития ($p > 0.05$). По данным В.Л. Вершинина (1990) снижение плодовитости, сопряжено с повышением коэффициента асимметрии кладок популяции, существующей в условиях урбанизированной территории.

По нашему мнению, основная причина сокращения кладок вызвана не загрязнением, а обмелением нерестового водоема и сокращением площади нерестилищ «окон» в сплаvine. Именно снижение уровня воды – обмеление нерестовых водоемов, которое приводит к гибели кладок, является основным фактором, сокращающим численность популяции сибирского углозуба на европейской части ареала. Таким образом, применение только консервативных методов охраны, например, ограничение хозяйственной деятельности, без проведения биотехнических мероприятий приведет к значительному сокращению популяций в западной европейской части ареала сибирского углозуба.

АНАЛИЗ СОСТОЯНИЯ КЛАДОК СИБИРСКОГО УГЛОЗУБА

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Басарукин А.М., Боркин Л.Я. Распространение, экология и морфологическая изменчивость сибирского углозуба *Hynobius keyserlingii* на острове Сахалин // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Л., 1984. Т. 124. С. 12 – 54.

Болотников А.М., Шураков А.И., Болотников Н.А. К распространению и некоторым чертам биологии сибирского углозуба // Учён. зап. Перм. гос. пед. ин-та. 1968. Т. 52: Вопросы биологии и териологии. С. 52 – 54.

Вершинин В.Л. Уровень рекреационной нагрузки и состояние популяции сибирского углозуба // Животные в условиях антропогенного ландшафта: Сб. науч. тр. / УрО АН СССР. Свердловск, 1990. С. 10 – 18.

Красная книга Удмуртской Республики. Животные. Ижевск: Удмуртия, 2001. 152 с.

Кузьмин С.Л. Ареал // Сибирский углозуб: Зоогеография, систематика, морфология. М.: Наука, 1994. С. 15 – 53.

Лакин Г.Ф. Биометрия. М.: Высш. шк., 1990. 352 с.

Соловьев А.Н. Сибирский углозуб *Salamandrella keyserlingii* Dybowsky, 1870 // Красная книга Кировской области: Животные, растения, грибы. Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 2001. С. 66.

Шураков А.И., Татарина З.Н., Беляева Р.П. К размножению сибирского углозуба в Пермской области // Экология. 1974. № 1. С. 99 – 100.

Ушаков В.А., Пестов М.В., Маннапова Е.И. Сибирский углозуб *Salamandrella keyserlingii* Dyb. // Красная книга Нижегородской области. Т. 1. Животные / Комитет охраны природы и управления природопользованием Нижегородской области. Н. Новгород, 2003. С. 156 – 157.

Чибилев Е.А., Ищенко В.Г. Сибирский углозуб *Salamandrella keyserlingii* Dybowsky, 1870 // Красная Книга Челябинской области: животные, растения, грибы. Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 2005. С. 45.

УДК [631.534:634.711](477.61)

**ЭКОЛОГО-МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ
РАСТЕНИЙ *RUBUS IDAEUS* L.,
ПОЛУЧЕННЫХ ИЗ ВЕРХУШЕЧНЫХ ОТВОДКОВ**

О.А. Мостовой, В.Н. Сорокопудов

*Белгородский государственный университет
Россия, 308015, Белгород, Победы, 85
E-mail: sorokopudov@bsu.edu.ru*

Поступила в редакцию 02.03.09 г.

Эколого-морфологические особенности растений *Rubus idaeus* L., полученных из верхушечных отводков. – Мостовой О.А., Сорокопудов В.Н. – Приводятся данные по верхушечным отводкам *Rubus idaeus* L., имеющим 100%-ную приживаемость и способным в первый год жизни формировать кусты в зависимости от экологических факторов, сложившихся в данный период. Установлено, что при размножении верхушечными отводками *R. idaeus* в первый год жизни формирует кусты менее мощные с менее выраженными морфометрическими признаками, чем при посадке корневыми отпрысками. В первый год жизни и в опытном, и в контрольном варианте образуется мало корневых отпрысков независимо от погодных условий в годы изучения.

Ключевые слова: *Rubus idaeus*, верхушечные отводки, корневые отпрыски, побеги, высота саженцев.

Ecologo-morphological features of *Rubus idaeus* L. obtained from apical cuttings. – Mostovoy O.A. and Sorokopudov V.N. – Data on apical cuttings of *Rubus idaeus* L. are presented, which have a 100% vitality and are capable of forming bushes in the first year of life depending on the current ecological factors. At apical cutting reproduction, *R. idaeus* forms bushes in the first year of life, which are less powerful with poorer expressed morphometric indices than those at landing ratoons. In the first year of life, few root offsprings are formed in both studied and reference variants, independently of the weather conditions in the years of examination.

Key words: *Rubus idaeus*, apical cutting, ratoon, offspring, height of seedling.

Малина – одна из наиболее ценных ягодных культур. Это скороплодная и урожайная культура. Ее плоды обладают уникальными питательными и лечебными свойствами, за счет чего она получила широкое применение в медицине и кулинарии. В зависимости от сорта и условий выращивания в плодах малины содержится 7 – 11% сахаров, среди которых преобладают легко усваиваемые фруктоза и глюкоза, 0.5 – 0.8% белка, 0.6 – 0.9% пектина, 1.2 – 2.3% органических кислот (яблочная, лимонная, винная и другие) (Казаков и др., 2007).

Малина обыкновенная (*Rubus idaeus* L.) в естественных условиях размножается семенами и корневыми отпрысками. В культуре применяют только вегетативный способ, так как при семенном размножении вырастают сеянцы с измененной наследственной основой. Выращивание растений из семян применяют только в селекционной работе при выведении новых сортов. При вегетативном размножении используют корневые отпрыски, зеленые и корневые черенки. Основной и наиболее простой способ – размножение малины обыкновенной одревесневшими корне-

ЭКОЛОГО-МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ РАСТЕНИЙ

выми отпрысками. Он лежит в основе производства посадочного материала и в крупных специализированных питомниках, и в маточниках меньшего размера, организуемых в последнее время фермерскими, кооперативными и индивидуальными хозяйствами (Казаков, Евдокименко, 2006).

Цель данной работы – дать эколого-морфологическую оценку растениям малины, сформировавшимся в первый год жизни, посаженные саженцами полученными из верхушечных отводков в сравнении с посаженными корневыми отпрысками.

Исследования по изучению эколого-морфологических особенностей растений *R. idaeus* проводили в 2005 – 2007 гг. на опытном участке Луганского национального аграрного университета (г. Луганск, Украина). В качестве объекта исследования использовали сорт *R. idaeus* «Новокитаевская», внесенный в Государственный реестр сортов растений, разрешенных для выращивания на территории Украины. В опыте использовали два вида саженцев: саженцы, полученные из верхушечных отводков (опытный вариант), и саженцы – одревесневшие корневые отпрыски (контрольный вариант). Саженцы были высажены по схеме 2×2.5 м, всего 16 деленок по 1 м² каждая. Факт нормальной перезимовки саженцев отмечали визуально согласно шкале зимостойкости с последующим фотографированием. Фиксировали число образовавшихся побегов возобновления и корневых отпрысков, измеряли высоту однолетних побегов и их диаметр, расстояние от саженца до корневых отпрысков. В процессе организации опыта руководствовались программой и методикой селекции ягодных культур (Программа и методика селекции..., 1980). Обработку полученных данных производили на персональном компьютере с использованием прикладных программ STATISTICA (Соколов и др., 2001; Боровиков, 2003).

Наблюдения за началом роста посаженных осенью саженцев начинали с ранней весны. Vegetация саженцев начиналась в апреле в разные сроки в зависимости от года исследования. Растения давали хорошие приросты практически из всех вегетативных почек (рисунок, а – з). На рисунке показаны различные виды побегов, давшие зеленые приросты, а некоторые саженцы уже образовали отводки. Этот факт свидетельствует об успешной перезимовке изучаемых растений. Саженцы, полученные с помощью верхушечных отводков, в опыте имели 100%-ную приживаемость.

В июле месяце наблюдали появление однолетних побегов (см. рисунок, а, з). В этом месяце начинали морфологический учет показателей. Измеряли высоту побегов и их толщину у поверхности почвы. Подсчитывали число однолетних побегов и измеряли расстояния от саженца (материнское растение) до этих побегов.

Результаты статистической обработки данных о высоте однолетних побегов представлены в табл. 1. После сентября рост саженцев заканчивался, поэтому данные октября аналогичны данным сентября и в таблице не приведены.

Данные, представленные в табл. 1, свидетельствуют о том, что средние значения высоты побегов растений, посаженных саженцами из верхушечных отводков, в середине июля были меньше, чем у таких же побегов у растений, посаженных корневыми отпрысками (разность составила -21.1 см). Различие достоверно по

первому порогу суждений ($p < 0.99$). В середине августа различие несколько увеличилось (разность -42.8 см; $p < 0.999$). В середине сентября различие немного сгладились (разность -35.2 см; $p < 0.99$).



а

б



в

г

Перезимовавший саженец, полученный из верхушечного отводка № 1 – 4 (а – г)

по побегов, но также и их числом. Число побегов замещения у растений контрольной группы варьировало от 1 до 2 на растение (в среднем 1.25 шт.). Число корневых отпрысков у этих же растений варьировало от 0 до 2 на растение (в среднем 1.1 шт.). Если учитывать все ушедшие в зиму однолетние побеги, то их число на одно растение составляет 2.35 штук.

Результаты измерений толщины зимующих побегов представлены в табл. 2. Толщина однолетних побегов растений, посаженных саженцами, полученными из верхушечных отводков, в середине июля была меньше, чем у растений, посаженных корневыми отпрысками (разность -0.14 см), однако это различие недостоверно ($p > 0.95$).

Различие толщины побегов в середине августа увеличивается (разность -0.28 см; $p < 0.999$). В середине сентября различие толщины побегов было почти таким же (-0.27 см) и достоверным ($p < 0.99$).

В табл. 3 приведены результаты измерений расстояний от материнских растений (саженцев) до корневых отпрысков.

Средние значения расстояний до корневых отпрысков в случае, когда саженцами были верхушечные отводки, меньше, чем если саженцами были корневые отпрыски (разность -7.44 см). Различие достоверно ($p < 0.99$).

Мощность развития куста малины характеризуется не только высотой и толщиной

ЭКОЛОГО-МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ РАСТЕНИЙ

Таблица 1

Сезонная динамика высоты побегов *R. idaeus* (2005 – 2007 гг.)

Саженцы	Середина июля	Середина августа	Середина сентября
Верхушечные отводки	25.8 ± 8.0 7–50	45.5 ± 8.4 7–85	63.7 ± 9.5 17–109
Корневые отпрыски	46.9 ± 3.9 9–75	88.3 ± 8.3 8–146	98.9 ± 10.5 6–202
Разность, см	-21.2	-42.8	-35.2
<i>t</i> -критерий Стьюдента	2.3*	3.6**	2.5*

Примечание. В числителе – средние значения и их ошибки, в знаменателе – лимиты.
* – $p < 0.05$; ** – $p < 0.01$.

Число побегов возобновления у растений опытной группы варьировало от 0 до 2 (в среднем 1 шт.). Число корневых отпрысков у растений опытной группы варьировало от 0 до 5 (в среднем 1.2 шт.). При учёте всех ушедших в зиму однолетних побегов выяснилось, что их число на одно растение составляет 2.2 шт.

Таблица 2

Сезонная динамика толщины побегов *R. idaeus* (2005 – 2007 гг.)

Саженцы	Середина июля	Середина августа	Середина сентября
Верхушечные отводки	0.46 ± 0.06 0.3–0.6	0.52 ± 0.05 0.3–0.7	0.58 ± 0.04 0.4–0.8
Корневые отпрыски	0.60 ± 0.03 0.3–0.9	0.80 ± 0.05 0.3–1.2	0.85 ± 0.06 0.3–1.6
Разность, см	-0.14	-0.28	-0.27
<i>t</i> -критерий Стьюдента	2.02	3.65**	3.59**

Примечание. В числителе – средние значения и их ошибки, в знаменателе – лимиты.
* – $p < 0.05$; ** – $p < 0.01$.

Очевидно, что по числу сформировавшихся в первый год жизни побегов растения малины, посаженные саженцами, полученными из верхушечных отводков, практически не уступают таковым, посаженным корневыми отпрысками.

В результате проведенной работы установлено, что саженцы *R. idaeus* L., являющиеся верхушечными отводками, имеют 100%-ную приживаемость и способны в первый год жизни образовывать однолетние побеги (то есть формировать кусты) в зависимости от экологических факторов, сложившихся в данный период.

Результаты исследований свидетельствуют о том, что при размножении верхушечными отводками *R. idaeus* L. в первый год жизни формирует кусты менее мощные с менее выраженными морфометрическими признаками, чем при посадке

Таблица 3

Расстояния до корневых отпрысков (2005 – 2007 гг.)

Саженцы	Средние значения и их ошибки
Верхушечные отводки	5.14 ± 0.77
Корневые отпрыски	12.58 ± 2.32
Разность, см	-7.44
<i>t</i> -критерий Стьюдента	3.30

корневыми отпрысками. Установлено, что в первый год жизни и в опытном, и в контрольном варианте образуется мало корневых отпрысков независимо от погодных условий в годы изучения.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Боровиков В.Б. STATISTICA. Искусство анализа данных на компьютере: Для профессионалов. 2-е изд. СПб.: Питер, 2003. 688 с.

Казаков И.В., Сидельников А.И., Степанов В.В. Ремонтантная малина в России. Челябинск: Сад и огород, 2007. 144 с.

Казаков И.В., Евдокименко С.Н. Малина ремонтантная. М.: Россельхозакадемия, 2006. 288 с.

Программа и методика селекции плодовых, ягодных и орехоплодных культур / Всесоюз. науч.-исслед. ин-т садоводства им. И.В. Мичурина. Мичуринск, 1980. 532 с.

Соколов И.Д., Шелихов П.В., Наумов С.Ю., Сыч Е.И. Компьютеризация агрономических и биологических расчетов. Луганск: Элтон-2, 2001. 134 с.

УДК 567.822(470.620+497.2)

**РАЗМЕРЫ КРАСНОБРУХОЙ ЖЕРЛЯНКИ *BOMBINA BOMBINA*
LINNAEUS, 1761 (AMPHIBIA, ANURA, DISCOGLOSSIDAE)
У ЮЖНОЙ ГРАНИЦЫ АРЕАЛА ВИДА**

Т.Ю. Пескова¹, Ж.М. Желев²

¹ *Кубанский государственный университет
Россия, 350040, Краснодар, Ставропольская, 149*

² *Пловдивский государственный университет
Болгария, Пловдив, Цар Асен, 24
E-mail: peskova@kubannet.ru*

Поступила в редакцию 18.09.09 г.

Размеры краснобрюхой жерлянки *Bombina bombina* Linnaeus, 1761 (Amphibia, Anura, Discoglossidae) у южной границы ареала вида. – Пескова Т.Ю., Желев Ж.М. – У южных границ ареала размеры тела краснобрюхой жерлянки наименьшие: на юго-западе (Болгария) максимальная длина тела 41.4 мм (самки) и 40.3 мм (самцы); на юго-востоке (Западное Предкавказье) – 45.0 мм (самцы и самки). На юго-западе видового ареала отмечено увеличение относительной длины конечностей краснобрюхой жерлянки по сравнению с другими частями ареала.

Ключевые слова: *Bombina bombina*, размеры тела, Болгария, Западное Предкавказье.

Body size of *Bombina bombina* Linnaeus, 1761 (Amphibia, Anura, Discoglossidae) near its habitat's southern border. – Peskova T.Yu. and Zhelev Zh.M. – The body sizes of *Bombina bombina* are the least ones near the southern border of its habitat. The maximum sizes (41.4 mm, females; 40.3 mm, males) are noted on the southwest of the habitat, and 45.0 mm (females and males) are on the southeast. In the southwest of the habitat, an increase in the relative leg length of *B. bombina* in comparison with other parts of the habitat is noted.

Key words: *Bombina bombina*, body size, Bulgaria, Western Ciscaucasus.

Исследование конституциональных особенностей популяций, по мнению С.С. Шварца (1966), является в экологической морфологии сильным средством анализа как межпопуляционных различий, так и реакций отдельных популяций на изменение условий среды.

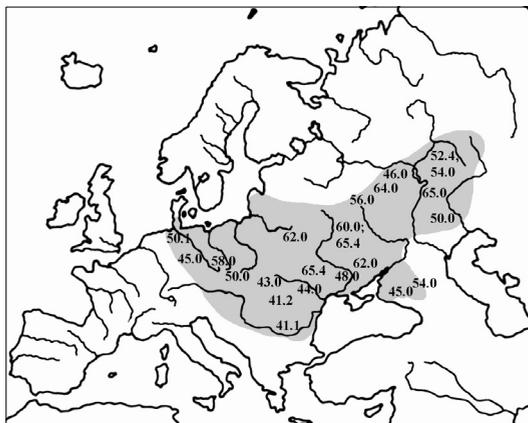
Судя по литературным данным (Банников и др., 1977; Кузьмин, 1999), южная граница ареала краснобрюхой жерлянки *Bombina bombina* Linnaeus, 1761 проходит по параллели 42 – 43° северной широты на западе и по параллели 45° (Западное и Центральное Предкавказье) на востоке. Цель данного исследования – анализ некоторых основных морфометрических показателей краснобрюхой жерлянки на южной границе ареала вида.

В нашем распоряжении были сборы жерлянок из Болгарии (33 половозрелые особи из заводей и мелких водоемов возле реки Дунай) и из Западного Предкавказья (34 половозрелые особи из окрестностей г. Краснодара и Республики Адыгея, непересыхающие водоемы). Мы провели стандартные промеры (длина тела L ., длина бедра F . и длина голени T .), а также рассчитали индексы L / F . и L / T . Все

полученные данные обработаны стандартными статистическими методами (Лакин, 1980). Достоверность различий данных по разным выборкам определяли с помощью критерия Стьюдента. Различия считали достоверными, если $t_{\text{факт}} \geq t_{\text{ст}}$ для 5%-ного уровня значимости. Для сравнения были использованы литературные данные по указанным выше показателям краснобрюхой жерлянки из других мест обитания, если в тексте был приведен соответствующий цифровой материал. Границы ареала краснобрюхой жерлянки приведены по W.-E. Engelmann с соавторами (1986).

А.Г. Банников с соавторами (1977), указывая максимальную длину тела этого вида 60.0 мм, добавляют, что с юго-запада на северо-восток размеры особей возрастают. С.Л. Кузьмин (1999) при сходном максимуме длины тела краснобрюхой жерлянки 61.0 мм, отмечает иные изменения размера тела в пределах ареала, а именно возрастание размеров взрослых жерлянок в юго-западном и северо-восточном направлениях.

Приведём свои и литературные данные по длине тела краснобрюхой жерлянки в разных частях видового ареала (рисунок).



Максимальная длина тела краснобрюхой жерлянки (мм) в разных частях видового ареала

максимальные размеры жерлянок составляют 50.0 – 58.0 мм (Лас, 1968, цит. по: Гаранин, 1971; Кучера, 2005; Пескова и др., 2007), а в Германии практически одинаковы с таковыми для земноводных с южных границ ареала вида – 45.0 мм (Frommhold, 1959, цит. по: Гаранин, 1971).

В северо-западной части ареала (Дания, Словакия, Чехия), как правило, максимальные размеры жерлянок составляют 50.0 – 58.0 мм (Лас, 1968, цит. по: Гаранин, 1971; Кучера, 2005; Пескова и др., 2007), а в Германии практически одинаковы с таковыми для земноводных с южных границ ареала вида – 45.0 мм (Frommhold, 1959, цит. по: Гаранин, 1971).

Проведенные нами анализ данных показал, что максимальных размеров (62.0 – 65.4 мм) жерлянки достигают в центральной части ареала – в Украине в бассейнах рек Южный Буг (Гончаренко, 1979) и Самара (Аврамова и др., 1977), а также в Белгородской области – 60.0 мм в естественных водоемах и 68.4 мм в отстойниках сахарного завода (Гоголева, 1984). У северных границ ареала достаточно большой разброс значений длины тела краснобрюхой жерлянки: от 46.0 мм в Мордовии (Ручин, Рыжов, 2003) до 50.0 мм в Беларуси (Пикулик, 1985) и до 56.0 – 64.0

РАЗМЕРЫ КРАСНОБРЮХОЙ ЖЕРЛЯНКИ *BOMBINA BOMBINA*

По литературным данным, на юго-западе ареала максимальные размеры в Румынии и Молдавии колеблются в пределах 41.2 – 44.0 мм (Стурген, Попович, 1961; Тофан, 1970), а несколько севернее – в Украинских Карпатах – 43.0 мм (Щербак, Щербань, 1980). По нашим данным, в Болгарии (южнее Румынии) максимальные размеры краснобрюхой жерлянки на берегу р. Дунай 41.4 мм.

На юго-востоке ареала, в Центральном Предкавказье максимальная длина тела краснобрюхой жерлянки – 54.0 мм (Высотин, Тертышников, 1988), а в Западном Предкавказье существенно меньше – 45.0 мм (наши данные). Д.А. Сторожилова (2002), сравнивая популяции краснобрюхой жерлянки из Калмыкии (юго-восток ареала вида) с популяциями из Поволжья (Саратовская область) и поймы р. Хопер, расположенных значительно севернее, отметила увеличение длины тела жерлянки к северу.

Таким образом, судя по приведенным цифрам, размеры краснобрюхой жерлянки возрастают по направлению к центру ареала по сравнению практически со всеми окраинами ареала. В итоге можно констатировать, что в целом закономерностей в изменении размеров краснобрюхой жерлянки, отмеченных как А.Г. Банниковым с соавторами (1977), так и С.Л. Кузьминым (1999), не наблюдается.

Данные по морфометрии краснобрюхой жерлянки у южных границ ареала приведены в табл. 1.

Таблица 1

Морфометрические параметры (мм) краснобрюхой жерлянки
на юге видового ареала (пределы, $M \pm m$)

Место обитания	Пол	Длина тела, <i>L.</i>	Длина бедра, <i>F.</i>	Длина голени, <i>T.</i>
Юго-запад ареала (Болгария)	Самцы (<i>n</i> = 18)	<u>31.4–40.3</u> 36.4±0.68	<u>12.6–14.7</u> 13.6±0.15	<u>11.5–13.5</u> 12.7±0.14
	Самки (<i>n</i> = 15)	<u>30.2–41.4</u> 36.5±0.98	<u>12.4–15.2</u> 13.8±0.22	<u>11.4–13.8</u> 12.8±0.20
	Критерий Стьюдента	0.08	0.75	0.41
Юго-восток ареала (Западное Предкавказье)	Самцы (<i>n</i> = 16)	<u>28.5–44.5</u> 37.8±0.86	<u>10.2–14.8</u> 12.1±0.32	<u>10.1–14.2</u> 11.0±0.44
	Самки (<i>n</i> = 18)	<u>31.9–45.0</u> 39.0±0.59	<u>9.8–15.0</u> 12.8±0.38	<u>9.1–14.7</u> 11.3±0.41
	Критерий Стьюдента	1.15	1.41	0.50

В водоемах вдоль р. Дунай по всем морфометрическим показателям статистически достоверных различий между самцами и самками не обнаружено, фактические значения критерия Стьюдента существенно ниже табличного значения для 5%-ного уровня ($t_{cr} = 2.04$).

Для жерлянок из Западного Предкавказья статистически достоверных различий морфометрических признаков для самцов и самок также нет (см. табл. 1), поэтому мы далее приводим данные по сводным выборкам (самцы и самки вместе) из каждой популяции.

В табл. 2 приведены значения длины тела и индексов длины конечностей краснобрюхой жерлянки из некоторых районов видового ареала, а в табл. 3 – величины критерия Стьюдента при сравнении этих морфометрических показателей.

Таблица 2

Некоторые морфометрические параметры краснобрюхой жерлянки (самцы и самки вместе) в разных частях видового ареала

№	Место обитания	Число особей, <i>n</i>	Длина тела, <i>L.</i> , мм	<i>L. / F.</i>	<i>L. / T.</i>
1	Юго-запад ареала – Болгария (наши данные)	33	36.4±0.56	2.66±0.05	2.87±0.08
2	Юго-запад ареала – Румыния (Стугрен, Попович, 1961)	28	41.2±0.66	3.10±0.06	3.07±0.10
3	Юго-восток ареала – Западное Предкавказье (наши данные)	34	38.3±0.77	3.11±0.10	3.42±0.13
4	Юго-восток ареала – Центральное Предкавказье (Высотин, Тертышников, 1988)	52	37.9±0.81	3.27±0.12	2.98±0.06
5	Центр ареала – Закарпатье и Прикарпатье (Щербак, Щербань, 1980)	65	42.1±0.53	3.17±0.05	3.18±0.10
6	Север ареала – Польша (Dobrowolska, 1973)	27	40.7±0.74	2.54±0.06	3.01±0.08
7	Северо-запад ареала – Дания (Пескова и др., 2007)	25	40.6±0.70	2.86±0.05	3.27±0.11

Из данных, приведённых в табл. 2 и 3, следует, что у болгарских жерлянок, обитающих на юго-западе ареала вида, длина тела статистически достоверно меньше по сравнению с жерлянками из всех сравниваемых мест обитания, кроме юго-восточных районов (Западное и Центральное Предкавказье): на южной границе ареала различия размеров жерлянок находится в пределах статистической ошибки ($t_{\text{факт}} = 1.99$ и 1.52 при $t_{\text{ст}} = 2.00$).

Таблица 3

Значения критерия Стьюдента при сравнении морфометрических показателей краснобрюхой жерлянки из водоемов Болгарии и из других частей ареала

Показатель	Место обитания краснобрюхой жерлянки					
	2*	3	4	5	6	7
Длина тела, <i>L.</i>	5.55**	1.99	1.52	7.39**	4.63**	4.68**
Индекс <i>L. / F.</i>	5.63**	4.02**	4.69**	7.21**	1.54	2.83**
Индекс <i>L. / T.</i>	1.56	3.60**	1.10	2.42**	1.24	2.94**

Примечание. * – цифры 2 – 7 соответствуют номеру места обитания в табл. 2; ** – различия достоверны для 5%-ного уровня значимости.

(индекс *L. / F.* соответственно меньше); кроме того, отмечено достоверное увеличение длины голени при сравнении с тремя выборками (индекс *L. / T.*, показывающий относительную величину голени земноводных, меньше).

Следовательно, при небольших линейных размерах тела у краснобрюхих жерлянок Болгарии мы можем констатировать увеличение относительной длины конечностей данного вида амфибий на юго-западе видового ареала.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аврамова О.С., Булахов В.Л., Константинова Н.Ф. Характеристика размножения бесхвостых амфибий в условиях Присамарья // Вопросы степного лесоведения и охраны природы. Днепропетровск: Изд-во Днепропетр. гос. ун-та, 1977. С.173 – 181.

Банников А.Г. Возрастной состав популяции и его динамика у *Vombina bombina* L. // Докл. АН СССР. 1950. Т. 70, № 1. С. 101 – 103.

Банников А.Г., Даревский И.С., Ищенко В.Г., Рустамов А.К., Щербак Н.Н. Определитель земноводных и пресмыкающихся фауны СССР. М.: Просвещение, 1977. 414 с.

РАЗМЕРЫ КРАСНОБРУХОЙ ЖЕРЛЯНКИ *BOMBINA BOMBINA*

Высотин А.Г., Тертышников М.Ф. Земноводные Ставропольского края // Животный мир Предкавказья и сопредельных территорий. Ставрополь: Изд-во Ставроп. гос. пед. ин-та, 1988. С. 87 – 121.

Гаранин В.И. К экологии краснобрюхой жерлянки // Природные ресурсы Волжско-Камского края. Казань: Изд-во Казан. гос. ун-та, 1971. Вып. 3. С.94 – 104.

Гоголева Н.П. Эколого-морфологическая характеристика амфибий искусственных водоемов // Проблемы региональной экологии животных в цикле зоологических дисциплин педвуза. Витебск: Изд-во Витеб. гос. пед. ин-та, 1984. Ч. 1. С.52 – 53.

Гончаренко А.Е. Зависимость размеров некоторых земноводных от их возраста // Вестн. зоологии. 1979, № 4. С.79 – 82.

Кузьмин С.Л. Земноводные бывшего СССР. М.: Т-во науч. изд. КМК, 1999. 298 с.

Кучера Я. Амфибии и рептилии Чешской Республики: краткие видовые очерки. Ч. 2 // Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии / Ин-т экологии Волжского бассейна РАН. Тольятти, 2005. Вып. № 8. С. 98 – 110.

Лакин Г.Ф. Биометрия. М.: Высш. шк., 1980. 293 с.

Мисюра А.Н., Марченковская А.А. Состояние популяций земноводных в условиях техногенного влияния // Вопросы герпетологии: Материалы Первого съезда Герпетологического о-ва им. А.М. Никольского. Пушино; М.: Изд-во МГУ, 2001. С. 197 – 200.

Панченко И.М. Структура популяций земноводных поймы реки Оки // Вопросы герпетологии. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1981. С. 100 – 101.

Пескова Т.Ю. Влияние антропогенных загрязнений среды на земноводных. Волгоград: Изд-во Волгогр. гос. пед. ун-та, 2001. 156 с.

Пескова Т.Ю., Бобровский В.В., Бахарев В.А. Сравнительно-географический анализ краснобрюхой и дальневосточной жерлянок из разных частей ареала // Современные экологические проблемы устойчивого развития Полесского региона и сопредельных территорий: наука, образование, культура: Материалы III Международ. науч.-практ. конф. Мозырь: Изд-во Мозыр. гос. пед. ун-та, 2007. Ч. 1. С. 190 – 193.

Пикулик М.М. Земноводные Белоруссии. Минск: Наука и техника, 1985. 192 с.

Ручин А.Б., Рыжов М.К. Распространение, морфологическая характеристика и питание краснобрюхой жерлянки в Мордовии // Третья конференция герпетологов Поволжья: Материалы регион. конф. / Ин-т экологии Волжского бассейна РАН. Тольятти, 2003. С. 75 – 77.

Сторожилова Д.А. Эколого-морфологический анализ популяционной структуры и изменчивости бесхвостых амфибий (Anphibia, Anura) северной части Нижнего Поволжья: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Самара, 2002. 19 с.

Стугрен В., Попович Н. Анализ изменчивости внешних признаков жерлянок Румынии // Зоол. журн. 1961. Т. 60, вып.4. С. 568 – 575.

Тофан В.Е. Экология и характер внутривидовой изменчивости жерлянок Молдавии // Учен. зап. Тираспол. пед. и-та. 1970. Т. 17. С. 27 – 36.

Шалдыбин С.Л. Возрастная и половая структура популяций бесхвостых амфибий // Природные ресурсы Волжско-Камского края. Казань: Изд-во Казан. гос. ун-та, 1976. Вып. 4. С. 112 – 117.

Шварц С.С. О роли эколого-морфологических исследований в развитии современной биологии // Зоол. журн. 1966. Т. 65, вып.9. С. 1296 – 1307.

Шляхтин Г.В., Табачишин В.Г., Завьялов Е.В., Табачишина И.Е. Животный мир Саратовской области: В 4 кн. Кн. 4. Амфибии и рептилии. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 2005. 116 с.

Щербак Н.Н., Щербань М.И. Земноводные и пресмыкающиеся Украинских Карпат. Киев: Наук. думка, 1980. 268 с.

Dobrowolska H. Bode-part proportions to the mode of locomotion in Anurans // Zoologica Poloniae. 1973. Vol. 23. P. 59 – 108.

Engelmann W.-E., Fritzsche J., Günther R., Obst F.J. Lurche und Kriechtiere Europas. Stuttgart: Ferdinand Enke Verlag, 1986. 420 s.

УДК 581.552.52(470.44)

ПЕРВИЧНАЯ ПРОДУКЦИЯ И ЗАПАСЫ ОРГАНИЧЕСКОГО УГЛЕРОДА В ОСНОВНЫХ ЛЕСНЫХ ФИТОЦЕНОЗАХ НАЦИОНАЛЬНОГО ПАРКА «ХВАЛЫНСКИЙ»

С.Н. Поликанов, В.А. Болдырев, Т.Н. Давиденко

*Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского
Россия, 410012, Саратов, Астраханская, 83
E-mail: boldyrevva@info.sgu.ru*

Поступила в редакцию 28.12.09 г.

Первичная продукция и запасы органического углерода в основных лесных фитоценозах Национального парка «Хвалынский». – Поликанов С.Н., Болдырев В.А., Давиденко Т.Н. – Представлены результаты исследования запаса фитомассы, органического углерода и первичной продукции основных лесных фитоценозов Национального парка «Хвалынский». Показано, что наиболее распространенные варианты растительных сообществ парка характеризуются значительным разнообразием структурных и видовых компонентов, однако общий запас их фитомассы сходен. Наибольшие запасы органического углерода (как и фитомассы) сосредоточены в дубравах, что связано с относительно высокими значениями среднего запаса фитомассы и площадью территории, занятой дубравами. Максимальные показатели годового прироста (первичной продукции) отмечены в сосняках, что согласуется со средним годовым приростом в этих фитоценозах и достаточно значительной площадью территории, занятой сосняками.

Ключевые слова: запас фитомассы, первичная продукция, сосняки, дубравы, липняки, кленовики, Саратовская область.

Primary production and organic carbon stocks in basic forest phytocenoses in the Khvalynskiy National Park. – Polikanov S.N., Boldyrev V.A., and Davidenko T.N. – The paper presents the results of our study of the stock of phytomass, organic carbon and primary production in the basic forest phytocenoses of the Khvalynskiy National Park (Saratov region). The most abundant variants of plant communities in the park are shown to be characterized by a significant variety of their structural and specific components, however, the total stock of their biomass is similar. The maximum stocks of organic carbon (as well as phytomass) are concentrated in oak forests, which is due to relatively high values of the average stock of phytomass and the area of the territory occupied by such forests. The maximum indices of annual increase (of primary production) are noted in pine forests, which is in agreement with the average annual increase in these phytocenoses and the quite large area of the territory occupied by pine forests.

Key words: phytomass stock, primary phytomass, oak forest, linden forest, pine forest, maple forest, Saratov region.

В настоящее время большое внимание уделяется проблемам, связанным с глобальным изменением климата и увеличением поступления парниковых газов в атмосферу. Среди парниковых газов первостепенное значение имеет диоксид углерода, ассимилирующийся зелеными растениями. Особую роль в снижении концентрации парниковых газов в атмосфере играют лесные фитоценозы, отличающиеся высокой организованностью, возобновляемостью, длительным периодом удержания углерода (Исаев и др., 1993). Основное значение в определении этого

ПЕРВИЧНАЯ ПРОДУКЦИЯ И ЗАПАСЫ ОРГАНИЧЕСКОГО УГЛЕРОДА

уровня имеют такие показатели, как запас надземной фитомассы, запас органического углерода и годовой прирост компонентов фитоценоза.

Целью настоящего исследования являлась оценка запаса фитомассы основных типов лесных фитоценозов Национального парка «Хвалынский» (НПХ), расположенного в северной части саратовского Правобережья. НПХ является уникальным природным комплексом, лесопокрытая площадь которого составляет 92.4% от всей площади парка. Для изучения были выбраны ассоциации сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.), дуба черешчатого (*Quercus robur* L.) и липы мелколистной (*Tilia cordata* Mill.), которые являются основными лесообразующими породами, а также ассоциации клена остролистного (*Acer platanoides* L.), доля участия которого в сообществах в качестве содоминанта значительно увеличилась в последнее время (Болдырев, Невский, 2000).

Запас фитомассы рассчитывался для каждого дерева отдельно. Для этого в каждом сообществе на учетных площадках (20 × 20 м) проводилось определение видовой принадлежности, высоты, диаметра стволов древостоя с использованием стандартных методик (Сукачев, 1964; Лесотаксационный справочник, 1973; Уткин, 1975; Корчагин, 1976; Тарасов, 1981). Для оценки запасов фитомассы древостоя и годового прироста использовались пересчетные коэффициенты (Болдырев, 1988). Определение надземной фитомассы подроста и кустарников проводили взвешиванием модельных экземпляров в сыром и абсолютно сухом состоянии. Для учета надземной фитомассы травяного яруса в каждом фитоценозе травостой срезался на 10-ти площадках в 1 м² (Базилевич и др., 1978), затем из каждой пробы отбиралась навеска, которую доводили до постоянной массы при 105°C. Для оценки запаса углерода, после предварительного определения фракций фитомассы, проводилась конверсия фракций в углерод по значениям 0.5 для древесных частей растений и 0.45 для листьев, хвои и трав (Уткин и др., 2005).

Названия видов сосудистых растений приводятся по «Флоре средней полосы Европейской части СССР» (Маевский, 1964) с изменениями по сводке С.К. Черпанова (1995).

Лесные растительные сообщества НПХ характеризуются значительным структурным и видовым разнообразием. Наиболее распространенными вариантами сосняков являются приземистоосоковый и мертвопокровный.

Сосняк приземистоосоковый отличается монодоминантностью древостоя, средняя высота древостоя 14.5 м. Подрост отсутствует, в подлеске вишня степная (*Cerasus fruticosa* Pall.), густота и высота кустарников незначительна. В травостое доминируют осока приземистая (*Carex supina* Willd. ex Wahlenb.), пырей промежуточный (*Elytrigia intermedia* (Host) Nevski), ветреница лесная (*Anemone sylvestris* L.). Средняя высота травостоя 21.5 см. Общее проективное покрытие (ОПП) составляет 35%.

Сосняк мертвопокровный характеризуется незначительным присутствием в древостое клена остролистного, средняя высота 13.3 м, характеризуется выравниваемостью. В подросте присутствует клен остролистный, густота которого значительна – 21000 экз./га. В подлеске лещина обыкновенная и крушина ломкая (*Frangula alnus* Mill.), густота которых незначительна. В травостое купена лекарственная,

василисник малый (*Thalictrum minus* L.), вязель разноцветный (*Securigera varia* (L.) Lassen). Средняя высота травостоя 17.8 см, ОПП 3%.

Наиболее распространенные варианты дубрав – дубрава ландышевая и дубрава коротконожковая. Дубрава ландышевая характеризуется незначительной высотой древостоя (в среднем 11.1 м). Древостой монодоминантен, характерна относительная выравненность деревьев по высоте. В подросте отмечен клен остролистный и осина (*Populus tremula* L.). Средняя густота подроста составляет 13600 экз./га при неравномерном его распределении по площадке. Кустарниковый ярус сложен бересклетом бородавчатым (*Euonymus verrucosa* Scop.) и боярышником волжским (*Crataegus volgensis* Pojark.), характеризуется значительной густотой и высотой (до 2.5 м). В травостое обильны ландыш майский (*Convallaria majalis* L.), купена лекарственная (*Polygonatum odoratum* (Mill.) Druce) и мятлик дубравный (*Poa nemoralis* L.). Травостой невысокий (в среднем 18.5 см), ОПП 42%.

Дубрава коротконожковая также характеризуется незначительной высотой древостоя (13.1 м) и его монодоминантностью. Подрост представлен кленом остролистным и кленом татарским (*Acer tataricum* L.), при средней густоте 11000 экз./га. В подлеске бересклет бородавчатый, боярышник волжский, роза собачья (*Rosa canina* L.), распределение кустарников по площадке неравномерно. Доминанты травостоя – коротконожка перистая (*Brachypodium pinnatum* (L.) see Palisot), мятлик дубравный, ландыш майский, осока соседняя (*Carex contigua* Hoppe in Sturm), единичные экземпляры лазурника трехлопастного (*Laser trilobum* (L.) Borkh.) и дремлика широколистного (*Epipactis helleborine* (L.) Crantz). Средняя высота травостоя 28 см, ОПП 48%.

Наиболее распространены среди липняков волосистоосоковый и ландышево-осоковый.

Липняк волосистоосоковый отличается монодоминантностью, высота древостоя варьирует от 12 до 19 м (в среднем 15.6 м). Подрост представлен кленом остролистным, вязом шершавым (*Ulmus scabra* Mill.), рябиной обыкновенной (*Sorbus aucuparia* L.), распределение по площадке неравномерно, средняя густота 8100 экз./га. В кустарниковом ярусе лещина обыкновенная (*Corylus avellana* L.) и бересклет бородавчатый, характеризуется незначительной густотой и высотой до 3.5 м. В травостое доминирует осока волосистая (*Carex pilosa* Scop.), обильны ландыш майский, копытень европейский (*Asarum europaeum* L.), сныть обыкновенная (*Aegopodium podagraria* L.), ясменник пахучий (*Galium odoratum* (L.) Scop.). Средняя высота травостоя 27.4 см, ОПП 78%.

Липняк ландышево-осоковый характеризуется незначительным присутствием клена в древостое, высота которого значительно варьирует (от 7 до 17 м), в среднем 13.5 м. В подросте клен остролистный, липа сердцелистная, вяз шершавый. Густота подроста незначительна (2900 экз./га). В подлеске лещина обыкновенная и бересклет бородавчатый, густота его незначительная, высота варьирует от 30 до 350 см. Травостой сложен осокой волосистой, ландышем майским, снытью обыкновенной, ясменником пахучим, коротконожкой перистой. Средняя высота травостоя 24 см, ОПП 77%.

Наиболее распространенными вариантами кленовников являются ландышевый и снытевый.

ПЕРВИЧНАЯ ПРОДУКЦИЯ И ЗАПАСЫ ОРГАНИЧЕСКОГО УГЛЕРОДА

Кленовник ландышевый отличается незначительным участием дуба в древостое, высота древесного яруса варьирует от 10 до 20 м, в среднем 17.5 м. Подрост представлен кленом остролистным при значительной густоте (24000 экз./га). Подлесок отсутствует. В травостое обильны ландыш майский, сочевичник весенний (*Lathyrus vernus* (L.) Bernh.), осока соседняя. Средняя высота травяного яруса 21 см, ОПП 55%.

Кленовник снытевый характеризуется монодоминантностью древостоя, высота которого значительно варьирует (от 7 до 22 м), в среднем 18.4 м. В подросте – клен остролистный, густота которого значительна – до 157500 экз./га. В подлеске лещина обыкновенная, характеризующаяся незначительной густой и высотой от 45 до 150 см. В травостое сныть обыкновенная, ландыш майский, осока волосистая, ясменник пахучий. Средняя высота травяного яруса 27.5 см, ОПП 81%.

Несмотря на значительное видовое разнообразие изученных сообществ, общий запас их фитомассы характеризуется относительно сходным уровнем (табл. 1).

Таблица 1

Запасы фитомассы и углерода компонентов фитоценозов по фракциям

Фитоценозы	Формула древостоя	Густота древостоя, экз./га	Запасы фитомассы и органического углерода, ц/га					
			древостой	кустарники	подрост	травостой	общий запас	годовой прирост древостоя
Сосняк приземистоосоковый	10С	1150	1708	0.7	нет	0.9	1709.6	221.1
			843	0.3	нет	0.4	843.7	99.5
Сосняк мертвопокровный	10С, ед. Кл. остр.	2650	4185	0.4	8.8	нет	4194.2	541.6
			2066	0.2	3.9	нет	2069.7	243.7
Дубрава ландышевая	10Д, ед. Кл. остр.	1125	1968	1.0	1.97	1.9	1972.9	95.5
			979	0.5	0.9	0.9	981.2	43.0
Дубрава коротконожковая	10Д	1100	3363	0.3	0.4	1.5	3365.3	176.0
			1672	0.1	0.2	0.7	3365.3	79.2
Липняк волосистоосоковый	10Л ед. Д.Кл. остр.	1771	2168	1.5	0.7	1.8	2172.0	88.3
			1079	2.3	0.3	0.8	1080.8	39.7
Липняк ландышево-осоковый	9Л1Кл. остр. ед. Д	2350	1933	5.1	0.3	1.3	1939.7	78.3
			962	0.3	0.1	0.6	965.0	35.2
Кленовник ландышевый	9Кл. остр. 1Д	1700	2666	нет	0.4	1.6	2668.0	190.7
			1323	нет	0.2	0.7	1323.9	85.8
Кленовник снытевый	10Кл. остр.	1475	3499	нет	нет	3.0	3502.0	252.5
			1736	нет	нет	1.4	3502.0	113.6

Примечание. В числителе – запасы фитомассы, в знаменателе – запасы органического углерода.

Основной вклад в запасы фитомассы вносит древесный ярус. В большинстве сообществ диаметр стволов характеризуется близкими значениями (15 – 18 см), поэтому определяющим показателем является густота древостоя.

Запас фитомассы подроста и подлеска отличается значительной вариабельностью в разных фитоценозах, при этом кленовники характеризуются самыми низкими их значениями. В дубравах и липняках сильный размах значений запаса фитомассы подроста определяется значительной дифференциацией его по высоте и неравномерной экземплярной насыщенностью на разных участках. Наибольший вклад в высокие значения фитомассы подроста в сосняке мертвопокровном, дубраве ландышевой и липняке волосистоосоковом вносит клен остролистный, долевое участие которого в составе яруса может достигать 80 – 90%.

Для травяного яруса отмечаются сходные значения запасов фитомассы, что связано с близкими значениями ОПП видов и средней высоты.

Наибольшее значение годового прироста отмечается в сосняках, что обусловлено густотой древостоя и высокой долей (до 18% от массы в коре), приходящейся на хвою и зеленые побеги, участвующие в процессе фотосинтеза. Наименьшее значение годового прироста (5%) отмечено для липы мелколистной, что закономерно отражается на первичной продукции липовых фитоценозов, несмотря на значительную густоту древостоя. Клен остролистный и дуб черешчатый имеют промежуточное значение этого показателя 8 – 10%, что соответствует среднему значению годового прироста. Для кленовника снытевого значение первичной продукции близко к показателям сосновых фитоценозов, что связано с близкими значениями высоты и диаметра стволов древостоя.

Исходя из полученных данных по запасам фитомассы в изученных сообществах, нами проведен расчет общего запаса фитомассы и годового прироста с учетом долевого соотношения основных лесообразователей в формировании всей лесопокрытой площади НПХ.

Таблица 2

Запасы фитомассы (органического углерода) и первичной продукции основных формаций НПХ, 10³ т

Формация	Площадь территории, га	Запас фитомассы	Первичная продукция
Липняки	7447	$\frac{1531}{762}$	$\frac{62}{28}$
Дубравы	7141	$\frac{1906}{948}$	$\frac{97}{44}$
Сосняки	6033	$\frac{1781}{879}$	$\frac{230}{104}$
Кленовники	361	$\frac{111}{55}$	$\frac{8}{4}$

Примечание. В числителе – запасы фитомассы, в знаменателе – запасы органического углерода.

На территории НПХ по данным лесоустройства 1994 г. преобладают леса с доминированием в древостое липы мелколистной (табл. 2). Несмотря на значительную площадь, занятую липняками, запасы фитомассы, органического углерода и первичной продукции невелики, что связано с низкими значениями массы древесины и годового прироста. Запас фитомассы и органического углерода дубрав максимален из всех исследованных формаций, что объясняется значительной массой древесины. Самыми высокими значениями показателей первичной продукции характеризуются сосняки, это связано с высокой долей хвои и зеленых побегов от массы стволов в коре. Клен остролистный на территории НПХ встречается во многих фитоценозах, но площадь лесов, где он

ПЕРВИЧНАЯ ПРОДУКЦИЯ И ЗАПАСЫ ОРГАНИЧЕСКОГО УГЛЕРОДА

является доминантом, невелика, поэтому запас фитомассы для данного лесообразователя, несмотря на высокие значения в изученных фитоценозах, меньше, чем для других пород.

Таким образом, наиболее распространенные варианты растительных сообществ НПХ характеризуются значительным разнообразием структурных и видовых компонентов, однако общий запас их фитомассы сходен. Обусловлено это относительной выравненностью по высоте и показателям диаметра стволов, древесного яруса, вносящего наибольший вклад в значения суммарного запаса фитомассы (запаса углерода) и годового прироста. Однако, если учитывать распределение площади территории НПХ между фитоценозами преобладающих лесных пород, то можно сделать следующий вывод. Наибольшие запасы органического углерода (как и фитомассы) сосредоточены в дубравах, что связано с относительно высокими значениями среднего запаса фитомассы и площадью территории, занятой дубравами. Наибольшие показатели годового прироста (первичной продукции) отмечены в сосняках, что согласуется со средним годовым приростом в этих фитоценозах и достаточно значительной площадью территории, занятой сосняками.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Базилевич Н.И., Титлянова А.А., Смирнов В.В., Родин Л.Е., Нечаева Н.Т., Левин Ф.И. Методы изучения биологического круговорота в различных природных зонах. М.: Мысль, 1978. 184 с.

Болдырев В.А. К изучению запасов фитомассы древостоя в нагорных лесах Саратовского Правобережья // Вопросы лесной экологии, биоценологии и охраны природы в степной зоне. Куйбышев: Изд-во Куйбыш. гос. пед. ин-та, 1988. С. 11 – 14.

Болдырев В.А., Невский С.А. Влияние орографических и эдафических факторов на жизненное состояние древостоев нагорных лесов Саратовского Правобережья // Докл. Рос. академии естеств. наук. Поволж. межрегион. отд-ние. Саратов, 2000. Вып. 2. С. 51 – 56.

Исаев А.С., Коровин Г.Н., Уткин А.И., Пряжников А.А., Замолодчиков Д.Г. Оценка запасов и годичного депонирования углерода в фитомассе лесных экосистем России // Лесоведение. 1993. № 5. С. 3 – 10.

Корчагин А.А. Строение растительных сообществ // Полевая геоботаника. Л.: Наука. Ленингр. от-ние, 1976. Т. 5. С. 7 – 320.

Лесотаксационный справочник. М.: Лесн. пром-сть, 1973. 208 с.

Маевский П.Ф. Флора средней полосы Европейской части СССР. Л.: Колос, 1964. 880 с.

Сукачев В.Н. Основные понятия лесной биогеоценологии // Основы лесной биогеоценологии. М.: Наука, 1964. С. 5 – 49.

Тарасов А.О. Руководство к изучению лесов юго-востока Европейской части СССР. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 1981. 102 с.

Уткин А.И. Биологическая продуктивность лесов (методы изучения и результаты) // Лесоведение и лесоводство. М.: ВИНТИ АН СССР, 1975. Т. 1. С. 9 – 189.

Уткин А.И., Замолодчиков Д.Г., Гульбе Т.А., Гульбе Я.И., Милова О.В. Зависимые от фитомассы предикторы надземной чистой первичной продукции насаждений основных лесобразующих пород России // Сиб. экол. журн. 2005. Т. 12, № 4. С. 707 – 715.

Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб.: Мир и семья, 1995. 992 с.

ХРОНИКА

МЕЖРЕГИОНАЛЬНАЯ КОНФЕРЕНЦИЯ «МАЛЫЕ РЕКИ ЧУВАШИИ: ЭКОЛОГИЧЕСКОЕ СОСТОЯНИЕ И ПЕРСПЕКТИВЫ РАЗВИТИЯ»

Одним из важнейших для человечества ресурсов является пресная вода. В современных условиях важно не только наличие данного ресурса, но и его качественные характеристики. Состояние большей части поверхностных водных объектов суши определяется водами ручьев, рек и малых рек, участвующих в их формировании. В связи с этим изучение малых рек и окружающих их ландшафтов является актуальной задачей экологических, географических и геологических исследований. Несмотря на данное обстоятельство, ощущается недостаточность уделяемого упомянутому вопросу внимания. Это, в частности, прослеживается по тематикам конференций, лишь немногие из которых посвящены обобщению данных о наземных водотоках.

Свой вклад в развитие данной области исследований внесла состоявшаяся 28 ноября 2009 г. в г. Чебоксары межрегиональная конференция «Малые реки Чувашии: экологическое состояние и перспективы развития». Конференция проходила на базе Чувашского государственного педагогического университета им. И.Я. Яковлева и явилась завершающим этапом проекта «Чистые берега малых рек Чувашии», реализованного при всесторонней поддержке Министерства природных ресурсов и экологии Чувашской Республики.

На конференции были обсуждены следующие вопросы.

1. Геоэкологическая характеристика водосборов малых рек. При рассмотрении особенностей водосборных территорий основное внимание докладчиками было уделено эрозивно-руслowym процессам, проблеме смывности почв.

2. Особенности гидрологического и гидрохимического режимов малых рек. В докладах были отражены вопросы формирования химического состава рек в карстовых районах (Мусин А.Г., Биктимиров Н.М. (*Татарский государственный гуманитарно-педагогический университет*)), миграции ряда химических элементов в реках (Авандеева О.П. с соавторами (*Чувашский государственный университет им. И.Н. Ульянова*)) и влияния на эти процессы антропогенной нагрузки (Кочеткова М.Ю., Чекмарева Н.А. (*Центр лабораторного анализа и технических измерений по ПФО*)), а также охарактеризованы гидрологические особенности рек региона (преимущественно рек бассейна р. Свияга – Кубня, Цильна, Бездна и др.).

3. Состав, структура и функционирование экосистем малых рек. Помимо результатов изучения структуры сообществ фитопланктона (Тарасова Н.Г. (*Институт экологии Волжского бассейна РАН*)), макрофитов (Красильникова Н.С. (*Ульяновский государственный университет*)), макрозообентоса (Подшивалина В.Н., Терентьева А.А. (*Чувашский государственный педагогический университет им. И.Я. Яковлева*)) и крупных позвоночных, были освещены вопросы их функционирования

в разных условиях. Последнее нашло свое отражение в работе Козлова В.А. с соавторами (*Чувашский государственный педагогический университет им. И.Я. Яковлева*), в которой показаны возможности использования *Euchornia crassipes* для очистки сточных вод, вод прудов и малых рек Чувашской Республики преимущественно от органических и содержащих тяжелые металлы примесей при разных условиях.

4. Экологический мониторинг и охрана малых рек. Материалы, посвященные данной тематике, содержали результаты мониторинговых наблюдений за качеством вод рек гидрохимическими методами (Григорьева И.Л., Комиссаров А.Б. (*Иваньковская НИС УРАН Институт водных проблем РАН*)), а также методами биоиндикации с использованием сообществ зоопланктона и макрозообентоса. Также благодаря индикаторному уран-изотопному методу показано (Иванов А.Ф. с соавторами (*Научно-исследовательский институт геологических и геоэкологических проблем*)), что важно отслеживать и разделять антропогенное и природное загрязнение вод малых рек.

5. Формирование экологической культуры. Представленные доклады отражали как общие вопросы формирования экологической культуры на базе школ, внешкольных учреждений, вузов, так и значимость отдельных экологических проектов в этом процессе.

Первоначально конференция планировалась как региональная, посвященная обсуждению водных ресурсов Чувашской Республики. Однако уже на подготовительном этапе по присланным для участия материалам четко прослеживалась тенденция к расширению ее границ и повышению статуса, поскольку сток многих рек формируется на территории граничащих с Чувашией регионов. Так, на конференцию помимо работ от авторов из Чувашской Республики были представлены материалы по малым рекам Среднего Поволжья от исследователей из Республики Татарстан, Самарской, Нижегородской, Ульяновской и Тверской областей. Основную массу докладов подготовили ученые из вузов г. Чебоксары и г. Казань. Особо следует отметить, что конференция вызвала повышенный интерес и у различных государственных организаций, в той или иной степени занимающихся мониторингом речных ландшафтов (Территориальный фонд информации по Приволжскому федеральному округу (филиал по Чувашской Республике), Центр лабораторного анализа и технических измерений по Приволжскому федеральному округу), научно-исследовательских институтов (НИИ геологических и геоэкологических проблем, Институт экологии Волжского бассейна РАН, Иваньковская научно-исследовательская станция Института водных проблем РАН), представители которых приняли активное участие в обсуждении вопросов, касающихся формирования качества вод малых рек.

Особое место заняли сообщения представителей охраняемых природных территорий (Государственный природный заповедник «Присурский», Национальный парк «Чаваш вармане») об истории и практике мониторинга малых рек с использованием традиционных и более современных GPS-технологий и космоснимков.

По результатам работы конференции ее участниками была принята резолюция, в которой, в частности, было отмечено следующее:

1. Информация о состоянии водосборов и гидробиологических характеристиках крайне скудна (особенно в отношении изученности альгофлоры и ихтиофауны). Исследованиями охвачены преимущественно средние и крупные реки региона, большинство малых рек остаются вне поля зрения. Накоплен большой массив данных о гидрохимическом и гидрологическом режимах рек. В связи с этим необходимо продолжить и расширить мониторинговые исследования малых рек на территории Чувашии и за ее пределами.

2. Необходимо обратить внимание компетентных ведомств на критическое состояние некоторых малых рек Чувашской Республики и соседствующих регионов.

3. Рекомендовать издание монографии, в которую должны войти интегрированные данные о состоянии и динамике изменений малых рек Чувашской Республики.

4. Целесообразно осуществлять регулярное (каждые два-три года) проведение конференций по изучению малых рек региона, поскольку это позволяет специалистам из разных областей науки всесторонне обсудить проблему состояния и качества вод малых рек и укрепляет научное сотрудничество.

5. Выразить благодарность Министерству природных ресурсов и экологии Чувашской Республики и Чувашскому государственному педагогическому университету за поддержку в подготовке и проведении конференции.

Материалы конференции легли в основу одноименного сборника (Малые реки Чувашии: экологическое состояние и перспективы развития: Материалы докладов межрегиональной научной конференции. Чебоксары: Изд-во «Листок», 2009. 160 с.). С его содержанием можно ознакомиться в библиотеках вузов и профильных организаций г. Чебоксары.

В.Н. Подшивалина, С.С. Максимов

Чувашский государственный педагогический
университет им. И.Я. Яковлева
Россия, 428000, г. Чебоксары, ул. К. Маркса, 38
E-mail: vpodsh@newmail.ru