



СОДЕРЖАНИЕ

Бехтари Б., Голезани Хассеми К., Насаб Мохаммади Даббах А., Салмаси Зехтабе С., Тоорчи М. Влияние дефицита влаги на содержание масла и белка в семенах сои (<i>Glycine max</i> L.)	247
Бондаренко А. С., Замотайлов А. С. Жизненные циклы некоторых массовых видов жужелиц (Coleoptera, Carabidae) нагорной части Северо-Западного Кавказа	256
Генкал С. И., Бондаренко Н. А. Диатомовые водоросли горных озёр Джергинского заповедника (Прибайкалье). 2. Pennatophyceae	266
Горбунов М. Ю. Вертикальное распределение бактериохлорофиллов в гумозных озёрах Волжско-Камского заповедника (Республика Татарстан)	280
Димеева Л. А. Отражение экосистемного разнообразия на картах среднего масштаба	294
Дурнова Н. А., Воронин М. Ю., Сухова Е. И. Биотопическая приуроченность перифитонных хирономид (Diptera, Chironomidae) в водоёмах Саратовской области	304
Золотухин А. И., Овчаренко А. А., Занина М. А., Шаповалова А. А. Эколого-ценотическая характеристика и динамика пойменных дубрав Прихопёрья	314
Капитальчук М. В., Капитальчук И. П., Голубкина Н. А. Аккумуляция и миграция селена в компонентах биогеохимической цепи «почва – растения – человек» в условиях Молдавии	323
Кочанов С. К., Селиванова Н. П. Структура орнитофауны Верхней Печоры	336
Кулаков Д. В., Иванчев В. П., Крылов А. В. Влияние продуктов жизнедеятельности околоводных птиц на зоопланктон литорали малых озёр (бассейн р. Ока) ..	344
Матвеев Н. М. К методологии использования флористического состава лесонасаждений для оценки их биотопов в степной зоне	352
Мельников В. Н., Гриднева В. В. Посттехногенные сукцессии орнитокомплексов Восточного Верхневолжья. Ч. I. Динамика орнитофауны на начальных этапах сукцессии лесной растительности после сплошнолесосечных рубок	361
Окулова Н. М., Калинин Е. В., Миронова Т. А., Сапельников С. Ф., Егоров С. В., Власов А. А., Майорова А. Д. К экологии полевой мыши (<i>Apodemus agrarius</i> Pall.) в лесостепном Черноземье. II. Биотопы и питание	370
Осипов В. В. Влияние средопреобразующей деятельности речного бобра <i>Castor fiber</i> L. на рыбные ассоциации малых рек заповедника «Приволжская лесостепь»	378
Стерлигова О. П., Китаев С. П., Ильмаст Н. В., Комулайнен С. Ф., Кучко Я. А., Павловский С. А., Савосин Е. С. Состояние заливов Онежского озера при товарном выращивании радужной форели	386



CONTENTS

Behtari B., Golezani Ghassemi K., Nasab Mohammadi Dabbagh A., Salmasi Zehatabe S., and Toorchi M. Oil and protein response of soybean (*Glycine max* L.) seeds to water deficit 247

Bondarenko A. S. and Zamotaylov A. S. Life cycles of some prevalent species of the ground beetles (Coleoptera, Carabidae) in the Northwest Caucasus Mountains 256

Genkal S. I. and Bondarenko N. A. Diatom algae in mountain lakes of the Dzherginskii reserve (the Baikal region). 2. Pennatophyceae 266

Gorbunov M. Yu. Vertical distribution of bacteriochlorophylls in humic lakes of the Volga-Kama National biosphere reserve (Tatarstan Republic) 280

Dimeyeva L. A. Ecosystematic diversity reflection in medium-scale maps 294

Durnova N. A., Voronin M. Yu., and Sukhova E. I. Biotopical distribution of periphytic chironomids (Diptera, Chironomidae) in water reservoirs of the Saratov region 304

Zolotukhin A. I., Ovcharenko A. A., Zanina M. A., and Shapovalova A. A. Ecenotic characteristics and dynamics of flood-land oak-groves in the Khoper riverside 314

Kapitalchuk M. V., Kapitalchuk I. P., and Golubkina N. A. Selenium accumulation and migration in components of the biogeochemical soil – plants – man food chain in Moldova 323

Kochanov S. K. and Selivanova N. P. Avifauna structure in the Upper Pechora region 336

Kulakov D. V., Ivanchev V. P., and Krylov A. V. Influence of the vital activity products of semi-aquatic birds on the small lake littoral zooplankton (the Oka river basin) 344

Matveev N. M. Concerning the methodology of using floristic structure of afforestations for biotope characteristics in steppe 352

Melnikov V. N. and Gridneva V. V. Post-technogenic successions of the ornitho-complexes of the Eastern Upper-Volga region. Part I. Avifauna dynamics at initial succession stages of forest vegetation after continuous wood-cutting-area felling 361

Okulova N. M., Kalinkina E. V., Mironova T. A., Sapelnikov S. F., Yegorov S. V., Vlasov A. A., and Mayorova A. D. On the ecology of Field Mouse (*Apodemus agrarius* Pall.) in the forest-steppe Black Earth region. II. Biotopes and nutrition 370

Osipov V. V. Influence of environment-transforming activity of river beaver *Castor fiber* L. on the fish associations of small rivers in the Privolzhskaya Lesostep reserve 378

Sterligova O. P., Kitayev S. P., Ilmast N. V., Komulainen S. F., Kuchko Ya. A., Pavlovsky S. A., and Savosin E. S. Status of Onega Lake bays affected by commercial rainbow trout cultivation 386

УДК 633.34(55)

OIL AND PROTEIN RESPONSE OF SOYBEAN (*GLYCINE MAX* L.) SEEDS TO WATER DEFICIT

B. Behtari¹, **K. Ghassemi Golezani**², **A. Dabbagh Mohammadi Nasab**²,
S. Zehtabe Salmasi², and **M. Toorchi**²

¹ *Department of Crop Ecology, Faculty of Agronomy, University of Tabriz
Av. Daneshgah, Tabriz, Iran*

E-mail: behtari@live.com

² *Department of Agronomy and plant Breeding, Faculty of Agriculture,
Tabriz University, Tabriz, Iran*

Поступила в редакцию 05.08.09 г.

Влияние дефицита влаги на содержание масла и белка в семенах сои (*Glycine max* L.). – Бехтари Б., Хасеми Голезани К., Даббах Мохаммади Насаб А., Зехтабе Салмаси С., Тоорчи М. – В 2004 г. в опытном хозяйстве сельскохозяйственного факультета Тебризского университета (Иран) на опытных и контрольных участках были проведены эксперименты по рандомизированному плану в трех повторностях. В полевых условиях исследовано влияние ограниченный полива на накопление масла и белка в семенах двух сортов сои (Zane и Hack). Для экспериментальных и контрольных участков двух культурных сортов сои были установлены режимы полива I_1 , I_2 , I_3 и I_4 , которые определяли на основании общего испарения из лотка 60 ± 3 , 80 ± 3 , 100 ± 3 и 120 ± 3 мм соответственно (класс А). Стадии созревания семян сравнивались как отдельные выборки. Результаты показали, что доли масла и белка в семенах разных урожаев значимо не зависели от режима полива. Однако выход как масла, так и белка на единицу площади значимо сокращался при увеличении дефицита воды. Кроме того, при увеличении среднего веса 100 семян содержание масла снижалось, а белка – увеличивалась. Предполагается, что выход масла и белка сои на единицу площади в условиях как достаточного, так и ограниченного полива можно улучшить повышением урожайности путём селекции семян высокоурожайных сортов.

Ключевые слова: *Glycine max*, накопление, масло, белок, урожай семян, дефицит воды.

Oil and protein response of soybean (*Glycine max* L.) seeds to water deficit. – Behtari B., Ghassemi Golezani K., Dabbagh Mohammadi Nasab A., Zehtabe Salmasi S., and Toorchi M. – A split-split-plot experiment with a randomized complete block design in three replications was conducted at the Research Farm of the Faculty of Agriculture, Tabriz University, Tabriz, Iran, in 2004. The limited-irrigation effect on the oil and protein accumulation in seeds for two soybean varieties (Zane and Hack) was investigated in field conditions. Several irrigation regimes I_1 , I_2 , I_3 , and I_4 were assigned to the main plot, which were defined from the cumulative evaporation of 60 ± 3 , 80 ± 3 , 100 ± 3 , and 120 ± 3 mm, from the pan (class A), respectively. The two soybean cultivars and few harvest stages were considered as subplots and subsubplots. The results indicated that the percentages of oil and protein in the seeds of various harvests were not significantly affected by water deficit. However, both oil and protein output per unit area was significantly reduced, as water deficit increased. Besides, when the mean weight of 100 seeds increases, the oil content decreases but the protein content rises. It is assumed that the soybean oil and protein production per unit area under full and limited irrigation conditions could be improved by increasing seed yield via selection of high-yielding varieties.

Key words: *Glycine max*, accumulation, oil, protein, seed yield, water stress.

INTRODUCTION

Oil and protein are the most important constituents of soybean seeds, and their synthesis and deposition in these seeds occur over a long period during pod-fill. Protein begins to accumulate in developing seeds in 10 – 12 days after flowering, with oil detected in 15 – 20 days after flowering (Hill, Breidenbach, 1974; Yazdi-Samadi et al., 1977). Rubel et al. (1972) have shown that developing soybean seeds contain 5% oil on the 25th day after flowering. The oil percentage increased slightly to ca. 20% in 40 days after flowering and essentially remained constant during the further seed development. Therefore, the period of drought stress can be expected to affect the deposition of these products under dryland conditions. While many studies have reported on the effect of moisture stress on seed weight (Thompson, 1978; Momen et al., 1979; Constable, Hearn, 1978; Snyder et al., 1982; Lawn, 1982), no effects on the oil and protein contents were usually reported. Using controlled irrigation experiments, Shaw and Laing (1966) found that the maximum protein percentage occurred when plants were stressed late in pod-fill and the minimum protein percentage occurred when they were stressed early in pod development. The same study revealed an inverse relationship for oil percentage which was high when stress occurred early and low when it was late in pod-fill. Sionit and Kramer (1977) concluded that moisture stress applied at various growth stages did not appreciably affect oil and protein percentage. However, the leaf water potential as low as -23 bars occurring at any stage of soybean growth decreased the total oil and protein produced per plant, because the seed yield was reduced. Thomson (1978) showed that the protein percentage remained constant while the oil percentage increased when interval irrigations were increased throughout the whole growing season. Sweeney et al. (2003) noted that the yields from a single irrigation at R_4 , R_5 or R_6 were similar and approx. 20% (on the average) more than the yield with no irrigation. The irrigation at R_4 increased the number of seeds per plant, whereas R_5 and R_6 irrigations increased the weight per seed. In addition, they found that the irrigation had the minimal effect on seed protein and a variable effect on oil content.

The response of soybean and other legumes to water deficit has been analyzed by various workers who often have documented reduced yields of these crops as a result of moisture stress (Runge, Odell, 1960; Shaw, Laing, 1966; Maurer et al., 1968, 1969; Miller et al., 1973; Sionit and Kramer, 1977; Muiehead, White, 1981; Karamanos, 1984; Villalobos-Rodriguez et al., 1984). The effects of moisture stress on oil and protein synthesis will also vary with the environment, but should be related to the effects on yield and seed weight. However, this relationship has not been examined in those fields where stress develops, perhaps erratically, over time. Doss and Thuriow (1974) and Specht et al. (1989) indicated that the crop response to irrigation was higher after flowering than at earlier growth stages. They found the pod-fill stage to be the most critical period for adequate moisture to obtain maximum yields. Latifi (1989) also determined that increased protein and decreased oil of soybean were associated with irrigation at early pod set and seed filling in Nebraska.

This study was undertaken to obtain information on the soybean oil and protein yield, and protein and oil contents in response to soil moisture deficit (including prolonged one) at the specified developmental stages.

MATERIALS AND METHODS

Our aim was to determine the effect of water deficit on the oil and protein percentage in soybean seeds. The study was carried out at the Research Farm of the Faculty of Agriculture, Tabriz University, Tabriz, Iran, which situated at an altitude of 1,360 m above sea level, latitude 38° 5' N and longitude 46° 17' E, in 2004. The normal May to September temperature (mean maximum, minimum, and average), evaporation and precipitation in this area are (28.2, 9.0, 20.1) °C, 14.4, and 68.9 mm, respectively. The soil is sandy loam, its bulk density, electrical conductivity; and average organic matter are 1.4 g·cm⁻³, 220 μmos·cm⁻¹, and 0.8%, respectively. The laboratory-measured field capacity (-10 kPa) and plant wilting point (-946 kPa) of this soil in the active root zone (30 cm) averaged 15.1% and 10.4% by volume, respectively.

Our treatment consisted of two soybean cultivars (Zan and Hack) examined under four irrigation regimes. The Zan variety is an indeterminate cultivar from group III soybean, and the Hack variety is an indeterminate and early-maturing cultivar from group II soybean. Irrigation regimes I_1 , I_2 , I_3 , and I_4 were defined based on the cumulative pan evaporation of 60±3, 80±3, 100±3, and 120±3 mm (class A), respectively. Harvest stages to evaluate the constituents of soybean seeds commence in 38 days after flowering at 6-day intervals from each other. The soybean cultivars were grown on 2.5×5.0 m plots. Prior to planting, all plots had received monoammonium phosphate fertilizer broadcast at a rate of 100 kg/ha. Soybeans were seeded on rows of a 30 cm width with a row spacing of 5 cm, which resulted in plant populations of 600,000 per ha. The seeds were prepared with Captan. Each row received 5 g of granular inoculum of *Bradyrhizobium japonicum* Jordan bacteria dribbled into the furrow. The seeding dates were 4 and 5 June, 2004.

The experimental design was a split-split plot in randomized complete block arrangement with three replications. Irrigation regimes were assigned to main plot, and the two cultivars were allocated to its subplots. Harvest stages were considered as subsubplots.

The amount of irrigation was calculated by

$$V = (\Theta_{FC} - \Theta_{SM}) \cdot \rho b \cdot A \cdot d, \quad (1)$$

where

$$\Theta_{SM} = \frac{W_1 - W_2}{W_2} \times 100, \quad (2)$$

V is the water amount consumed (m³), Θ_{SM} the soil moisture content at a given time (days), W_1 and W_2 the wet and dry soil sample weights, Θ_{FC} the field capacity in the active root zone, ρb the bulk density, A the plot area (m²), and d the active root zone (m). All plots were pre-irrigated (on 10 June, 2004) to ensure the soil profile to be at the field capacity at the planting time. At first, the irrigation amount was calculated on the basis of the 15 cm rooting depth. Consequently, after 15 July, the irrigation amount was computed based on our measurement of the rooting depth. A water counter with applied irrigation measured water. Evaporation was monitored daily. An accumulative pan (class A) for evaporation was installed at the center of the field for this purpose. Soil water content (Θ_{SM}) was measured on soil cores collected with a hand sampler at soil depths of 15, 30, 45, 60, and 75 cm near the center of randomly selected plots properly after the cumula-

OIL AND PROTEIN RESPONSE OF SOYBEAN (*GLYCINE MAX L.*)

Thompson (1978) found little influence of irrigation on protein and oil in Australia. On the other hand, Sionit and Kramer (1977) determined that slight protein and oil content differences were associated with moisture stress at specific crop stages.

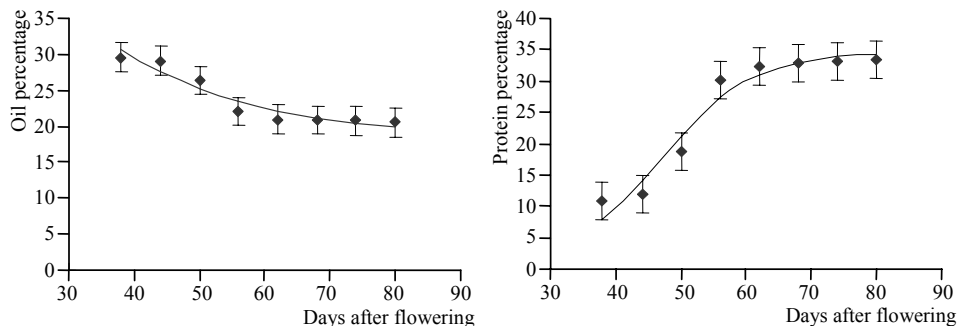


Fig. 1. Logistic regression relationship between observed and predicted values of oil (left)

$$\left(Y = \frac{-57.15 \times 18.16}{-57.15 + (18.16 + 57.15) \text{EXP}(-0.047x)}, R^2 = 0.91 \right) \text{ and protein (right)}$$

$$\left(Y = \frac{0.046 \times 34.6}{0.046 + (34.6 - 0.046) \text{EXP}(-0.14x)}, R^2 = 0.95 \right) \text{ percentage}$$

The effect of water stress on the grain, oil and protein yield was significant at a 0.05 probability level (Table 2). The soybean grain yield at I_1 , I_2 , I_3 , and I_4 was 82.6, 47.4, 45.7, and 32.9 g/m², respectively. The grain yield at I_1 had a significant difference with other irrigation regimes, whereas the differences between I_2 , I_3 , and I_4 were not significant. Due to this cause, the oil and protein yield per unit area decreased (Table 3). This result is in general agreement with those obtained by Korte et al. (1983) and Kadhem et al. (1985). During later stages of pod fill, both oil and protein are still being deposited in seeds (Yazdi-Samadi et al., 1977; Sale, Campbell, 1980). However, these contributions are relatively more important for oil. This agrees with the findings of Shaw and Laing (1966), who have concluded that low oil percentages occur with moisture stress later in the pod filling period.

Our comparison of the grain yield means between the cultivars has shown that the grain yield reduction in the Hack variety at I_2 and I_3 is less in comparison with the Zan one. This means that the Hack variety resistance to water deficit is stronger than that of the Zan variety (Table 3).

Table 2
Analysis of variance for soybean grain, oil, and protein yield

Source	d.f.	Grain yield	Oil yield	Protein yield
Rep.	2	402.6	22.082	31.66
^a I	3	2724.568*	114.802*	305.97*
Ea	6	426.608	18.809	56.162
^b V	1	1095.745**	46.171**	89.226**
$I \times V$	3	106.614	4.88	9.95
Eb	8	41.25	1.891	5.79
% CV		12.31	12.77	13.87

*, ** significant at 0.05 and 0.01 probability levels, respectively; ^a I are the irrigation treatments: irrigation when the cumulative pan (class A) with evaporation reached 60, 80, 100, and 120 mm, respectively; ^b V the varieties (Zan and Hack).

Table 3

Means of grain, oil, and protein yields for irrigation and variety treatments

	Grain yield, g/m ²				Oil yield, g/m ²				Protein yield, g/m ²			
	I ₁	I ₂	I ₃	I ₄	I ₁	I ₂	I ₃	I ₄	I ₁	I ₂	I ₃	I ₄
Means	82.6a ^a	47.37b	45.68b	32.95b	16.98a	9.9b	9.4b	6.72b	27.67a	15.32b	15.25b	11.19b
	–	V ₁	V ₂	–	–	V ₁	V ₂	–	–	V ₁	V ₂	–
Means	–	45.5b	58.8a	–	–	9.38b	12.2a	–	–	15.4b	19.3a	–

^a Means followed by the same letter are not significantly different at the $P < 0.05$ level (Duncan's test).

The effect of irrigation regimes on seed weight (100 seeds) at the 0.05 probability level was significant (Table 1). The highest and lowest seed weights were obtained at I₂ and I₄, respectively (Fig. 2). The plants at I₁ had excessive vegetative growth and seed numbers, which is caused by the decreased seed weight at this regime. Our comparison between the seed weight, oil and protein contents has indicated that seed weight is inversely related to oil content (an increased mean 100-seed weight corresponds to a decreased oil content percentage), but the protein content is higher.

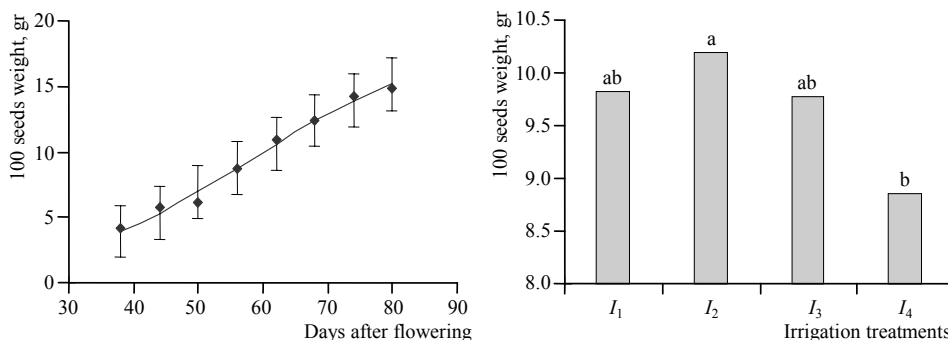


Fig. 2. Logistic regression relationship between observed and predicted values of 100 seed weights ($Y = \frac{0.39 \times 18.7}{0.39 + (18.71 - 0.39) \text{EXP}(-0.066x)}$, $R^2 = 0.99$) (left). 100 seed weights change in different irrigation treatments (right)

As shown in Fig. 2, the seed weight was low at the early stages of pod fill, and at the later stages of pod fill (about 70 days after flowering), the seed weight increased and remained constant during the further seed development. A relationship among seed weight, oil and protein contents exists, indicating that the oil and protein contents change in response to stress and are related to each other and to changes in seed weight. These results are consistent with those reported by Rose (1988).

Harvest stages and irrigation regimes interacted significantly on seed weight ($P < 0.01$). The seed weight was highest when the crop was irrigated at I₁ (60 mm pan evaporation) and harvested at H₈ (80 days after flowering).

OIL AND PROTEIN RESPONSE OF SOYBEAN (*GLYCINE MAX L.*)

As a result, the seed weight increase at the irrigation regimes until H_4 was similar. However, after this harvest stage, considerable differences were found between irrigation regimes and harvest stages, especially at I_4 . There were interaction effects on seed weight for $V \times H$ (Table 1). The high and low seed weights were at V_1H_8 and V_1H_1 , respectively.

The 3-way interaction between irrigation regimes, varieties, and harvest stages was significant for the 100-seed weight (Table 1). The 100-seed weight of both cultivars (Zan and Hack) at I_1 from 38 till 80 days after flowering was similar. Whereas the 100-seed weight at I_2 , I_3 and I_4 (80, 100, and 120 mm of pan evaporation, respectively) at early harvest stages (i.e. 38, 44, and 50 days after flowering) for the Zan cultivar were low in comparison with the Hack one. At late harvest stages (i.e. 56, 62, 68, 74, and 80 days after flowering), the 100-seed weight for the Zan cultivar was often high in comparison with the Hack one. At last, the 100-seed weight at I_2 , I_3 , and I_4 for the Zan cultivar was high (Table 4).

Table 4

100-seed weight of soybean cultivars as affected
by irrigation duration of different harvests

Treatments	^a I_1		I_2		I_3		I_4	
	^b V_1	V_2	V_1	V_2	V_1	V_2	V_1	V_2
^c H_1	5.01	4.45	2.68	5.67	1.917	5.93	2.22	5.46
H_2	5.15	6.06	3.85	7.35	6.09	5.47	4.46	7.91
H_3	6.69	6.22	5.94	7.33	5.7	5.74	4.45	6.66
H_4	8.66	8.47	8.85	8.97	8.73	8.23	8	9.23
H_5	10.18	9.79	12.23	12.01	12.36	10.56	9.7	10.48
H_6	13.07	12.49	13.26	13.27	13.86	12.48	11.18	10.68
H_7	14.67	13.93	15.99	14.79	16.47	13.25	13.51	11.37
H_8	16.39	16.01	17.41	13.6	14.53	14.93	14.69	11.6

^a I are the irrigation treatments: irrigation when the cumulative pan (class A) evaporation reached 60, 80, 100, and 120 mm, respectively; ^b V the varieties: Zan and Hack; ^c H the harvest stages: commence at 38 days after flowering at 6-day intervals from each other; LSD at 0.05 and 0.01 equals to 1.973 and 2.542, respectively.

CONCLUSIONS

Moisture stress during pod fill affects neither oil nor protein content in soybean seeds. The resulting seed composition is a balance of the reduction in seed weight and the reduction in the oil and protein contents per unit area. In this study, the amount and distribution of water were regular and distinctness, resulting in different effects on seed weight and different relative effects on the oil and protein components of seeds. Irrigation with short intervals and a low water volume is better than that with long intervals and much volume for soybean production. In general, it was concluded that soybean oil and protein production per unit area under full and limited irrigation conditions could be improved by increasing seed yield via selection of high-yielding varieties.

The authors gratefully acknowledge the assistance of Mrs. M. Sheikh Bagheri. They are also grateful to all those friends who participated.

REFERENCES

- Constable G. A., Hearn A. B.* Agronomic and physiological response of soybean and sorghum crops to water deficits. I. Growth, development and yield // *Australian J. of Plant Physiology*. 1978. Vol. 5, № 2. P. 159 – 167.
- Doss B. D., Thuriow D. L.* Irrigation, row width and plant population in relation to growth characteristics of two soybean varieties // *Agronomy J.* 1974. Vol. 66, № 5. P. 620 – 623.
- France J., Thornley J. H. M.* Mathematical models in agriculture. London : Butterworths, 1984. 335 p.
- Hill J. E., Breidenbach R. W.* Proteins of soybean seeds. II. Accumulation of the major protein components during seed development and maturation // *Plant Physiol.* 1974. Vol. 53, № 5. P. 747 – 751.
- Kadhem F. A., Specht J. E., Williams J. H.* Soybean irrigation serially timed during stage R₁ to R₆. II. Yield component responses // *Agronomy J.* 1985. Vol. 77, № 2. P. 299 – 304.
- Karamanos A. J.* Effects of water stress on some growth parameters and yield of field bean crop // *Vicia faba* : agronomy, physiology, and breeding. Hague : M. Nijhoff Publ., 1984. P. 47 – 59.
- Korte L. L., Williams J. H., Specht J. E., Sorenson R. C.* Irrigation of soybean genotypes during reproductive ontogeny. II. Yield component responses // *Crop Science*. 1983. Vol. 23, № 3. P. 528 – 533.
- Latifi N.* Yield and morphological response of soybean to time of irrigation and sowing rate // *Diss. Abstr. Intern.* 1989. Vol. 40. P. 5088 – 5098.
- Lawn R. J.* Response of four grain legumes to water stress in south-eastern Queensland. III. Dry matter production, yield and water use efficiency // *Australian J. of Agricultural Research*. 1982. Vol. 33, № 3. P. 511 – 521.
- Maurer A. R., Ormrad D. P., Fletcher H. F.* Response of peas to environment. IV. Effect of five soil water regimes on growth and composition of peas // *Can. J. of Plant Science*. 1968. Vol. 48, № 2. P. 129 – 137.
- Maurer A. R., Ormrad D. P., Scott N.* Effect of five soil water regimes on growth and composition of snap beans // *Can. J. of Plant Science*. 1969. Vol. 49, № 3. P. 271 – 278.
- Miller D. R., Rosenberg N. J., Bagly W. T.* 1973. Soybean water use in the shelter of a salt-fence windbreak // *Agricultural Meteorology*. 1973. Vol. 11. P. 405 – 418.
- Momen N. N., Calson R. E., Shaw R. H., Arjmand O.* Moisture-stress effects on the yield components of two soybean cultivars // *Agronomy J.* 1979. Vol. 71, № 1. P. 86 – 90.
- MSTAT-C. MSTAT users guide : A microcomputer program for the design, management, and analysis of agronomic research experiments. East Lansing, USA : Michigan State University. 1990.
- Muiehead W. A., White R. J. G.* The influence of soil water potential on the flowering pattern, pod set and yields of snap beans (*Phaseolus vulgaris* L.) // *Irrigation Science*. 1981. Vol. 3, № 1. P. 45 – 56.
- Rose I. A.* 1988. Effects of moisture stress on the oil and protein components of soybean seeds // *Australian J. of Agricultural Research*. 1988. Vol. 39, № 2. P. 163 – 170.
- Rubel A., Rinne R. W., Canvia D. T.* Protein, oil and fatty acid in developing soybean seeds // *Crop Science*. 1972. Vol. 12. P. 739 – 741.
- Runge E. C. A., Odell R. T.* The relationship between precipitation, temperature, and the yield of soybean on the Agronomy South Farm, Urbana, Illinois // *Agronomy J.* 1960. Vol. 52. P. 245 – 247.
- Sale P. W. G., Campbell L. C.* Changes on physical characters and composition of soybean seed during crop development // *Field Crops Research*. 1980. Vol. 3. P. 147 – 155.
- Shaw R. H., Laing D. R.* Moisture stress and plant response // *Plant Environment and Efficient Water use*. Madison : American Society of Agronomy Spec. Publ., 1966. P. 73 – 95.

OIL AND PROTEIN RESPONSE OF SOYBEAN (*GLYCINE MAX* L.)

Sionit N., Kramer P. J. Effects of water stress during different stages on growth of soybean // *Agronomy J.* 1977. Vol. 69. P. 274 – 277.

Snyder R. L., Carlson R. E., Shaw R. H. Yield of indeterminate soybean in response to multiple periods of soil-water stress during reproduction // *Agronomy J.* 1982. Vol. 74. P. 855 – 859.

Specht J. E., Elmore R. W., Eisenhauer D. E., Klocke N. W. Growth stage scheduling criteria for sprinkler-irrigated soybean // *Irrigation Science.* 1989. Vol. 10, № 2. P. 99 – 111.

Sweeney D. W., Long J. H., Kirkhan M. B. A signal irrigation to improve early soybean yield and quality // *Soil Sci. America J.* 2003. Vol. 67, № 1. P. 235 – 240.

Thompson J. A. Effect of irrigation interval and plant population on growth, yield and water use of soybean in a semi arid environment // *Aust. J. Exp. Agric. Anim. Husb.* 1978. Vol. 18. P. 276 – 381.

Villalobos-Rodriguez E., Shibles R., Green D. E. 1984. Response of stem termination types of soybean to supplemental irrigation // *Iowa State J. Res.* 1984. Vol. 59, № 1. P. 45 – 52.

Yazdi-Samadi B., Saadati K. Effects of number and amount of irrigation at different growth stages in soybean (*Glycine max* L. Merr.) // *Zeitschrift fur Acker- und Pflanzenbau.* 1978. Vol. 147, № 4. P. 309 – 316.

Yazdi-Samadi B., Rinne R. W., Seif R. D. Components of developing soybean seeds : oil, protein, sugars, starch, organic acid, and amino acids // *Agronomy J.* 1977. Vol. 69. P. 481 – 486.

УДК 595.762:591.5(234.91/94)

**ЖИЗНЕННЫЕ ЦИКЛЫ НЕКОТОРЫХ МАССОВЫХ ВИДОВ
ЖУЖЕЛИЦ (COLEOPTERA, CARABIDAE)
НАГОРНОЙ ЧАСТИ СЕВЕРО-ЗАПАДНОГО КАВКАЗА**

А. С. Бондаренко, А. С. Замотайлов

*Кубанский государственный аграрный университет
Россия, 350044, Краснодар, Калинина, 13
E-mail: bondt@yandex.ru, a_zamotajlov@mail.ru*

Поступила в редакцию 31.03.10 г.

Жизненные циклы некоторых массовых видов жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) нагорной части Северо-Западного Кавказа. – Бондаренко А. С., Замотайлов А. С. – Изучена сезонная динамика демографической структуры и реконструированы жизненные циклы восьми массовых видов жуужелиц нагорной части Северо-Западного Кавказа, демонстрирующие приспособление к условиям среды как за счет короткого одногодичного развития, так и за счет увеличения продолжительности онтогенеза до двух лет с образованием двух внутривидовых группировок.

Ключевые слова: жуужелицы, жизненные циклы, Северо-Западный Кавказ.

Life cycles of some prevalent species of the ground beetles (Coleoptera, Carabidae) in the Northwest Caucasus Mountains. – Bondarenko A. S. and Zamotajlov A. S. – The life cycles of eight mass ground beetle species in the mountains of the Northwest Caucasus were studied. Their short annual development as well as prolongation of their ontogenesis up to two years with the formation of two intrapopulation groups reflect adaptations to the specific environment.

Key words: ground beetles, life cycles, Northwest Caucasus.

ВВЕДЕНИЕ

Изучению жизненных циклов жуужелиц посвящено немало обстоятельных работ как зарубежных, так и отечественных авторов. Их хронология насчитывает более 150 лет и была недавно достаточно детально рассмотрена А. В. Маталиным (Маталин, 2007).

Современная классификация жизненных циклов жуужелиц базируется на комбинации пяти критериев (Маталин, 2007): продолжительности онтогенеза, числе поколений в течение сезона, фенологии, стабильности и повторяемости размножения. По продолжительности жизни жуужков жизненные циклы подразделяются на однолетние (моно- или бивольтинные) и двухлетние (всегда моновольтинные). По времени размножения выделяются зимне-весенние, весенние, весенне-летние, раннелетние, летние, позднелетние, летне-осенние, осенние, осенне-зимние, зимние и асезонные циклы.

До сих пор практически неизученными оставались жизненные циклы жуужелиц Северо-Западного Кавказа, даже самых массовых видов. Известны немногочисленные попытки содержания и изучения некоторых эндемичных для региона жуужелиц в искусственных условиях (Стипрайс, 1964). Определенный вклад в изучение биологических особенностей некоторых видов рода *Carabus* L. региона ра-

ЖИЗНЕННЫЕ ЦИКЛЫ НЕКОТОРЫХ МАССОВЫХ ВИДОВ ЖУЖЕЛИЦ

нее внес также второй автор настоящей работы (Замотайлов, 1994). Отдельные сведения приводятся в работе В. Г. Кныша (2002), однако детально изучены циклы лишь единичных видов (Боховко, 2006).

Поскольку местная карабидофауна обладает высоким своеобразием, а изменения в региональных биотопах, вызванные как макроклиматическими трансформациями, так и высокой антропогенной нагрузкой, постоянно нарастает, интерес к изучению этих процессов остается высоким. Необходимо также учесть, что вариативность жизненных циклов представляет один из путей приспособления жужелиц к меняющимся условиям среды.

В задачу настоящей работы входило изучение жизненных циклов некоторых доминантных видов жужелиц, эндемиков или субэндемиков Северо-Западного Кавказа.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал собирался в период с апреля по октябрь 2009 г. в шести естественных биотопах (таблица), модифицированными почвенными ловушками Барбера (Barber, 1931). В качестве ловушек использовались пластиковые стаканы емкостью 0.5 л, на 1/3 заполненные фиксатором. В каждом биотопе устанавливалось 20 ловушек на расстоянии 10 м друг от друга. Выборку жуков проводили один раз в декаду. Для оценки динамики численности использованы показатели динамической плотности (экз. / л-с)

Характеристика биоценозов, в которых проводились исследования

Биотоп	Географическое положение	Высота, м. над ур. м.	Сокращенное название биотопа*
Широколиственный средневозрастной буково-грабовый лес	Орографически правый берег р. Белая, окрестности ст. Даховская	460–500	Буково-грабовый лес
Широколиственный средневозрастной лес с преобладанием дуба черешчатого	Левый берег р. Белая, окрестности урочища Скала	790–830	Дубовый лес
Широколиственный молодой лес с преобладанием граба	Восточная оконечность хр. Гуам, урочище Пятигорская поляна	1200–1250	Грабовый лес
Среднегорный высокотравный луг	Восточная оконечность хр. Гуам, урочище Пятигорская поляна	1200–1250	Среднегорный луг
Пихтовый средневозрастной лес	Хр. Азиштау, окрестности урочища Ардова поляна	1400–1450	Пихтовый лес
Субальпийский луг	Плато Лаго-Наки, окрестности балки Сухая	1800–1850	Субальпийский луг

* Используются в подписях к рисункам.

Для описания структуры доминирования использовали шкалу Ренконена (Renkonen, 1938), согласно которой доминантными являются виды, численность которых превышала 5% от общей. Для оценки возраста и репродуктивного статуса особей пользовались методикой Валлина (Wallin, 1987). При «расшифровке» жизненных циклов в первую очередь внимание уделялось продолжительности сезонной динамики, периоду размножения и пикам активности жуков (Шарова, Хобракова, 2005).

Собранные материалы позволили описать жизненные циклы 8 доминантных субэндемичных и эндемичных видов жужелиц.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В ходе исследований были выделены доминантные виды жужелиц из шести биотопов для дальнейшего изучения их биологических и экологических особенностей: *Carabus prometheus* Reitter, 1887, *Carabus miroshnikovi* Zamotajlov, 1990, *Carabus reitteri* Retowski, 1885, *Carabus convallium* Starck 1889, *Carabus circassicus* Ganglbauer, 1886, *Carabus titan* Zolotarev, 1913, *Carabus cumanus* Fischer von Waldheim, 1823 и *Carabus decolor* Fischer von Waldheim, 1823. Ниже приведены сведения об их биотопической приуроченности, динамике демографической структуры и реконструкции жизненных циклов.

1. *Carabus prometheus*. Эндемик Северо-Западного Кавказа. Населяет различные типы леса, встречается в субальпийских и альпийских стациях до 2400 м н.у.м. В наших исследованиях наибольшая численность *C. prometheus* наблюдалась в широколиственном лесу на левобережье р. Белая в окрестностях ур. Скала, представленном в основном буком, грабом и доминирующим дубом черешчатым на высоте около 750 – 800 м н.у.м. Несколько меньшая динамическая плотность жуков отмечалась в луговой станции на восточной оконечности хр. Гуам, ур. Пятигорская поляна, на высоте около 1200 – 1250 м н.у.м.; в пихтовом лесу на хр. Азиштау, ур. Ардова поляна, на высоте около 1400 – 1450 м н.у.м.; на субальпийском лугу на плато Лаго-Наки в окрестностях ур. Каменное море и балки Сухая, высота около 1800 м н.у.м. Динамика активности имаго разных возрастов *C. prometheus* в различных биотопах представлена на рис. 1.

Первый пик активности, обусловленный размножением и откладкой яиц, наблюдался с середины мая до конца июля. Ход динамики активности показывает, что не все имаго погибают после размножения и откладки яиц, они встречаются до конца сезона. Вероятно, такие особи остаются зимовать и могут повторно размножаться в следующем сезоне, но их численность невелика.

Весной наблюдалась активность перезимовавших личинок (до 0.5 экз. 3 возраста на 10 л-с), что свидетельствует о двухлетнем жизненном цикле *C. prometheus*. Второй пик активности имаго выражен значительно слабее, приходится на середину августа – начало октября и обусловлен активностью молодых имаго, не остающихся зимовать в кукольных колыбельках. Полноценный демографический спектр наблюдался только на плато Лаго-Наки (субальпийский луг), в остальных случаях ювенильные особи отмечены не были.

2. *Carabus miroshnikovi*. Эндемик Западного Кавказа. По биологическим особенностям близок к предыдущему виду. Населяет леса с преобладанием дуба, граба, ольхи и бука на высотах 400 – 1600 м н.у.м., может подниматься в луговую зону до 1800 м н.у.м. В наших исследованиях *C. miroshnikovi* встречался только в одном биотопе – широколиственном буково-грабовом лесу на западном склоне Скалистого хребта в окрестностях ст. Даховская, высота около 450 – 500 м н.у.м. Динамика половозрастной структуры популяции представлена на рис. 2, а.

ЖИЗНЕННЫЕ ЦИКЛЫ НЕКОТОРЫХ МАССОВЫХ ВИДОВ ЖУЖЕЛИЦ

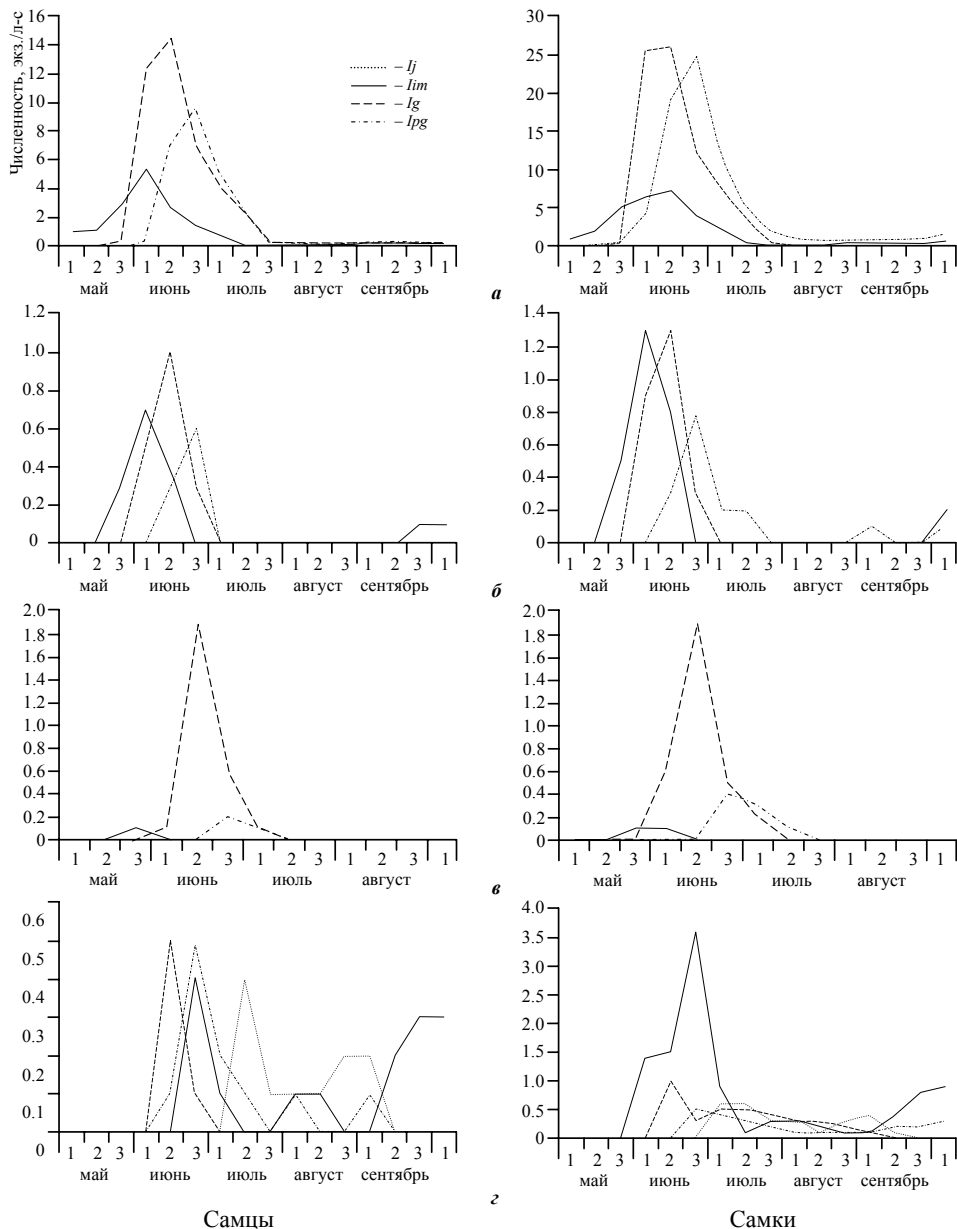


Рис. 1. Динамика активности половозрастной структуры популяции имаго *Carabus prometheus*, 2009 г.: *a* – дубовый лес, *б* – среднегорный луг, *в* – пихтовый лес, *z* – субальпийский луг. Возраст имаго: *Lj* – ювенильный; *lim* – имматурный; *lg* – генеративный; *lpg* – постгенеративный

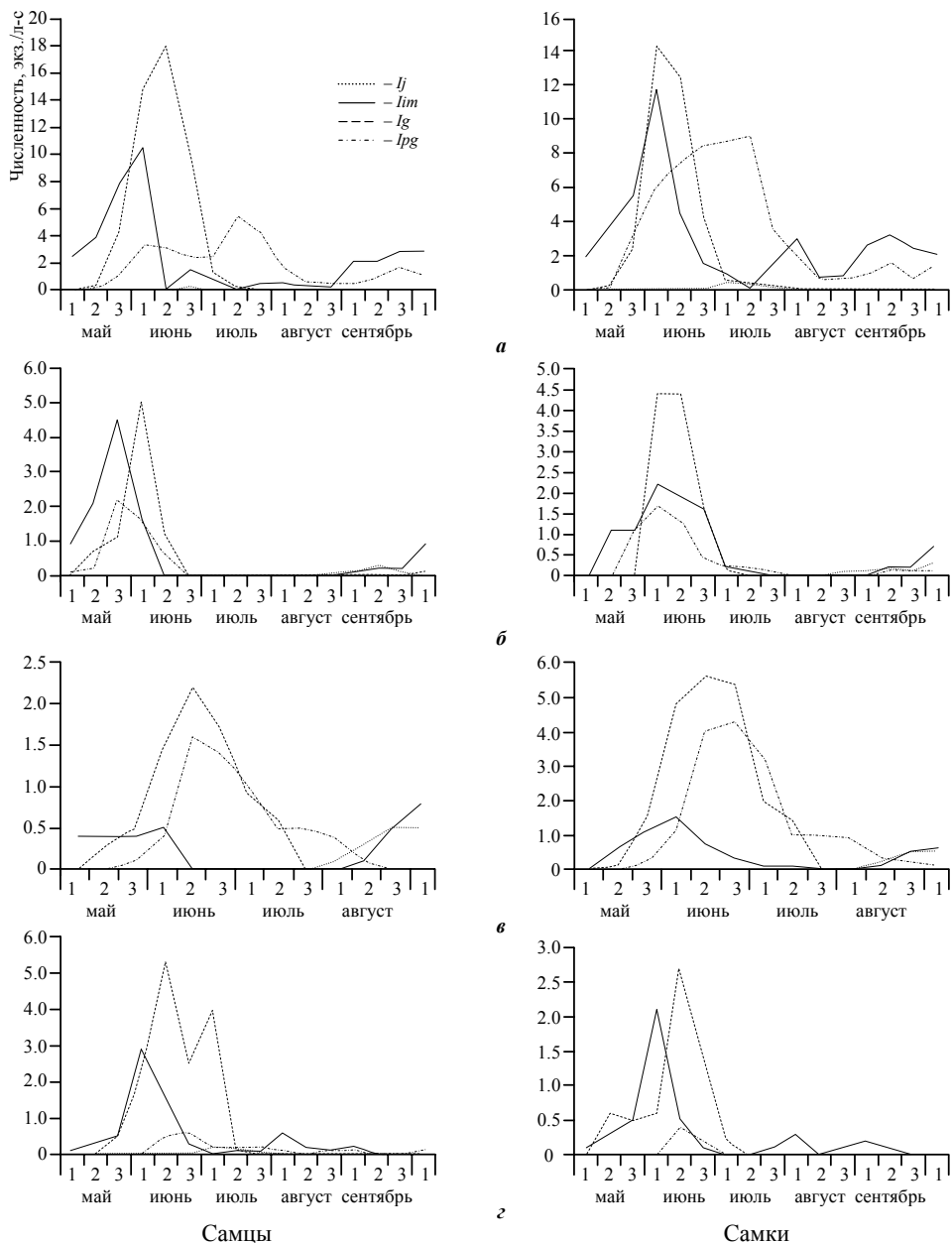


Рис. 2. Динамика активности половозрастной структуры популяции имаго *Carabus miroshnikovi* (а), *C. reitteri* (б, в), *C. convallium* (с), 2009 г.: а, б – буково-грабовый лес; в – пихтовый лес; с – грабовый лес. Условные обозначения см. рис. 1

Активность жуков наблюдалась с конца апреля и продолжалась примерно до середины осени. Наибольшая уловистость отмечалась в период с III декады мая по III декаду июня. Постгенеративные имаго, как и в случае с предыдущим видом, встречались на протяжении всего сезона, и также, вероятно, в последующем могут повторно размножаться. Второй пик активности начинается с середины июля и заканчивается с наступлением холодов. В это время, как и у предыдущего вида, значительная часть популяции представлена молодыми имаго, вышедшими из перезимовавших и окуклившихся личинок, отродившихся в прошлом году. Таким образом, *C. miroshnikovi* имеет двухгодичный жизненный цикл с размножением в весенне-летний период.

3. *Carabus reitteri*. Эндемик Северо-Западного Кавказа. В наших исследованиях *C. reitteri* встречался в двух биотопах – широколиственном буково-грабовом лесу на правобережье р. Белой совместно с *C. miroshnikovi*, и пихтовом лесу совместно с *C. prometheus*. Заметим, что этот вид не был отмечен в дубовом лесу, где также встречался *C. prometheus*. Динамика демографической структуры популяций *C. reitteri* представлена на рисунке 2, б, в. Период размножения и откладки яиц приходится на май – июль. Наибольшая численность генеративных имаго в условиях 2009 г. наблюдалась в середине июня. Второй пик уловистости, обусловленный активностью ювенильных и иматурных имаго нового поколения, приходился на конец лета – начало осени и достигал максимального значения в III декаде августа – I декаде сентября. Общий ход динамики активности имаго *C. reitteri* позволяет считать, что этот вид также имеет двухлетнюю генерацию. Сроки его размножения, хотя и разнятся в зависимости от биотопа, но в основном протекают в весенне-летний период.

4. *Carabus convallium*. Эндемик Северо-Западного Кавказа. Встречается в лесах разного типа на высоте 100 – 1900 м н.у.м., в основном в увлажненных местах. Наибольшая численность жуков *C. convallium* наблюдалась в широколиственном грабовом лесу на восточной оконечности хр. Гуам, ур. Пятигорская поляна, на высоте около 1200 м над ур. м. и в пихтовом лесу на хр. Азиштау, ур. Ардова поляна, на высоте около 1400 – 1450 м н.у.м. Варьирование динамической плотности имаго *C. convallium* разных возрастов представлено на рис. 2, г и рис. 3, а.

Довольно раннее появление иматурных особей нового поколения (рис. 2 – 4) позволяет предполагать, что *C. convallium* имеет одногодичный жизненный цикл с весенне-летним размножением. Период размножения разнится в зависимости от биотопа. Максимум генеративных имаго в широколиственном лесу приходится на середину июня, а в пихтовом лесу – на середину-конец мая.

5. *Carabus circassicus*. Эндемик Западного и Центрального Кавказа. Встречается в буковых, буково-пихтовых лесах, в субальпийских и альпийских лугах у снежников на высоте от 1250 до 2800 м н.у.м. В условиях 2009 г. доминировал в пихтовом лесу на хребте Азиштау. Динамика половозрастной структуры популяции имаго представлена на рис. 3, б. Данные, полученные в результате изучения материала личинок жужелиц этого вида из коллекции Московского педагогического государственного университета (МПГУ), а также изучения динамики демографической структуры популяции, позволяют считать *C. circassicus* видом с двухгодичным циклом развития и весенне-летним размножением.

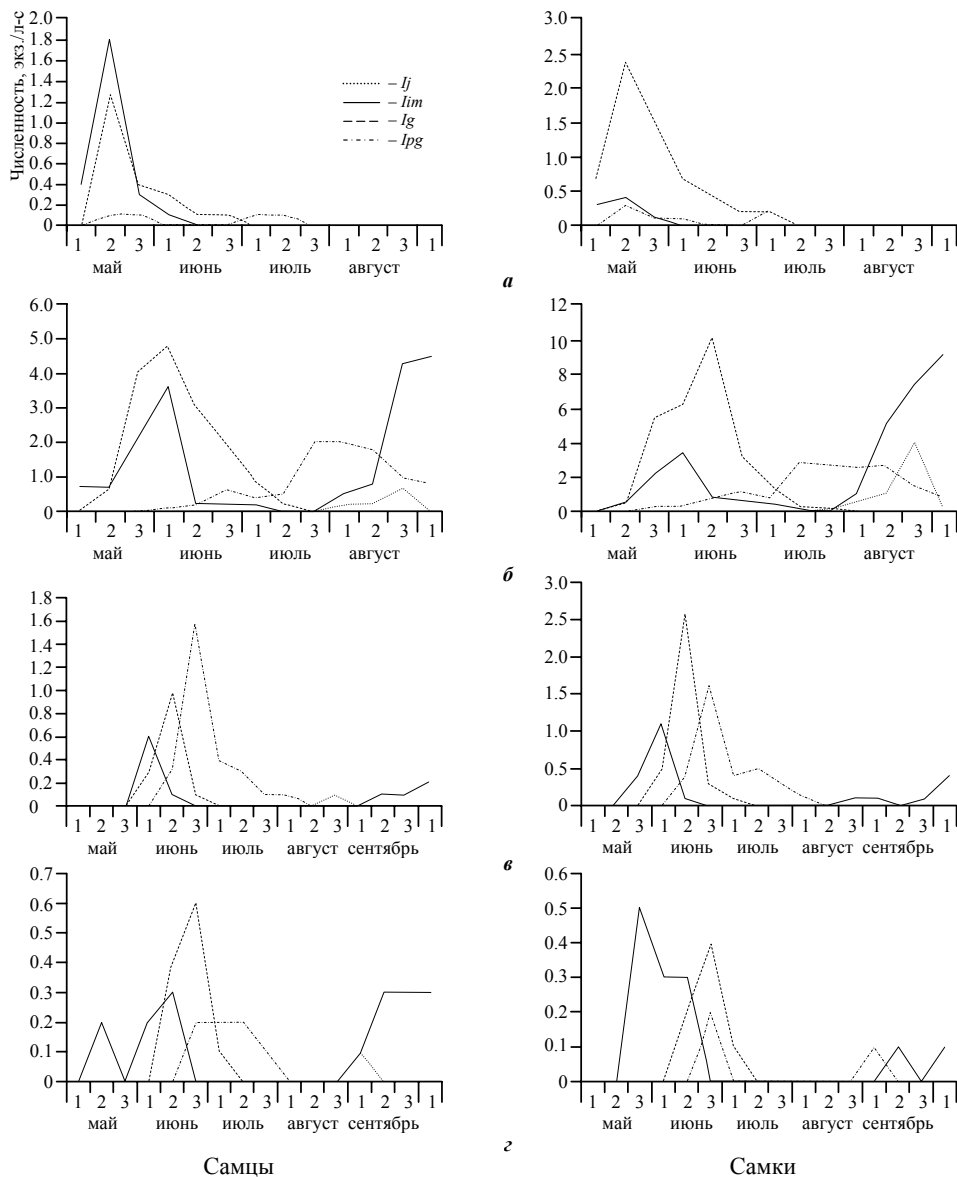


Рис. 3. Динамика активности половозрастной структуры популяции имаго *Carabus convalium* (а), *Carabus circassicus* (б), *Carabus titan* (в, г), 2009 г.: а, б – пихтовый лес; в – дубовый лес; г – грабовый лес. Условные обозначения см. рис. 1

ЖИЗНЕННЫЕ ЦИКЛЫ НЕКОТОРЫХ МАССОВЫХ ВИДОВ ЖУЖЕЛИЦ

Копуляция и откладка яиц растянута до середины июля. Максимальная численность генеративных жуков наблюдалась в начале-середине июня (11 – 13 экз. / 10 л-с). В начале сентября динамическая плотность иммагурных имаго достигла 13.5 экз. / 10 л-с, что даже превышает весенний пик активности генеративных особей. Постгенеративные особи зимующими не обнаружены, что, скорее всего, свидетельствует об отсутствии у них рециклики.

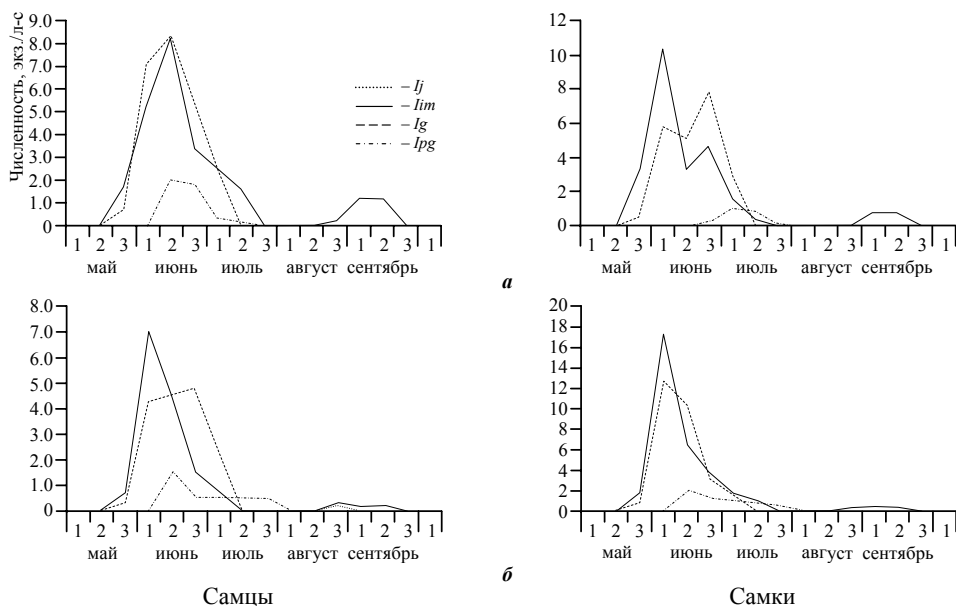


Рис. 4. Динамика активности половозрастной структуры популяции имаго *Carabus cumanus* (а), *Carabus decolor* (б), 2009 г.: а, б – субальпийский луг. Условные обозначения см. рис. 1

6. *Carabus titan*. Эндемик Западного Кавказа. Обитает в различных лесах на высоте от 500 до 1800 м н.у.м. Сезонная динамика половозрастной структуры популяции имаго *C. titan* представлена на рис. 3, в, г. Данные, полученные при изучении личинок жужелиц *C. titan* из коллекции МПГУ, а также при изучении динамической плотности популяции имаго, позволяют считать, что этот вид имеет двухгодичный цикл развития с летним периодом размножения. Начало активности генеративных имаго отмечалось в начале июня. Максимальная активность жуков наблюдалась с середины июня по начало июля. Выход молодых жуков отмечен в конце августа – начале сентября. На зимовку уходят иммагурные имаго.

7. *Carabus cumanus*. Кавказский эндемик. Политоппный вид. Встречается в предгорных и горных лесах, субальпийских и альпийских лугах до субнивального пояса. В условиях 2009 г. максимальная плотность отмечалась в субальпийской зоне. Динамика активности имаго разных возрастов представлены на рис. 4, а. Данные графика подтверждают представление о том, что *C. cumanus* имеет одно-

годовой жизненный цикл. Максимальная численность жуков приходится на середину июня. Примерно в это же время начинается откладка яиц. Полное развитие от яйца до имаго составляет примерно 70 – 80 суток.

8. *Carabus decolor*. Кавказский эндемик. Встречается у верхней границы леса, в субальпийской и альпийской зонах до субнивального пояса на высоте от 1800 до 2400 м н.у.м. Общий ход динамики активности имаго представлен на рис. 4, б. Вид с одногодичной генерацией, размножение происходит с конца мая до июля. Откладка яиц начинается в начале-середине июня. В это же время наблюдается максимальная численность жуков. В конце августа происходит завершение развития и наблюдается выход ювенильных, а затем и иматурных имаго. Осенняя активность этого вида незначительная, большая часть жужелиц остается зимовать в кукольных колыбельках.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате проведенных в условиях 2009 г. исследований были изучены жизненные циклы восьми массовых видов жужелиц, населяющих горную часть Северо-Западного Кавказа.

Среди них выявляются виды с весенне-летним и летним размножением, с одногодичной и с двухгодичной генерацией, у некоторых отмечается повторное размножение в следующем сезоне (рециклика).

К видам с одногодичным весенне-летним моновариантным развитием относятся *C. convallium*, *C. cumanus* и *C. decolor*. Их развитие в общем можно описать следующим образом. В середине – конце весны у жужелиц начинается размножение и продолжается до середины июля. Откладка яиц начинается примерно в начале-середине июня и длится до середины-конца июля.

Представителями видов с двухгодичным весенне-летним развитием являются *C. prometheus*, *C. miroshnikovi*, *C. reitteri* и *C. circassicus*. Характеризуются более продолжительным периодом онтогенеза, когда личинки не успевают развиться полностью за один сезон и диапаузируют зимой, что подтверждается находками перезимовавших личинок этих жужелиц ранней весной. У этих видов происходит параллельное развитие двух внутривидовых (байсайдных по Маталину, 2007) группировок, сменяющих друг друга, особи одной из которых зимуют на стадии ювенильных и иматурных, а другой – в фазе личинок, которые затем завершают развитие, окукливаются и превращаются в имаго.

К видам с двухгодичным летним моновариантным развитием относится *C. titan*. По своей природе жужелицы этого вида близки к предыдущей группе, но отличаются от нее более поздним наступлением периода размножения. Генеративные особи начинают появляться в начале июня. В это же время наблюдается спаривание жужелиц. В конце августа – сентябре наблюдается второй пик плотности, обусловленный проявлением активности молодых жуков. На зимовку уходят иматурные имаго.

Авторы выражают искреннюю благодарность профессору, доктору биологических наук К. В. Макарову (Москва) за ценные советы и замечания при подготовке рукописи статьи, а также любезно предоставленные данные по личинкам жуке-

ЖИЗНЕННЫЕ ЦИКЛЫ НЕКОТОРЫХ МАССОВЫХ ВИДОВ ЖУЖЕЛИЦ

лиц из коллекции МПГУ, М. А. Бондаренко, Д. Д. Фоминых (Краснодар) и А. К. Макаову (Майкоп) за помощь в закладке и проведении полевых опытов.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований и администрации Краснодарского края (проект № 09-04-96554-р_юг_а), а также целевой программы «Развитие научного потенциала высшей школы (2009 – 2010 годы)» Федерального агентства по образованию Российской Федерации (проект № 2996).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Боховко Е. Е. Жизненные циклы жужелиц (Coleoptera, Carabidae) в агроландшафте юга Кубанско-Приазовской низменности : автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2006. 22 с.

Замотайлов А. С. Биология некоторых видов жужелиц рода *Carabus* L. (Coleoptera, Carabidae), обитающих в Краснодарском крае // Экологически безопасные и бесpestицидные технологии получения растениеводческой продукции : материалы Всерос. науч.-произв. совещ. Пушино, 1994. С. 48 – 51.

Кныш В. Г. Динамика населения напочвенных жесткокрылых (Coleoptera: Carabidae, Staphylinidae) в яблоневых садах и смежных биотопах в условиях северо-западного Предкавказья : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Краснодар, 2002. 21 с.

Маталин А. В. Типология жизненных циклов жужелиц (Coleoptera, Carabidae) Западной Палеарктики // Зоол. журн. 2007. Т. 86, вып. 10. С. 1196 – 1220.

Ступраис М. А. Выращивание шести видов жужелиц рода *Carabus* L. // Фауна Латвийской ССР. Рига : Изд-во АН ЛатвССР, 1964. Т. 4. С. 97 – 108.

Шарова И. Х., Хобракова Л. Ц. Особенности жизненных циклов *Pterostichus montanus* (Motschulsky, 1844) и *Carabus loschnikovi* (Fischer-Waldheim, 1822) (Coleoptera, Carabidae) в условиях горно-таёжного пояса Восточного Саяна // Изв. РАН. Сер. биол. 2005. Вып. 1. С. 36 – 46.

Barber H. S. Traps for cave-inhabiting insect // J. Elish. Mitchell Sci. Soc. 1931. Vol. 46, № 3. P. 259 – 266.

Larsson S. G. Entwicklungstypen und Entwicklungszeiten der dänischen Carabiden // Entomologische Meddelelser. 1939. Bd. 20. S. 277 – 560.

Lindroth C. H. Die fennoskandischen Carabidae. Eine tiergeographische Studie, I – III // Göteborgs K. Vet. och Vitt. Samh. Handl. Ser. B. 1949. Bd. 4, № 1. 709 s.; № 2. 277 s.; № 3. 911 s.

Renkonen O. Statisch-ökologische Untersuchungen über die terrestrische Käferwelt der finnischen Bruchmoore // Ann. Zool. Soc. Zool.-Bot. Fenn. Vanamo. 1938. № 6. S. 1 – 226.

Thiele H.-U. Carabid beetles in their environments. A study on habitat selection by adaptations in physiology and behavior. Berlin; Heidelberg; New York : Springer-Verlag, 1977. 367 p.

Wallin H. Distribution, movement and reproduction of Carabid beetles (Coleoptera, Carabidae) inhabiting cereal fields // Plant protection reports and dissertation of the Swedish Univ. for Agric. Sci. Uppsala, 1987. Vol. 15. P. 3 – 19.

УДК 582.261.1(571.53/.55)

**ДИАТОМОВЫЕ ВОДОРОСЛИ ГОРНЫХ ОЗЁР
ДЖЕРГИНСКОГО ЗАПОВЕДНИКА (ПРИБАЙКАЛЬЕ).
2. PENNATORPHYCEAE**

С. И. Генкал¹, Н. А. Бондаренко²

¹ *Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН
Россия, 152742, Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок*

E-mail: genkal@ibiw.yaroslavl.ru

² *Лимнологический институт СО РАН
Россия, 664033, Иркутск, Улан-Баторская, 3*

E-mail: nina@lin.irk.ru

Поступила в редакцию 16.06.09 г.

Диатомовые водоросли горных озёр Джергинского заповедника (Прибайкалье). 2. Pennatorphyceae. – Генкал С. И., Бондаренко Н. А. – На основе электронно-микроскопических исследований получены первые данные по составу пеннатных диатомовых водорослей ряда горных озёр Джергинского заповедника. Выявлено 225 таксонов из 61 рода, в том числе 64 новых для флоры России (включая 37 определенных до рода), большинство из которых описано недавно и относится к северо-альпийским видам.

Ключевые слова: Pennatorphyceae, диатомовые водоросли, фитопланктон, флора, горные озера, Джергинский заповедник, Прибайкалье.

Diatom algae in mountain lakes of the Dzherginskiy reserve (the Baikal region). 2. Pennatorphyceae. – Genkal S. I. and Bondarenko N. A. – First data on the composition of pennate diatoms in some mountain lakes of the Dzherginskiy Nature Reserve were obtained on the basis of electron microscopy. 225 taxa belonging to 61 genera including 64 forms new for the flora (37 identified to the genus) have been found. Most of them have been described recently as belonging to the North Alpine species.

Key words: Pennatorphyceae, diatom algae, phytoplankton, flora, mountain lakes, Dzherginskiy reserve, Baikal region.

ВВЕДЕНИЕ

Литературные данные по альгофлоре водоёмов Джергинского заповедника практически отсутствуют. Краткие сведения о летнем фитопланктоне горных озёр бассейна р. Баргузин есть в работах Г. В. Помазкиной (Помазкина, 1986, 1992), в которых отмечено, что доминантами в фитопланктоне, как по численности, так и по биомассе, выступали диатомовые родов *Cyclotella* и *Stephanodiscus*. В первой части нашей статьи, посвященной изучению центрических диатомовых водорослей водоёмов Джергинского заповедника, приводятся данные по 26 таксонам Sепtrorphyceae (Генкал, Бондаренко, 2011). Имеются сведения по видовому составу Bacillariophyta водоёмов близко расположенного Баргузинского заповедника (Бочка, 2000). Из пеннатных диатомовых водорослей на основе определения по старым систематическим сводкам (Забелина и др., 1951; Комаренко, Васильева, 1975) приводится 539 видов и внутривидовых таксонов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Географическое расположение исследованных озер и их морфометрические данные приведены в первой части статьи (Генкал, Бондаренко, 2011). Материалом для настоящей работы послужили концентрированные методом седиментации пробы фитопланктона, собранные в озёрах Балан-Тамур (2006 – 2008 гг., подледный период, после таяния льда, начало и конец лета), Амут (2007 – 2008 гг., после таяния льда и лето), Якондыкон (разовая съёмка в августе 2008 г.). Освобождение клеток от органической части проводили методом холодного сжигания (Балонов, 1975). Препараты водорослей исследовали с помощью сканирующего электронного микроскопа (JSM-25S). Для определения использовали следующие систематические сводки: Забелина и др., 1951; Генкал, Вехов, 2007; Генкал, Трифонова, 2009; Krammer, Lange-Bertalot, 1986, 1988, 1991 *a, b*; Lange-Bertalot, Moser, 1994; Lange-Bertalot, Metzeltin, 1996; Round, Bukhtiyarova, 1996 *a, b*; Krammer, 1997 *a, b*, 2000, 2002, 2003; Lange-Bertalot, 2001; Genkal et al., 2008 и др.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В исследованных водоёмах обнаружено 225 видов, разновидностей и форм Pennatophyceae из 61 рода: *Achnanthes conspicua* A. Mayer (Б) (в скобках обозначение озера, где найдены виды: А – Амут; Б – Балан-Тамур; Я – Якондыкон), *A. cf. depressa* (Cleve) Hustedt (А), *A. cf. rupestroides* Hohn (А), *Achnanthidium affine* (Grunow) Graznecki (Б), *A. biasolettianum* (Grunow) Round et Bukhtiyarova var. *biasolettianum* (Б, Я), *A. biasolettianum* var. *thienemannii* (Hustedt) Lange-Bertalot (Б), *A. cf. exilis* (Kützing) Bukhtiyarova (Я), *A. minutissimum* (Kützing) Czarnecki (Б, Я), *Actinella punctata* Lewis (А), *Amphora inariensis* Krammer (Б), *Aneumastus tusculus* (Ehrenberg) Mann et Stickle (Б), *Asterionella formosa* Hassal (Б, Я), *Brachysira brebissonii* Ross (А, Я), *B. neoexilis* Lange-Bertalot (А, Б, Я), *Caloneis schumanniana* (Grunow) Cleve (Б), *C. silicula* (Ehrenberg) Cleve (Б), *C. tenuis* (Gregory) Krammer (Б), *Campylodiscus hibericus* Ehrenberg (Б), *Cavinula lapidosa* (Krasske) Lange-Bertalot (Б), *C. pseudoscutiformis* (Hustedt) Mann et Stickle (Б), *Cocconeis placentula* Ehrenberg var. *placentula* (Б, Я), *C. placentula* var. *lineata* (Ehrenberg) Van Heurck (А, Б, Я), *Cymbella arctica* (Lagerstedt) A. Schmidt (Б), *C. botellus* (Lagerstedt) A. Schmidt (Я), *C. dorsenotata* Oestrup (Б), *C. lanceolata* (Agardh) Agardh (Б), *C. neocistula* Krammer (Б), *C. parva* (W. Smith) Kircher (А), *C. proxima* Reimer (Б), *Cymbopleura angustata* (W. Smith) Krammer var. *angustata* (А, Б), *C. inaequalis* (Ehrenberg) Krammer (Б), *C. lapponica* (Grunow) Krammer (Б), *C. meisteri* (Skvortzow et Meyer) Krammer (Б), *C. stauroneisformis* (Lagerstedt) Krammer (Б), *C. subapiculata* Krammer (Б), *Delicata delicatula* (Kützing) Krammer (Б), *Denticula tenuis* Kützing (Б), *Diadasmus contenta* (Grunow) Mann (Б), *D. gallica* var. *perpusilla* (Grunow) Lange-Bertalot (Б), *Diatoma tenuis* Agardh (А), *D. mesodon* (Ehrenberg) Kützing (Б), *Didymosphenia geminata* (Lyngbye) M. Schmidt (Б), *Diploneis elliptica* (Kützing) Cleve (Б), *D. occulata* (Brébisson) Cleve, *Encyonema hebridicum* Grunow et Cleve (А), *E. microcephala* (Grunow) Krammer (Б, Я), *E. minutum* (Hilse) Mann (Б), *E. neogracile* Krammer var. *neogracile* (Я), *E. neogracile* var. *tenuipunctata* Krammer (Я), *E. silesiacum* (Bleisch) Mann (Б), *Encyonopsis cesatiformis* Krammer (Б), *Eolimna minima* (Grunow) Lange-

Bertalot (Б), *Eucoconneis flexella* (Kützing) Cleve (Б), *E. laevis* (Oestrup) Lange-Bertalot (Б, Я), *E. quadratareae* (Oestrup) Lange-Bertalot (Я), *Eunotia arcus* Ehrenberg (А), *E. bilunaris* (Ehrenberg) Mills (А), *E. intermedia* (Krasske) Nörpel et Lange-Bertalot (А), *E. cf. minor* (Kützing) Grunow (А, Я), *E. muscicola* Krasske (А), *E. praerupta* Ehrenberg (А, Б), *E. praerupta* var. *bigibba* (Kützing) Grunow (А), *E. tenella* (Grunow) Hustedt (А), *Eunotia* sp. 1 (А), *Fallacia monoculata* (Hustedt) Mann (Б), *Fragilaria capucina* Desmazieres var. *capucina* (Б), *F. capucina* var. *austriaca* (Grunow) Lange-Bertalot (Б), *F. capucina* var. *gracilis* (Oestrup) Hustedt (Б, Я), *F. capucina* var. *mesolepta* (Rabenhorst) Rabenhorst (Б), *F. capucina* var. *rumpens* (Kützing) Lange-Bertalot (Б), *F. capucina* var. *vaucheriae* (Kützing) Lange-Bertalot (А, Б), *F. delicatissima* (W. Smith) Lange-Bertalot (Б), *F. tenera* (W. Smith) Lange-Bertalot (Б), *F. ulna* (Nitzsch) Lange-Bertalot (Б), *Fragilarioforma constricta* (Ehrenberg) Williams et Round f. *constricta* (Я), *Frustulia crassinervia* (Brébisson) Lange-Bertalot et Krammer (А), *F. krammeri* Lange-Bertalot et Metzeltin (А), *F. saxonica* Rabenhorst (А, Я), *Geissleria boreosiberica* Lange-Bertalot, Genkal et Vekhov (Б), *G. decussis* (Oestrup) Lange-Bertalot et Metzeltin (Б), *G. palidosa* (Hustedt) Lange-Bertalot et Metzeltin (Б), *Geissleria* sp. (Б), *Gomphonema acuminatum* Ehrenberg (Б), *G. angustatum* (Kützing) Rabenhorst (Б), *G. angustum* Agardh (Б), *G. parvulum* (Kützing) Kützing (А, Б), *G. trincatum* Ehrenberg (Б), *Gyrosigma spencerii* (Quekett) Griffith et Henfrey (Б), *Hannaea arcus* (Ehrenberg) Patrick (А, Б, Я), *H. baicalensis* Genkal, Popovskaya et Kulikovskiy (Б), *Hantzschia amphioxys* (Ehrenberg) W. Smith (А, Б), *Hippodonta capitata* (Ehrenberg) Lange-Bertalot, Metzeltin et Witkowski (Б, Я), *Karayevia laterostrata* (Hustedt) Round et Bukhtiyarova (Б), *Luticola muticopsis* (Van Heurck) Mann (А), (?) *Mastogloia smithii* Thwaites (Б), *Meridion circulare* (Greville) Agardh (Б), *Navicula catalanogermanica* Lange-Bertalot et Hofmann (Б, Я), *N. cryptocephala* Kützing (Б), *N. gregaria* Donkin (Б), *N. hanseatica* Lange-Bertalot et Stachura (Б), *N. menisculus* Schumann (Б), *N. cf. oppugnata* (Я), *N. cf. pseudotenelloides* Krasske (Б), *N. pseudoventralis* Hustedt (Б), *N. reinhardtii* (Grunow) Grunow (Б), *N. subrhynchocephala* Hustedt (Б), *N. vulpina* Kützing (Б, Я), *Neidium affine* (Ehrenberg) Pfitzer (Я), *N. ampliatum* (Ehrenberg) Krammer (А, Б), *N. binoderforme* Krammer (Б), *N. bisulcatum* (Lagerstedt) Cleve (Б), *N. dubium* (Ehrenberg) Cleve (Б), *N. hitchcockii* (Ehrenberg) Cleve (Б), *Nitzschia alpina* Hustedt (Б), *N. amphibia* Grunow (А, Б), *N. angustata* (W. Smith) Grunow (Б), *N. dissipata* (Kützing) Grunow (Б), *N. frustulum* (Kützing) Grunow (Б), *N. gracilis* Hantzsch (Б), *N. recta* Hantzsch (Б), *N. rosenstockii* Lange-Bertalot (Б), *N. sublinearis* Hustedt (Б), *Peronia fibula* (Brébisson ex Kützing) Ross (А), *Pinnularia biceps* Gregory (Б), *P. brauniana* (Grunow) Mills (Я), *P. intermedia* (Lagerstedt) Cleve (Б), *P. lunata* Krammer et Lange-Bertalot (Я), *P. microstauron* (Ehrenberg) Cleve (Б, Я), *P. sinistra* Krammer (А), *P. streptoraphe* var. *parva* Krammer (А), *Placoneis elginensis* (Gregory) Cox (Б), *P. pseudoanglica* (Lange-Bertalot) Cox (Б), *Planothidium dubium* (Grunow) Round et Bukhtiyarova (Б), *P. frequentissimum* (Lange-Bertalot) Round et Bukhtiyarova (Б), *P. lanceolatum* (Brébisson) Round et Bukhtiyarova (Б), *P. peragalli* (Brun et Héribaude) Round et Bukhtiyarova (Б), *Psammothidium daonensis* (Lange-Bertalot) Lange-Bertalot (Б), *P. grischunum* f. *daonensis* (Lange-Bertalot) Bukhtiyarova et Round (Б), *P. helveticum* (Hustedt) Bukhtiyarova et Round (А), *P. cf. kryophila* (Pe-

ДИАТОМОВЫЕ ВОДОРОСЛИ ГОРНЫХ ОЗЁР

tersen) Reichardt (Б), *P. rossii* (Hustedt) Bukhtiyarova et Round (А), *P. subatomoides* (Hustedt) Bukhtiyarova et Round (Б), *P. ventralis* (Krasske) Bukhtiyarova et Round (Б), *Pseudostaurosira brevistriata* (Grunow) Williams et Round (Б), *P. pseudoconstriens* (Marciniak) Williams et Round (А, Б), *Reimeria sinuata* (Gregory) Kociolek et Stoermer (Б), *Rhopalodia gibba* (Ehrenberg) O. Müller (Б), *Rhossithidium petersennii* (Hustedt) Round et Bukhtiyarova (Б, Я), *Rossithidium linearis* (W. Smith) Round et Bukhtiyarova (Я), *R. pusillum* (Grunow) Round et Bukhtiyarova (Б, Я), *Sellaphora bacillum* (Ehrenberg) Mann (Б), *S. laevis-sima* (Kützing) Mann (Б), *S. pupula* (Kützing) Mereschkowski (Б, Я), *Stauroneis anceps* Ehrenberg (А, Б), *S. phoenicenteron* (Nitzsch) Ehrenberg (Я), *Staurosira constriens* Ehrenberg f. *constriens* (Б), *S. f. venter* (Ehrenberg) Grunow (Б), *S. elliptica* (Schumann) Williams et Round (Б), *Staurosirella pinnata* (Ehrenberg) Williams et Round (Б, Я), *Stenopterobia delicatissima* (Lewis) Brébisson (А), *Surirella linearis* W. Smith (Б), *Synedrella parasitica* (W. Smith) Round et Maidana (Б), *Tabellaria flocculosa* (Roth) Kützing (А, Б, Я), в том числе 65 новых для флоры России (из них 38 определены только до рода). Краткие диагнозы, данные по экологии, распространению, синонимике и оригинальные микрофотографии последних приведены ниже.

Achnanthes rupestris Krasske (рис. 1, 1). Створки дл. 13.6 – 14 мкм, шир. 5.4 – 5.7 мкм, штрихов 20 в 10 мкм.

Achnanthes rupestris Krasske (рис. 1, 1). Створки дл. 13.6 – 14 мкм, шир. 5.4 – 5.7 мкм, штрихов 20 в 10 мкм.

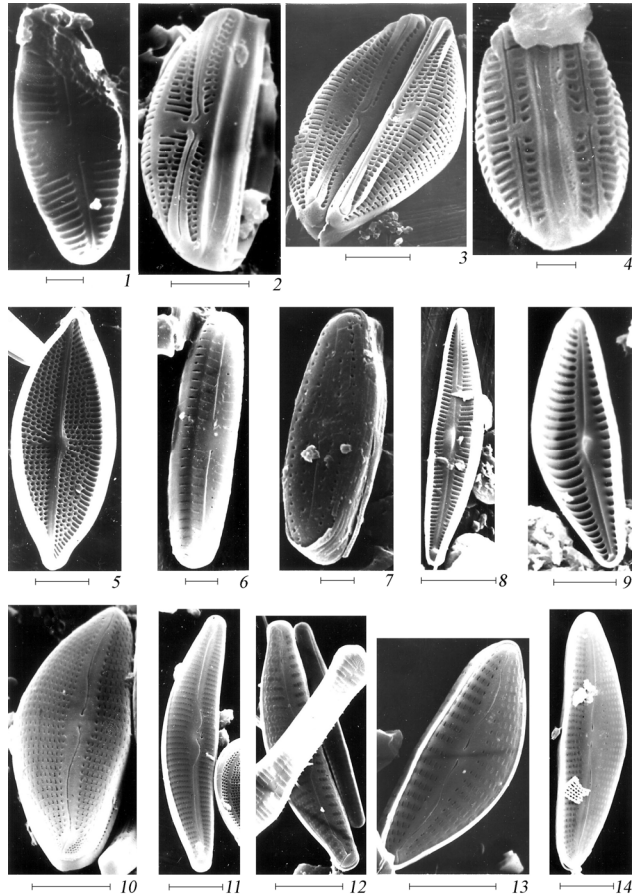


Рис. 1. Электронные микрофотографии створок (СЭМ): 1 – *Achnanthes rupestris*, 2 – *Amphora alpestris*, 3 – *A. copulata*, 4 – *Amphora* sp., 5 – *Aneumastus* sp., 6 – *Chamaepinnularia begerii*, 7 – *Chamaepinnularia* sp., 8 – *Cymbella lancettula*, 9 – *C. neoleptoceros*, 10 – *C. stigmatophora*, 11 – *C. vulgata*, 12 – *Cymbella* sp. 1, 13 – *Cymbella* sp. 2, 14 – *Cymbella* sp. 3. 1, 5, 8, 9 – створки с внутренней поверхности; 2 – 4, 6, 7, 10 – 14 – створки с наружной поверхности. Масштаб, мкм: 1, 4, 7, 8 – 2; 2, 3, 6, 9 – 14 – 10

- Оз. Амут.
Северо-альпийский вид (Lange-Bertalot, Krammer, 1989).
Amphora alpestris Levkov (рис. 1, 2). Створки дл. 34.4 – 36.6 мкм, шир. 7.8 – 10 мкм, штрихов 12 в 10 мкм.
- Оз. Балан-Тамур.
Amphora copulata (Kétzing) Schoeman et Archibald (рис. 1, 3). Створка дл. 40 мкм, шир. 11 мкм, штрихов 12 в 10 мкм.
- Оз. Балан-Тамур.
Amphora species (рис. 1, 4). Створка дл. 12.7 мкм, шир. 3.2 мкм, штрихов 20 в 10 мкм.
- Оз. Балан-Тамур.
Aneumastus species (рис. 1, 5). Створка дл. 51.4 мкм, шир. 20 мкм, штрихов 9 в 10 мкм.
- Оз. Балан-Тамур.
Chamaepinnularia begerii (Krasske) Lange-Bertalot (рис. 1, 6). – *Navicula begerii* (Krasske) Krasske. Створка дл. 18.2 мкм, шир. 4.0 мкм, штрихов 18 в 10 мкм.
- Оз. Амут.
Европа, Северная Америка (Krammer, Lange-Bertalot, 1986).
Chamaepinnularia species (рис. 1, 7). Створки дл. 18.2 – 21.4 мкм, шир. 6.4 мкм, штрихов 14 – 16 в 10 мкм.
- Оз. Амут.
Symbella lancettula (Krammer) Krammer (рис. 1, 8). – *C. tumidula* var. *lancettula* Krammer. Створка дл. 35.5 мкм, шир. 7.2 мкм, штрихов 16 в 10 мкм.
- Оз. Якондакон.
Космополит, в водоёмах со средним содержанием электролитов (Krammer, 2002).
Symbella neoleptoceros Krammer (рис. 1, 9). Створки дл. 30 – 41 мкм, шир. 10 – 13.3 мкм, штрихов 8 в 10 мкм.
- Оз. Якондакон.
Широко распространенный альпийский вид, встречается в олиготрофных – слабо мезотрофных водоёмах (Krammer, 2002).
Symbella stigmatophora Oestrup (рис. 1, 10). Створки дл. 33.3 – 46.7 мкм, шир. 12.2 – 15.5 мкм, штрихов 9 – 10 в 10 мкм.
- Оз. Балан-Тамур.
Альпийский вид, в мезотрофных водоёмах (Krammer, 2002).
Symbella vulgata Krammer (рис. 1, 11). Створка дл. 50 мкм, шир. 10 мкм, штрихов 11 в 10 мкм.
- Оз. Балан-Тамур.
Широко распространенный арктический вид, предпочитает олиготрофные водоёмы (Krammer, 2002).
Symbella species 1 (рис. 1, 12). Створка дл. 40 мкм, шир. 8.8 мкм, штрихов 9 в 10 мкм.
- Оз. Балан-Тамур.
Symbella species 2 (рис. 1, 13). Створка дл. 25 мкм, шир. 11.4 мкм, штрихов 7 в 10 мкм.
- Оз. Якондакон.

ДИАТОМОВЫЕ ВОДОРОСЛИ ГОРНЫХ ОЗЁР

Symbella species 3 (рис. 1, 14). Створка дл. 52.8 мкм, шир. 14.3 мкм, штрихов 8 в 10 мкм.

Оз. Балан-Тамур.

Symbella species 4 (рис. 2, 1 – 3). Створки дл. 37.8 – 88.9 мкм, шир. 11 – 20 мкм, штрихов 7 – 9 в 10 мкм.

Озера Балан-Тамур, Якондакон.

Symbopleura angustata var. *spitsbergensis* Krammer (рис. 2, 4). Створка дл. 28.6 мкм, шир. 7.1 мкм, штрихов 16 в 10 мкм.

Оз. Балан-Тамур.

Широко распространенный север-альпийский вид, предпочитает олиготрофные водоёмы (Krammer, 2003).

Symbopleura korana Krammer (рис. 2, 5). Створки дл. 48.6 – 52.2 мкм, шир. 8.5 – 11 мкм, штрихов 9 – 10 в 10 мкм.

Оз. Балан-Тамур.

Средняя Европа, Балканы, предпочитает олиготрофные водоёмы (Krammer, 2003).

Symbopleura similiformis Krammer (рис. 2, 6). Створка дл. 32.8 мкм, шир. 7.5 мкм, штрихов 14 в 10 мкм.

Оз. Балан-Тамур.

Широко распространенный альпийский вид (Krammer, 2003).

Symbopleura subaequalis var. *trincata* Krammer (рис. 2, 7). Створка дл. 42.2 мкм, шир. 8.8 мкм, штрихов 11 в 10 мкм.

Оз. Балан-Тамур.

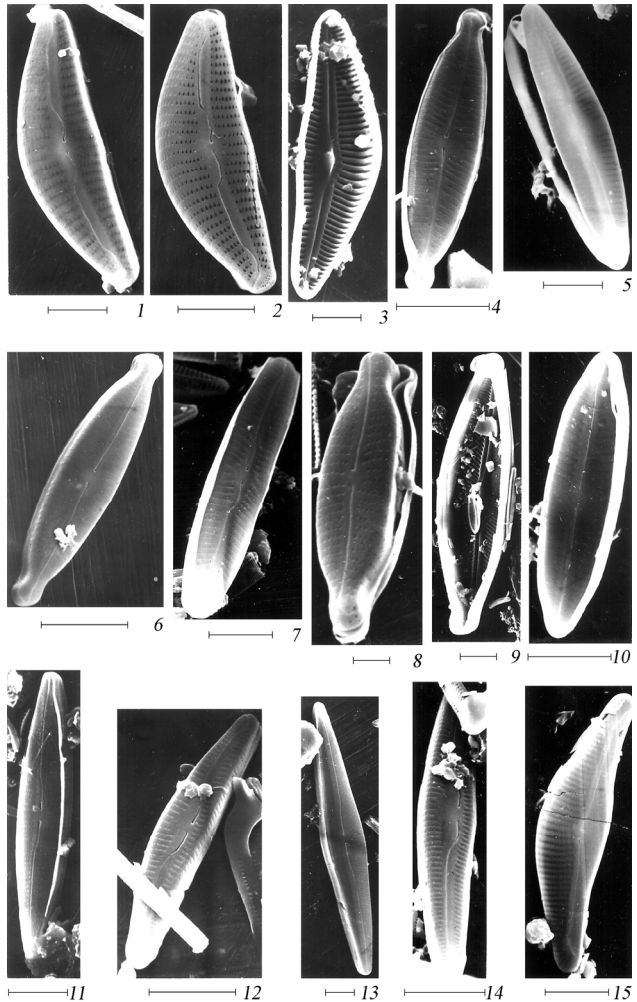


Рис. 2. Электронные микрофотографии створок (СЭМ): 1 – 3 – *Symbella* sp. 4, 4 – *Symbopleura angustata* var. *spitsbergensis*, 5 – *C. korana*, 6 – *C. similiformis*, 7 – *C. subaequalis* var. *trincata*, 8 – *Symbopleura* sp. 1, 9 – *Symbopleura* sp. 2, 10 – *Symbopleura* sp. 3, 11 – *Delicata gadjiana*, 12 – *D. cf. spitsbergensis*, 13 – *Delicata* sp. 1, 14 – *Delicata* sp. 2, 15 – *Encyonema cespitosum* var. *comensis*. 1, 2, 4 – 8, 10 – 15 – створки с наружной поверхности; 3, 9 – створки с внутренней поверхности.

Масштаб, мкм: 1 – 6, 10 – 15 – 10; 8 – 2; 9 – 20

- Альпийский вид (Krammer, 2003).
Symbopleura species 1 (рис. 2, 8). Створки дл. 15.9 – 17.7 мкм, шир. 4.0 – 4.5 мкм, штрихов 19 – 24 в 10 мкм.
Оз. Балан-Тамур.
(?)*Symbopleura species 2* (рис. 2, 9). Створка дл. 163 мкм, шир. 36 мкм, штрихов 5 в 10 мкм.
Оз. Балан-Тамур.
Symbopleura species 3 (рис. 2, 10). Створка дл. 36.6 мкм, шир. 8.8 мкм, штрихов 11 в 10 мкм.
Оз. Балан-Тамур.
Delicata gadjiana (Maillard) Krammer (рис. 2, 11). – *Cymbella gadjiana* Maillard. Створки дл. 40.0 – 44.3 мкм, шир. 6 – 7 мкм, штрихов 16 – 18 в 10 мкм.
Оз. Амут, Якондакон.
Новая Каледония (Krammer, 2003).
Delicata cf. spitsbergensis Krammer (рис. 2, 12). Створка дл. 32 мкм, шир. 5.7 мкм, штрихов 18 в 10 мкм.
Оз. Балан-Тамур.
Шпицберген (Krammer, 2003).
Delicata species 1 (рис. 2, 13). Створки дл. 54-91 мкм, шир. 10-13.3 мкм, штрихов 12 в 10 мкм.
Оз. Балан-Тамур, Якондакон.
Delicata species 2 (рис. 2, 14). Створка дл. 44.4 мкм, шир. 7.2 мкм, штрихов 18 в 10 мкм.
Оз. Балан-Тамур.
Encyonema cespitosum var. *comensis* Krammer (рис. 2, 15). Створка дл. 45.7 мкм, шир. 12 мкм, штрихов 10 в 10 мкм.
Оз. Балан-Тамур.
Альпийский вид (Krammer, 1997 a, b).
Eunotia species 1 (рис. 3, 1). Створка дл. 50 мкм, шир. 8.5 мкм, штрихов 12 в 10 мкм.
Оз. Амут.
Eunotia species 2 (рис. 3, 2). Створка дл. 27.8 мкм, шир. 3.4 мкм, штрихов 13 в 10 мкм.
Оз. Якондакон.
Frustulia quadrisinuata Lange-Bertalot (рис. 3, 3). Створка дл. 71 мкм, шир. 19.8 мкм, штрихов 28 в 10 мкм.
Оз. Амут.
Северная Америка, Центральная Европа, Аляска, предпочитает олиготрофные водоёмы (Krammer, 2001).
Frustulia species (рис. 3, 4, 5). Створка дл. 53.3 мкм, шир. 12.2 мкм, штрихов 32 в 10 мкм.
Оз. Амут.
Geissleria species (рис. 3, 6). Створки дл. 18.2 – 23.5 мкм, шир. 7.7 – 8.6 мкм, штрихов 9 – 14 в 10 мкм.
Оз. Балан-Тамур.

ДИАТОМОВЫЕ ВОДОРОСЛИ ГОРНЫХ ОЗЁР

Gomphonema angusticephala Reichardt et Lange-Bertalot (рис. 3, 7). Створка дл. 40 мкм, шир. 7.7 мкм, штрихов 9 в 10 мкм.

Оз. Балан-Тамур.

Северный вид (Reichardt, 1999).

Gomphonema calcifugum Lange-Bertalot et Reichardt (рис. 3, 8). Створки дл. 21.4 – 24.2 мкм, шир. 5.7 – 6.4 мкм, штрихов 11 – 14 в 10 мкм.

Оз. Балан-Тамур.

Gomphonema species 1 (рис. 3, 9). Створки дл. 27.0 – 37.8 мкм, шир. 6.1 – 7.2 мкм, штрихов 9 – 10 в 10 мкм.

Оз. Балан-Тамур.

Gomphonema species 2 (рис. 3, 10). Створка дл. 34.4 мкм, шир. 6.7 мкм, штрихов 9 в 10 мкм.

Оз. Балан-Тамур.

Gomphonema species 3 (рис. 3, 11). Створки дл. 47 – 54.3 мкм, шир. 10 мкм, штрихов 10 в 10 мкм.

Оз. Балан-Тамур.

Navicula broetzii Lange-Bertalot et Reichardt (рис. 3, 12). Створка дл. 42.2 мкм, шир. 7.8 мкм, штрихов 11 в 10 мкм.

Оз. Балан-Тамур.

Альпийский вид, предпочитает олиготрофные водоёмы (Lange-Bertalot, 2001).

Navicula viridulacalsis ssp. *neomundana* Lange-Bertalot et Rumrich (рис. 3, 13). Створка дл. 61.4 мкм, шир. 14.3 мкм, штрихов 7 в 10 мкм.

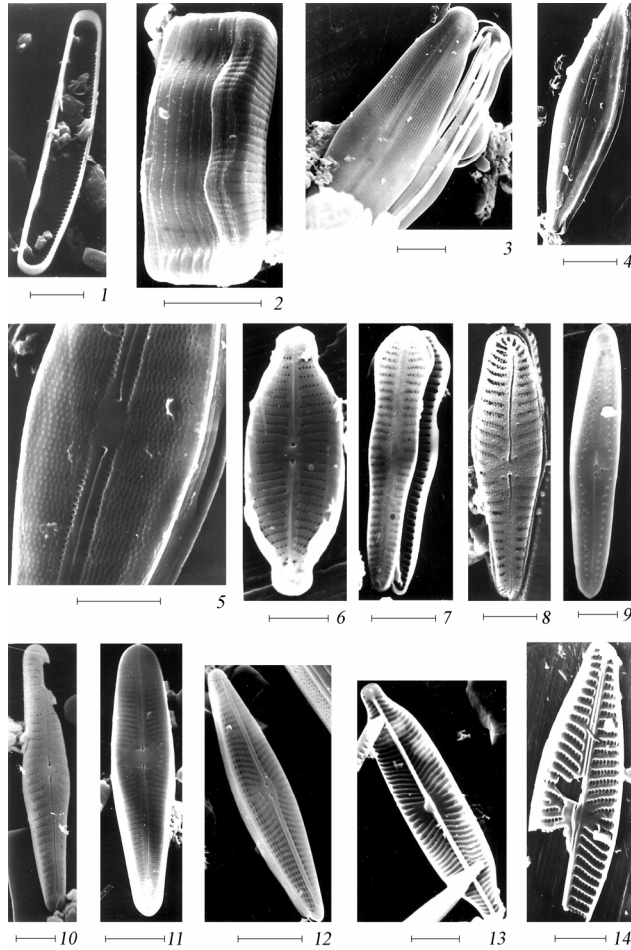
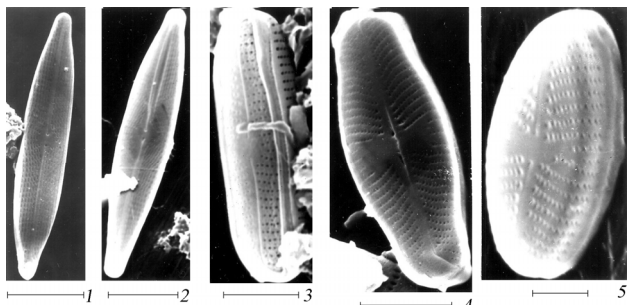


Рис. 3. Электронные микрофотографии створок (СЭМ): 1 – *Eunotia* sp. 1; 2 – *Eunotia* sp. 2; 3 – *Frustulia quadrisinuata*; 4, 5 – *Frustulia* sp.; 6 – *Geissleria* sp.; 7 – *Gomphonema angusticephala*; 8 – *G. calcifugum*; 9 – *Gomphonema* sp. 1; 10 – *Gomphonema* sp. 2; 11 – *Gomphonema* sp. 3; 12 – *Navicula broetzii*; 13 – *N. viridulacalsis* ssp. *neomundana*; 14 – *Navicula* sp. 1. 1, 13, 14 – створки с внутренней поверхности; 2, 3, 6 – 12 – створки с наружной поверхности; 4, 5 – створка и ее центральная часть с наружной поверхности. Масштаб, мкм: 1 – 4, 7, 11 – 13 – 10; 5, 6, 8 – 10, 14 – 5

Оз. Балан-Тамур.

Северная и Южная Америка, индифферент к содержанию электролитов (Lange-Bertalot, 2001).

Navicula species 1 (рис. 3, 14). Створка дл. 35.7 мкм, шир. 9.3 мкм, штрихов 10



в 10 мкм.

Оз. Якондакон.

Navicula species 2 (рис. 4, 1). Створка дл. 35.5 мкм, шир. 6 мкм, штрихов 12 в 10 мкм.

Оз. Амут.

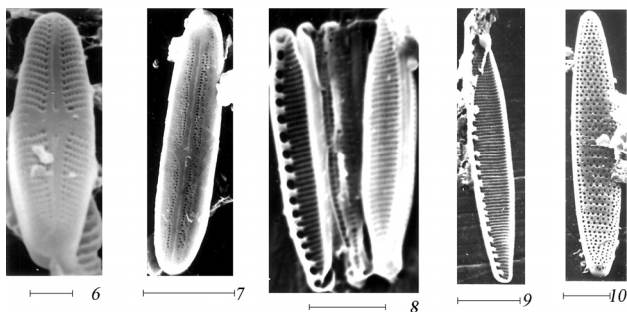
Navicula species 3 (рис. 4, 2). Створка дл. 42.2 мкм, шир. 8.9 мкм, штрихов 12 в 10 мкм.

Оз. Якондакон.

Naviculadicta digituloides Lange-Bertalot (рис. 4, 3). Створки дл. 16.3 – 18.2 мкм, шир. 3.6 – 5 мкм, штрихов 21 – 22 в 10 мкм.

Оз. Балан-Тамур.

Финляндия, олиготрофно-дистрофные водоёмы (Lange-Bertalot, Metzeltin, 1996).



Naviculadicta species 1 (рис. 4, 4). Створка дл. 15.4 мкм, шир. 5.9 мкм, штрихов 22 в 10 мкм.

Оз. Балан-Тамур.

Naviculadicta species 2 (рис. 4, 5). Створка дл. 10 мкм, шир. 4.4 мкм, штрихов 20 в 10 мкм.

Оз. Балан-Тамур.

Naviculadicta species 3 (рис. 4, 6). Створка дл. 12.7 мкм, шир. 4.5 мкм, штрихов 24 в 10 мкм.

Оз. Балан-Тамур.

Neidium species (рис. 4, 7). Створка дл. 28.6 мкм, шир. 5.7 мкм, штрихов 32 в 10 мкм.

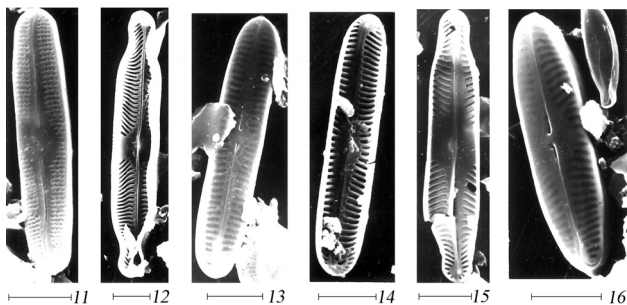


Рис. 4. Электронные микрофотографии створок (СЭМ): 1 – *Navicula* sp. 2, 2 – *Navicula* sp. 3, 3 – *Naviculadicta digituloides*, 4 – *Naviculadicta* sp. 1, 5 – *Naviculadicta* sp. 2, 6 – *Naviculadicta* sp. 3, 7 – *Neidium* sp., 8 – *Nitzschia bacilliformis*, 9 – *N. filiformis* var. *conferta*, 10 – *Nitzschia* sp., 11 – *Nupela silvahercynica*, 12 – *Pinnularia anglica*, 13, 14 – *P. bacilliformis*, 15 – *P. cf. pisciculus*, 16 – *Pinnularia* sp. 1. 1 – 7, 10, 11, 13, 16 – створки с наружной поверхности; 8, 9, 12, 14, 15 – створки с внутренней поверхности. Масштаб, мкм:

1, 2, 7, 9 – 16 – 10; 3, 4, 8 – 5; 5, 6 – 2

ДИАТОМОВЫЕ ВОДОРΟΣЛИ ГОРНЫХ ОЗЁР

Оз. Амут.

Nitzschia bacilliformis Hustedt (рис. 4, 8). – *N. jucunda* Hustedt. Створка дл. 18.6 мкм, шир. 3.2 мкм, фибул 11 в 10 мкм, штрихов 28 в 10 мкм.

Оз. Балан-Тамур.

Альпийский вид (Krammer, Lange-Bertalot, 1988).

Nitzschia filiformis var. *conferta* (Richter) Lange-Bertalot (рис. 4, 9). – *Homoeocladia conferta* Richter, *Nitzschia conferta* (Richter) M. Peragallo, *N. accedens* Hustedt. Створка дл. 22 мкм, шир. 3.6 мкм, фибул 12 в 10 мкм, штрихов 40 в 10 мкм.

Оз. Балан-Тамур.

Космополит (Krammer, Lange-Bertalot, 1988).

(?)*Nitzschia* species (рис. 4, 10). Створка дл. 64.4 мкм, шир. 12.2 мкм, штрихов 9 в 10 мкм.

Оз. Якондакон.

Nupela silvaehercynica (Lange-Bertalot) Lange-Bertalot (рис. 4, 11). – *Achnanthes silvaehercynica* Lange-Bertalot. Створка дл. 20.7 мкм, шир. 4.3 мкм, штрихов 28 в 10 мкм.

Оз. Балан-Тамур.

Германия, горы Шварцвальд (Krammer, Lange-Bertalot, 1991).

Pinnularia anglica Krammer (рис. 4, 12). Створка дл. 75.5 мкм, шир. 11 мкм, штрихов 10 в 10 мкм.

Оз. Балан-Тамур.

Космополит, предпочитает олиготрофные водоёмы (Krammer, 2000).

Pinnularia bacilliformis Krammer (рис. 4, 13, 14). Створки дл. 47.7 – 50 мкм, шир. 8.8 – 9.2 мкм, штрихов 9 в 10 мкм.

Оз. Амут.

Альпийский вид, олиготрофные водоёмы (Krammer, 2000).

Pinnularia cf. *pisciculus* Ehrenberg (рис. 4, 15). Створка дл. 52.8 мкм, шир. 10 мкм, штрихов 9 в 10 мкм.

Оз. Якондакон.

Предпочитает водоёмы с очень низким содержанием электролитов (Krammer, 2000).

Pinnularia species 1 (рис. 4, 16). Створки дл. 40 – 48.6 мкм, шир. 10 – 11.4 мкм, штрихов 7 – 8 в 10 мкм.

Оз. Балан-Тамур, Якондакон.

Pinnularia species 2 (рис. 5, 1). Створка дл. 26.4 мкм, шир. 6.4 мкм, штрихов 18 в 10 мкм.

Оз. Балан-Тамур.

Planothidium species 1 (рис. 5, 2). Створки дл. 8.4-13.6 мкм, шир. 3.3 – 5.5 мкм, штрихов 8 – 14 в 10 мкм.

Оз. Балан-Тамур.

Planothidium species 2 (рис. 5, 3). Створка дл. 25 мкм, шир. 9.3 мкм, штрихов 9 в 10 мкм.

Оз. Балан-Тамур.

Psammothidium species 1 (рис. 5, 4). Створка дл. 21.4 мкм, шир. 8.6 мкм, штрихов 18 в 10 мкм.

Оз. Амут.

Psammothidium species 2 (рис. 5, 5). Створка дл. 10.9 мкм, шир. 6.5 мкм, штрихов 18 в 10 мкм.

Оз. Балан-Тамур.

Punctistriata ovalis Williams et Round (рис. 5, 6, 7). Створки дл. 4 мкм, шир. 4.0 – 4.2 мкм, штрихов 10 в 10 мкм.

Оз. Балан-Тамур.

Sellaphora species (рис. 5, 8). Створки дл. 21.4 – 19.3 мкм, шир. 7.8 – 10.0 мкм, штрихов 15 – 20 в 10 мкм.

Оз. Балан-Тамур.

Stauroneis species (рис. 5, 9). Створка дл. 54.3 мкм, шир. 7.1 мкм, штрихов 22 в 10 мкм.

Оз. Балан-Тамур.

Surirella species 1 (рис. 5, 10). Створка дл. 64.4 мкм, шир. 11 мкм, ребер 30 в 10 мкм.

Оз. Амут.

Surirella species 2 (рис. 5, 11). Створка дл. 47 мкм, шир. 9.3 мкм, ребер 40 в 10 мкм.

Оз. Балан-Тамур.

Максимальное таксономическое разнообразие пennisных диатомовых водорослей, как и в случае с центрическими (Генкал, Бондаренко, 2011), было выявлено в оз. Балан-Тамур (170) и в несколько раз меньше в озерах Амут (50) и Якондакон (46). В первую очередь это связано с особенностями водного режима оз. Балан-Тамур, которое является проточным водоёмом, поэтому в его планктоне от-

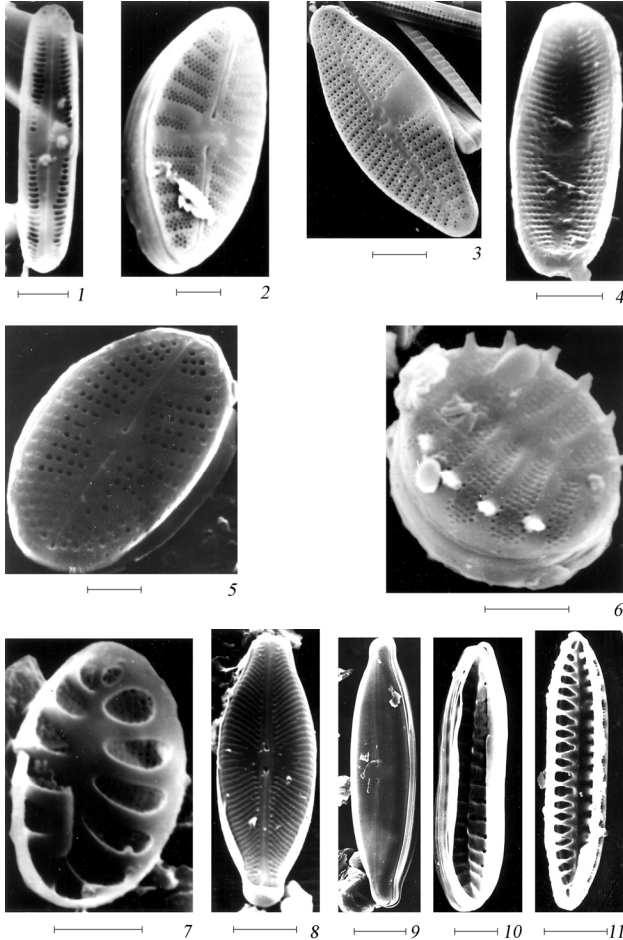


Рис. 5. Электронные микрофотографии створок (СЭМ): 1 – *Pinnularia* sp. 2, 2 – *Planothidium* sp. 1, 3 – *Planothidium* sp. 2, 4 – *Psammothidium* sp. 1, 5 – *Psammothidium* sp. 2, 6, 7 – *Punctistriata ovalis*, 8 – *Sellaphora* sp., 9 – *Stauroneis* sp., 10 – *Surirella* sp. 1, 11 – *Surirella* sp. 2. 1, 4, 7, 10, 11 – створки с внутренней поверхности; 2, 3, 5, 6, 8, 9 – створки с наружной поверхности. Масштаб, мкм: 1, 3, 4, 8 – 5; 2, 5 – 7 – 2; 9 – 11 – 10

ДИАТОМОВЫЕ ВОДОРОСЛИ ГОРНЫХ ОЗЁР

мечаются большое количество выносимых бентосных форм. Наиболее богатыми в видовом отношении оказались рода *Navicula* s.s. (16), *Cymbella* s.s. (15), *Cymbopleura* (13), *Pinnularia* (12), *Nitzschia* (12), *Eunotia* (10). Если рассматривать видовую насыщенность родов в широком понимании (s.l.), то порядок расположения родов будет следующий: *Navicula* (*Aneumastus* + *Cavinula* + *Chamaepinnularia* + *Diadasmus* + *Eolimna* + *Fallacia* + *Geissleria* + *Hippodonta* + *Luticola* + *Placoneis* + *Navicula* + *Naviculadicta* + *Sellaphora*) – 42, *Cymbella* (*Cymbella* + *Cymbopleura* + *Delicata* + *Encyonema* + *Encyonopsis*) – 41, *Achnanthes* (*Achnanthes* + *Achnanthidium* + *Planothidium* + *Psammothidium* + *Rhossithidium*) – 27, *Fragilaria* + *Synedra* (*Fragilaria* + *Pseudostaurosira* + *Punctistriata* + *Staurosira* + *Staurosirella* + *Synedrella*) – 17, *Nitzschia* и *Pinnularia* по 12 таксонов. В водоёмах Баргузинского заповедника было зафиксировано 568 представителей Pennatophyceae из 41 рода, которые с наибольшим числом таксонов располагались в следующем порядке: *Navicula* – 80, *Pinnularia* – 79, *Eunotia* – 50, *Fragilaria* + *Synedra* – 48, *Gomphonema* – 46, *Cymbella* – 41, *Achnanthes* – 30 (Бочка, 2000), т.е. набор ведущих родов практически совпал. В водоёмах Баргузинского заповедника было выявлено значительно больше таксонов, чем в Джергинском. С одной стороны, это связано с тем, что идентификация водорослей проводилась по старым определительным сводкам (Бочка, 2000), а в современной систематической литературе многие таксоны сведены в синонимику к типовым разновидностям и формам, например: *Nitzschia palea* var. *debilis* и *N. palea* var. *tenuirostris*, *Rhopalodia gibba* var. *ventricosa* (Krammer, Lange-Bertalot, 1988); *Neidium iridis* var. *amphioxys* (Krammer, Lange-Bertalot, 1986); *Eunotia praerupta* var. *bidens*, *E. praerupta* var. *inflata*, *E. praerupta* var. *miscicola* (Krammer, Lange-Bertalot, 1991 a); *Pinnularia subcapitata* var. *hilseana* (Krammer, 2001) и др. Кроме этого, в водоёмах Баргузинского заповедника отмечено несколько десятков таксонов, описанных Б. В. Скворцовым (Бочка, 2000). К сожалению, описание некоторых из них некорректно, так как сделано лишь по одной створке, например: *Amphora ovalis* var. *constricta*, *Caloneis ignorata*, *Gomphonema bergii*, *Navicula lanceolata* var. *tenuirostrata*, *Pinnularia bogotensis* var. *baicalensis*, *Surirella linearis* var. *constricta* f. *obtusa* и др. В водоёмах Джергинского заповедника по сравнению с Баргузинским выявлено значительно большее число таксонов на родовом уровне (61), что также связано с произошедшими в последние годы изменениями в систематике диатомовых водорослей (Krammer, 1997 a, b, 2000 – 2003; Lange-Bertalot, 2001 и др.). С другой стороны, в сводке А. П. Бочки (2000) приведен состав альгофлоры разнотипных водоёмов и водотоков: озёр, рек, болот, эфемерных водоёмов, источников, включая термальные, а наши данные относятся только к горным озерам. Скорее всего, поэтому в водоёмах Баргузинского заповедника отмечены представители ряда родов, которые не были зафиксированы в Джергинском заповеднике – *Amphicampa*, *Amphipleura*, *Bacillaria*, *Epithemia*, *Rhoicosphenia*. Представляют интерес находки в водоёмах Джергинского заповедника редких видов (*Achnanthes rupestroides*, *Caloneis tenuis*, *Cymbella botellus*, *Cymbopleura stauroneiformis*, *Encyonema neogracile*, *Fallacia monoculata*, *Geissleria boreosiberica*, *Navicula catalanogermanica*, *N. hanseatica*, *Nitzschia rosenstockii*, *Pinnularia lunata*, *P. sinistra* и др.), а также недавно описанного из оз. Байкал эндемика *Hannaea baicalensis*

(Genkal et al., 2008). Подавляющее большинство из числа новых для флоры России таксонов из этого заповедника были описаны недавно и относятся к северо-альпийским видам, предпочитающим олиготрофные водоёмы.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Получены первые данные по видовому составу диатомовых водорослей класса Pennatorphyceae горных озёр Джергинского заповедника (Амут, Балан-Тамур, Якондыкон). Выявлено 225 видов, разновидностей и форм из 61 рода, в том числе 64 новых для флоры России из *Achnanthes*, *Amphora*, *Aneumastus*, *Chamaepinnularia*, *Cymbella*, *Cymbopleura*, *Delicata*, *Diploneis*, *Encyonema*, *Eunotia*, *Frustulia*, *Geissleria*, *Gomphonema*, *Navicula*, *Naviculadicta*, *Neidium*, *Nitzschia*, *Pinnularia*, *Planothidium*, *Psammothidium*, *Punctistriata*, *Sellaphora*, *Stauroneis*, *Surirella*, большинство из которых относятся к северо-альпийским видам и предпочитают олиготрофные водоёмы. Наибольшее таксономическое разнообразие выявлено в оз. Балан-Тамур (170 видов, разновидностей и форм). Зафиксирован целый ряд редких для флоры России видов, а также байкальские эндемики – *Hannaea baicalensis*.

Авторы благодарны сотрудникам кафедры зоологии позвоночных Иркутского государственного университета А. Н. Матвееву и В. П. Самусёнку за предоставленные пробы фитопланктона.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Балонов И. М. Подготовка диатомовых и золотистых водорослей к электронной микроскопии // Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М. : Наука, 1975. С. 87 – 90.
- Бочка А. Б. Водоросли // Флора и фауна заповедников. Вып. 91. Флора и фауна водоёмов и водотоков Баргузинского заповедника / Комиссия РАН по заповедному делу. М., 2000. С. 8 – 123.
- Генкал С. И., Вехов Н. В. Диатомовые водоросли водоемов Русской Арктики ; архипелаг Новая Земля и остров Вайгач. М. : Наука, 2007. 64 с.
- Генкал С. И., Бондаренко Н. А. Диатомовые водоросли горных озер Джергинского заповедника (Прибайкалье). 1. Centrophyceae // Поволж. экол. журн. 2011. № 2. С. 127 – 136.
- Генкал С.И., Трифонова И.С. Диатомовые водоросли планктона Ладожского озера и водоёмов его бассейна. Рыбинск : Изд-во ОАО «Рыбинский Дом печати», 2009. 72 с.
- Забелина М. М., Киселев И. А., Прошкина-Лавренко А. И., Шеишуква В. С. Диатомовые водоросли // Определитель пресноводных водорослей СССР. М. : Сов. наука, 1951. Вып. 4. 619 с.
- Комаренко Л. Е., Васильева И. И. Пресноводные диатомовые и синезеленые водоросли водоёмов Якутии. М. : Наука, 1975. 423 с.
- Помазкина Г. В. Фитопланктон озер Баргузинской котловины // Озера Баргузинской долины. Новосибирск : Наука. Сиб. отд-ние, 1986. С. 78 – 86.
- Помазкина Г. В. Фитопланктон озёр Восточной Сибири // Альгология. 1992. Т. 2, № 1. С. 61 – 65.
- Genkal S. I., Popovskaya G. I., Kulikovskiy M. S. New for science species from the genus *Hannaea* Patrick (Bacillariophyta) // Intern. J. Algologia. 2008. Vol. 10, № 4. P. 321 – 329.
- Krammer K. Die cymbelloiden Diatomeen. Teil 1. Allgemeines und Encyonema part // Bibliotheca Diatomologica. 1997 a. Bd. 36. S. 1 – 382.
- Krammer K. Die cymbelloiden Diatomeen. Teil 2. Encyonema part, Encyonopsis und Cymbellopsis // Bibliotheca Diatomologica. 1997 b. Bd. 37. S. 1 – 469.

ДИАТОМОВЫЕ ВОДОРОСЛИ ГОРНЫХ ОЗЁР

Krammer K. Diatoms of Europe. Diatoms of the European Inland Waters and Comparable Habitats. Vol. 1. The genus *Pinnularia*. Ruggell : A. R. G. Gantner Verlag K. G., 2000. 703 p.

Krammer K. Diatoms of Europe. Diatoms of the European Inland Waters and Comparable Habitats. Vol. 3. *Cymbella*. Ruggell : A. R. G. Gantner Verlag K. G., 2002. 584 p.

Krammer K. Diatoms of Europe. Diatoms of the European Inland Waters and Comparable Habitats. Vol. 4. *Cymbopleura*, *Delicata*, *Navicymbula*, *Gomphocymbellopsis*, *Afrocymbella*. Ruggell : A. R. G. Gantner Verlag K. G., 2003. 530 p.

Krammer K., Lange-Bertalot H. Bacillariophyceae. Teil 1. Naviculaceae // Die Süßwasserflora von Mitteleuropa. Stuttgart ; New York : Gustav Fischer Verlag, 1986. Bd. 2/1. S. 1 – 876.

Krammer K., Lange-Bertalot H. Bacillariophyceae. Teil 2. Epithemiaceae, Bacillariaceae, Surirellaceae // Die Süßwasserflora von Mitteleuropa. Stuttgart ; New York : Gustav Fischer Verlag, 1988. Bd. 2/2. S. 1 – 536.

Krammer K., Lange-Bertalot H. Bacillariophyceae. Teil 3. Centrales, Fragilariaceae, Eunotiaceae // Süßwasserflora von Mitteleuropa. Stuttgart ; Jena : Gustav Fischer Verlag, 1991 a. 576 s.

Krammer K., Lange-Bertalot H. Bacillariophyceae. Teil 4. Achnantheaceae, Kritische Ergänzungen zu *Navicula* (Lineolatae) und *Gomphonema* // Süßwasserflora von Mitteleuropa. Stuttgart ; Jena : Gustav Fischer Verlag, 1991 b. Bd. 2/4. S. 1 – 437.

Lange-Bertalot H., Moser G. *Brachysira*-Monographie der Gattung. Wichtige Indikator-Species fuer das Gewässer-Monitoring und *Naviculadicta* nov. gen. Ein Lösungsvorschlag zu dem Problem *Navicula* sensu lato ohne *Navicula* sensu stricto // Bibliotheca Diatomologica. 1994. Bd. 29. 212 s.

Lange-Bertalot H. Diatoms of Europe. Diatoms of the European Inland Waters and Comparable Habitats. Vol. 2. *Navicula* sensu stricto, 10 genera separated from *Navicula* sensu stricto. Frustulia. Ruggell : A. R. G. Gantner Verlag K. G., 2001. 526 p.

Lange-Bertalot H., Genkal S. I. Diatoms from Siberia I // Iconographia Diatomologica. Annotated Diatom Micrographs. Vol.6. Phytogeography, diversity, taxonomy. Königstein : Koeltz Scientific Books, 1999. P. 7 – 272.

Lange-Bertalot H., Metzeltin D. Indicators of Oligotrophy // Annotated Diatom Monographs. Vol. 2. Ecology, diversity, taxonomy. Königstein : Koeltz Scientific Books, 1996. 390 p.

Reichardt E. Zur Revision der Gattung *Gomphonema* // Iconographia Diatomologica. Vol. 8. Taxonomy. Königstein : Koeltz Scientific Books, 1999. P. 1 – 203.

Round F. E., Bukhtiyarova L. Four new genera based on *Achnanthes* (*Achnanthidium*) together a re-definition of *Achnanthidium* // Diatom Research. 1996 a. Vol. 11, № 2. P. 345 – 361.

Round F. E., Bukhtiyarova L. Epipsammic diatoms – communities of British rivers // Diatom Research. 1996 b. Vol. 11, № 2. P. 363 – 372.

УДК 579.26:574.583

ВЕРТИКАЛЬНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ БАКТЕРИОХЛОРОФИЛЛОВ В ГУМОЗНЫХ ОЗЁРАХ ВОЛЖСКО-КАМСКОГО ЗАПОВЕДНИКА (РЕСПУБЛИКА ТАТАРСТАН)

М. Ю. Горбунов

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

Поступила в редакцию 27.01.10 г.

Вертикальное распределение бактериохлорофиллов в гумозных озёрах Волжско-Камского заповедника (Республика Татарстан). – Горбунов М. Ю. – Исследовано вертикальное распределение физико-химических условий и концентраций фотосинтетических пигментов в стратифицированных озёрах Волжско-Камского государственного природного биосферного заповедника (Республика Татарстан). В мета- и гипolimнионе всех стратифицированных полигумозных и двух из мезогумозных озёр обнаружены бактериохлорофиллы, что указывает на развитие пурпурных (фототрофные Proteobacteria) и зеленых (Chlorobiales и/или Chloroflexales) фототрофных бактерий. Обсуждаются особенности экологии сообществ аноксигенных фототрофных бактерий в исследованных озёрах.

Ключевые слова: бактериохлорофиллы, пресные озёра, гуминовые соединения, аноксигенные фототрофные бактерии, вертикальное распределение.

Vertical distribution of bacteriochlorophylls in humic lakes of the Volga-Kama National biosphere reserve (Tatarstan Republic). – Gorbunov M. Yu. – Vertical profiles of the concentrations of photosynthetic pigments and some environmental parameters were studied in several stratified lakes of the Volga-Kama National biosphere reserve (Tatarstan Republic, Russian Federation). The presence of bacteriochlorophylls in the meta- and hypolimnion of all the polyhumic and two of the mesohumic lakes indicates the development of purple (phototrophic Proteobacteria) and green (Chlorobiales and/or Chloroflexales) phototrophic bacteria. Ecological peculiarities of the communities of anoxygenic phototrophic bacteria in the studied lakes are discussed.

Key words: bacteriochlorophylls, freshwater lakes, humic compounds, anoxygenic phototrophic bacteria, vertical distribution.

ВВЕДЕНИЕ

Цветность воды является одним из важнейших факторов, определяющих развитие фототрофных организмов в пресных водоёмах. Гуматы оказывают многообразное действие на экосистемы озёр (Steinberg, 2003). Ограничивая проникновение света в водную толщу, они тем самым влияют на термический режим озёр, их гидродинамику и биологическую продуктивность (Reynolds, 2003). Полигумозные озёра легко подвергаются термической стратификации из-за поглощения большей части солнечного излучения в тонком верхнем слое воды, причем стратификация в них, как правило, сопровождается формированием бескислородного гипolimниона (Salonen et al., 1984; Arvola et al., 1992). Кроме того, гуматы влияют на спектральный состав света, проникающего в водную толщу (Reynolds, 2003), на кислотнo-основную и окислительно-восстановительную ёмкость водной среды, а также оказывают непосредственное физиологическое действие на ряд водных организмов (Steinberg, 2003).

Широко известно влияние цветности на развитие и видовой состав фитопланктона (Jones, 1992). Однако помимо оксигенных фототрофов (эукариотических водорослей и цианобактерий), в водоемах всегда в тех или иных количествах присутствуют анаоксигенные фототрофные бактерии (АФБ). Большинство видов этих бактерий анаэробно, поэтому их развитие в озерах приурочено к слоям с дефицитом кислорода. Наиболее благоприятные для них условия складываются в верхней части анаэробной зоны стратифицированных озёр, куда проникает наибольшее количество света (Кузнецов, 1970; Overmann, Garcia-Pichel, 2006). При исследовании только поверхностных слоев водоемов АФБ обнаруживаются в исключительных случаях, поэтому данные об их развитии в пресных водоемах разрознены и не позволяют оценить их реальное распространение (Overmann, Garcia-Pichel, 2006). В особенности это касается полигуменных озёр. Известны немногие публикации, касающиеся фототрофного бактериопланктона в таких озёрах разных регионов мира (Дубинина, Горленко, 1975; Salonen et al., 1984; Arvola et al., 1992; Kuoppo-Leinikki, Salonen, 1992 и некоторые др.).

Представители АФБ содержат в качестве фотосинтетических пигментов бактериохлорофиллы (*Бхл*), отличающиеся от хлорофиллов фитопланктона. Фототрофные протеобактерии (пурпурные бактерии) содержат *Бхл а* или *Бхл b*, а зеленые бактерии (тип *Chlorobi* и пор. *Chloroflexales* типа *Chloroflexi*) – *Бхл с* или *Бхл d* (зеленые формы) или *Бхл e* (коричневые формы), а также небольшие количества *Бхл а* (Кондратьева, 1996; Scheer, 2006). Поэтому пигментный анализ может служить индикатором присутствия тех или иных групп фототрофных бактерий и инструментом для оценки их биомассы (см., например, Dumestre et al., 2001). Целью данной работы было исследование вертикального распределения концентраций фотосинтетических пигментов в мезо- и полигуменных озёрах Волжско-Камского государственного природного биосферного заповедника (ВКГЗ, Республика Татарстан). В результате исследования впервые получены доказательства развития анаоксигенных фототрофных бактерий в планктоне высокогуменных озёр лесного Поволжья.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследованные озёра расположены на территории Раифского участка Волжско-Камского природного биосферного заповедника, расположенного в нескольких километрах к западу от г. Казань, а также его охранной зоне. Координаты и морфометрические характеристики озёр приведены в табл. 1, их общая и гидрологическая характеристика дана в работе Е. Н. Унковской с соавторами (2002). По цветности воды озера можно разделить на две группы: мезогуменные озёра бассейна р. Сумка (Раифское, Белое, Ильинское) и полигуменные – все остальные (Линево, Карасиха, Гнилое, Долгое, Илантово). Обе группы озёр характеризуются невысокой минерализацией и низким содержанием сульфатов, а также высоким содержанием железа, особенно в некоторых полигуменных озёрах (табл. 2, 3). Все озёра, за исключением оз. Илантово и оз. Белое, в летний период стратифицированы.

Исследования проводили в июле 2006 г. и конце июля – начале августа 2007 г. Для отбора проб в озёрах Линево и Карасиха использовали тонкослойный отбор-

ник помпового типа, аналогичный описанному В. В. Jorgensen с соавторами (1979). В эпи- и гипolimнионе пробы отбирали с шагом 0.5 – 2 м в зависимости от общей мощности слоя, а в металимнионе дискретность отбора проб уменьшали до 0.1 – 0.2 м. В остальных озёрах пробы отбирали батометром Рутнера с дискретностью 0.5 м и более.

Таблица 1

Некоторые морфометрические характеристики исследованных озёр

Озеро	Координаты точек отбора		Площадь, га	Глубина		
	широта	долгота		средняя, м	максимальная, м	отн., %
Бассейн р. Сумка (проточные)						
Белое	55°55'25.4"	48°45'53.3"	6.41	1.55	4.4	1.5
Раифское	55°54'12.9"	48°43'47.2"	31.99	6.5	19.6	3.1
Ильинское	55°53'10.4"	48°40'20.8"	21.7	н/д	17.3	3.3
Бассейн р. Сер-Булак (проточные)						
Линево	55°54'13.4"	48°47'32.7"	6.97	2.0	5.7	1.9
Карасиха	55°54'25.5"	48°44'52.5"	0.4	н/д	10.8	15.1
Изолированные озёра в заболоченных котловинах (сточные весной)						
Илантово	55°55'16.9"	48°47'08.0"	4.78	0.66	2.4	1.0
Гнилое	55°55'04.1"	48°46'41.2"	0.8	3.3	4.9	4.9
Долгое	55°54'05.5"	48°50'19.6"	0.4	н/д	12.5	17.5

Примечание. Площадь и глубина исследованных озёр приводятся по: Палагушкина и др., 2002.

Таблица 2

Химический состав воды исследованных озёр в июле 2006 г., мг/л

Озеро	Горизонт	Сухой остаток	Сумма ионов	Сульфаты	Фосфаты	Аммоний	Железо	ХПК
Раифское	0 м	142	221	8.7	0.05	0.27	0.18	21.8
	дно	183	290	7.0	0.48	2.13	3.16	32.1
Белое	0 м	280	344	7.0	0.07	0.46	0.27	48
	дно	353	451	3.0	0.35	3.31	1.53	31.1
Линево	0 м	71	54	4.9	0.71	0.25	0.76	35.7
	дно	229	125	1.6	2.24	6.9	15.1	57
Карасиха	0 м	238	58	1.5	0.38	1.25	0.58	59
	дно	274	95	2.0	3.24	0.2	2.77	62
Гнилое	0 м	124	22	0.26	0.05	0.21	0.21	68
	дно	168	119	0.26	0.99	5.7	3.94	73
Долгое	0 м	52	24	0.28	0.05	0.19	0.53	33.2
	дно	74	44	1.2	0.52	1.61	1.56	28.5

Примечание. Данные мониторинга Волжско-Камского заповедника любезно предоставлены Е. Н. Унковской.

Концентрацию растворенного кислорода, рН и Eh определяли в момент отбора проб портативными инструментами (в ряде случаев концентрацию кислорода параллельно определяли йодометрическим титрованием по Винклеру); температуру в озёрах Белое, Гнилое и Долгое – погружным гидрологическим термометром, в остальных озёрах – термисторным датчиком. Цветность определяли по оптической

ВЕРТИКАЛЬНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ БАКТЕРИОХЛОРОФИЛЛОВ

плотности при 412 нм после фильтрации проб через стеклянные фильтры с номинальным размером пор 1.2 мкм. Химический анализ проводили стандартными методами (Новиков и др., 1990).

Для определения концентраций пигментов 100 – 500 мл воды фильтровали через ядерные фильтры с диаметром пор 0.55 мкм. Пигменты экстрагировали 90%-ным ацетоном в течение суток в темноте при температуре 4°C. Регистрировали оптические плотности экстракта на спектрофотометре Specord M-40 (Carl Zeiss) при длинах волн 633, 647, 654.5, 664, 772 и 850 нм. Величины плотности при 850 нм считали обусловленными светорассеянием и вычитали из оптических плотностей на остальных длинах волн.

Ранее для определения концентрации *Бхл а* широко использовалась формула М. Takahashi, S. Ishimura (1970). Однако Н. Р. Permentier с соавторами (2000) показали, что удельный коэффициент экстинкции, использованный в этой формуле ($39.7 \text{ л} \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{см}^{-1}$), существенно занижен.

Поэтому в данной работе концентрацию *Бхл а* рассчитывали по формуле

$$[Бхл а] = 1000/70.1 \cdot D_{772} \cdot v/V,$$

где $[Бхл а]$ – концентрация *Бхл а* в пробе, мкг/л; $70.1 \text{ г} \cdot \text{л}^{-1} \cdot \text{см}^{-1}$ – определенный нами новый удельный коэффициент экстинкции *Бхл а*; D_{772} – оптическая плотность при 772 нм с учетом светорассеяния при 850 нм; v – объём экстракта, мл; V – объём пробы, л.

Значение коэффициента экстинкции *Бхл а* в 90%-ном ацетоне было определено следующим образом: к 1.8 мл экстракта культуры *Rhodospseudomonas palustris* в чистом ацетоне добавляли 0.2 мл воды или ацетона и регистрировали спектры поглощения в области 700 – 900 нм. Отношение оптических плотностей в максимуме поглощения в 90%-ном и 100%-ном ацетоне составило 0.922 ± 0.019 ($N = 11$). Если считать, что молярный коэффициент экстинкции *Бхл а* в безводном ацетоне равен $69.3 \pm 0.3 \text{ mM}^{-1} \cdot \text{см}^{-1}$ (Permentier et al., 2000), то его значение в 90%-ном ацетоне, исходя из этих результатов, равно $63.9 \pm 1.3 \text{ mM}^{-1} \cdot \text{см}^{-1}$, а удельный коэффициент экстинкции для фитил-*Бхл а* (м.м. 911.5) – $70.1 \pm 1.5 \text{ л} \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{см}^{-1}$.

Для определения концентрации хлорофилла *а* и преобладающего в исследованных озёрах *Бхл d* использовали формулы, предложенные в работе М. Ю. Горбунова, М. В. Уманской (2003):

$$\begin{aligned} [Хл а] &= (20.2 \cdot D_{664} - 15.37 \cdot D_{654.5} + 4.68 \cdot D_{647} - 0.48 \cdot D_{633}) \cdot v/V; \\ [Бхл d] &= (-12.88 \cdot D_{664} + 23.45 \cdot D_{654.5} - 9.54 \cdot D_{647} + 0.86 \cdot D_{633}) \cdot v/V, \end{aligned}$$

где $[Хл а]$ и $[Бхл d]$ – концентрации соответствующих пигментов в пробе, мкг/л; D_{664} , $D_{654.5}$, D_{647} и D_{633} – оптические плотности экстракта при длинах волн 664, 654.5, 647 и 633 нм соответственно, за вычетом оптической плотности при 850 нм для коррекции светорассеяния. Величины D_{647} и D_{633} позволяют учесть влияние поглощения минорных хлорофиллов *b* и *c*.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Стратификация озёр. В большинстве исследованных озёр (за исключением озёр Белое и Илантово) в момент исследований придонный слой имел температуру

воды ниже 10°C (см. табл. 3). Низкая температура, а также значительный дефицит или полное отсутствие кислорода в гипolimнионе большинства озёр указывают на устойчивость стратификации. В поверхностном слое озёр в безветренный период формировался вторичный поверхностный термоклин, наиболее выраженный в полигуменных озёрах. Нижняя граница поверхностного термоклина в них достигала зоны главного температурного скачка, и верхняя граница главного термоклина становилась отчетливой только после продолжительной ветреной погоды (рис. 1). В 2006 и 2007 гг. наблюдались некоторые отличия в положении термоклина в отдельных озёрах, но общий характер стратификации оставался сходным.

Таблица 3

Температура и оптические характеристики воды в исследованных озёрах

Озеро	Год наблюдения	Прозрачность, м	Цветность, °Pt	Температура	
				Поверхность	Дно*
Белое	2006	1.4	80	26.5	16,4 (3.8)
	2007	1.0	85	22.2	18,0 (3.7)
Раифское	2006	1.65	–	25.0	4.0 (17.0)
	2007	0.8	80	24.7	6.2 (17.4)
Ильинское	2007	0.4	65	25.0	6.0 (13.8)
Илантово	2006	1.4	–	25.0	19.0 (1.8)
Линево	2006	0.95	210	27.0	9.4 (4.5)
	2007	0.4	430	26.8	9.6 (5.0)
Гнилое	2006	0.6	–	27.5	6.0 (4.5)
Долгое	2006	1.5	220	26.9	7.5 (12.0)
	2007	0.95	170	25.0	4.0 (12.0)
Карасиха	2006	0.5	380	25.0	8.0 (8.5)
	2007	0.5	340	23.0	7.0 (11.0)

*В скобках дана глубина измерения, м.

При определении концентрации кислорода в гипolimнионе были выявлены существенные расхождения в результатах, полученных при использовании йодометрического титрования (метод Винклера) и с помощью кислородного электрода. Последнее давало нулевые значения либо было на порядок меньше, чем величины, определенные титрованием. Поскольку метод Винклера имеет множество мешающих влияний, обнаружение измеримых количеств кислорода в гипolimнионе озёр этим методом, видимо, является артефактом. Поэтому далее во всех случаях, когда это не оговорено особо, приводятся концентрации кислорода, определенные с помощью кислородного электрода.

Концентрации сульфидов в гипolimнионе исследованных озёр не превышали 0.5 – 1 мг/л, а величины Eh даже в придонном слое озёр не опускались ниже +100 мВ. В озёрах Раифское и Ильинское во всем столбе воды значения Eh были в пределах +300 – +400 мВ, а концентрация сульфидов – на уровне или ниже порога определения. Однако для зоны мета- и гипolimниона этих озёр было характерно высокое содержание нитритного азота – до 50 – 70 мкг N/л. Относительно высокая концентрация нитритов – 23 мкг/л – была обнаружена также на глубине 2 м в оз. Долгое, в то время как в озёрах с наиболее высоким содержанием железа – Линево и Карасиха – она, по нашим определениям, не превышала 8 мкг/л.

ВЕРТИКАЛЬНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ БАКТЕРИОХЛОРОФИЛЛОВ

Характерной особенностью оз. Линево являлась высокая концентрация железа в гипolimнионе. В 2006 г. его содержание в придонном слое составило 15.1 мг/л, в 2007 г. – 21.4 мг/л. В остальных озёрах концентрации железа были существенно ниже, но в придонных слоях всюду превышали 1.5 мг/л.

Фотосинтетические пигменты в озёрах. По содержанию хлорофилла *a* (*Хл a*) в фотической зоне мелкое полигузмозное оз. Илантово может рассматриваться как дистрофное, в озёрах Белое и Раифское концентрация хлорофилла близка к границе между мезотрофными и эвтрофными условиями, а все стратифицированные полигузмозные озёра можно отнести к эвтрофным. Средние и максимальные концентрации *Хл a* в исследованных озёрах в 2006 и 2007 гг. несколько различались. Как видно из табл. 4, из числа озёр, исследованных и в 2006, и в 2007 г., только в оз. Раифское средняя концентрация *Хл a* в фотической зоне (от 0 м до глубины утроенной прозрачности по диску Секки) осталась почти неизменной; в озёрах Линево и Долгое она заметно повысилась, а в озёрах Карасиха и Белое, наоборот, снизилась. Максимальные концентрации *Хл a* в столбе воды изменились в том же направлении, что и его средние концентрации в фотической зоне.

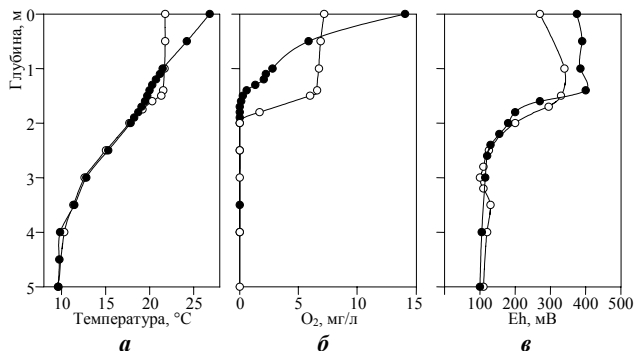


Рис. 1. Вертикальное распределение температуры (*a*), содержания растворенного кислорода (*б*) и окислительно-восстановительного потенциала (*в*) в оз. Линево в период длительной безветренной погоды (3.08.2007 г., ●) и в период прохождения атмосферного фронта (9.08.2007 г., ○)

эвтрофным. Средние и максимальные концентрации *Хл a* в исследованных озёрах в 2006 и 2007 гг. несколько различались. Как видно из табл. 4, из числа озёр, исследованных и в 2006, и в 2007 г., только в оз. Раифское средняя концентрация *Хл a* в фотической зоне (от 0 м до глубины утроенной прозрачности по диску Секки) осталась почти неизменной; в озёрах Линево и Долгое она заметно повысилась, а в озёрах Карасиха и Белое, наоборот, снизилась. Максимальные концентрации *Хл a* в столбе воды изменились в том же направлении, что и его средние концентрации в фотической зоне.

Таблица 4

Средние и максимальные концентрации фотосинтетических пигментов в озёрах в июле – августе 2006 г. (числитель) и августе 2007 г. (знаменатель)

Озеро	Средняя концентрация <i>Хл a</i> в зоне фотосинтеза	Максимальные концентрации пигментов, мкг/л		
		<i>Хл a</i>	<i>Бхл d</i>	<i>Бхл a</i>
Белое	16.6/6.2	19.9/13.5	отс./отс.	сл./сл.
Раифское	10.7/10.5	14.2/17.2	сл./1.7	сл./0.9
Ильинское	-/53.0	-/96.0	-/отс.	-/отс.
Илантово	9.6/-	20.9/-	отс./-	отс./-
Линево	26.3/69.1	40.1/110	81.2/78.4	1.3/5.9
Гнилое	48.8/-	106.8/-	84.3/-	3/-
Долгое	15.6/43.2	19.2/63.3	24.4/80.6	0.9/1.4
Карасиха	48.8/7.9	146.9/30.8	87.5/69.8	5.18/8.4

Примечание. сл. – следы; отс. – отсутствие; прочерк – нет данных.

Хотя условия в водной толще исследованных озёр значительно отличаются от оптимальных для развития анаэробных фототрофных бактерий, в большинстве

высокогумозных стратифицированных озёр ВКГЗ в зоне температурного скачка и ниже него спектры поглощения экстрактов фотосинтетических пигментов указывали на присутствие бактериохлорофиллов (рис. 2). Сдвиг максимума в спектре

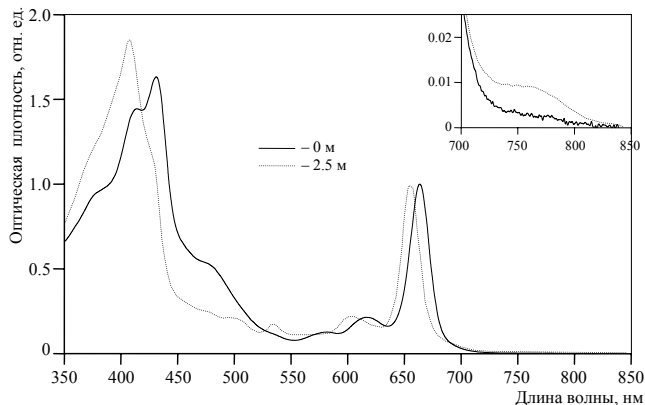


Рис. 2. Спектры поглощения ацетоновых экстрактов пигментов из поверхностного слоя (0 м) и зоны хемоклина (2.5 м) в оз. Линево, 3.08.2007 г. Спектры нормированы на величину максимума в красной области. Во врезке – область максимума *Бхл а* в увеличенном масштабе

поглощения с 663 к 654 нм отражает смену *Хл а* на *Бхл d*, а появление максимума или плеча при 770 – 772 нм – присутствие *Бхл а*. Концентрация *Бхл d* достигала значительных величин – 70 – 80 мкг/л (см. табл. 4).

В мезогумозных озёрах бактериохлорофиллы регистрировались в следовых количествах (озёра Белое, Раифское) или отсутствовали (оз. Ильинское). Концентрации *Бхл а* в 2007 г. были заметно выше, чем в 2006 г.; концентрации *Бхл d* оказались более

стабильными, и только в оз. Долгое в 2007 г. отмечено значительное повышение его концентрации по сравнению с 2006 г. Вертикальное распределение бактериохлорофиллов в различных полигумозных озёрах имеет свои особенности. Как правило, наблюдались значительные максимумы бактериохлорофиллов на границе раздела аэробной и анаэробной водных масс, ниже которых концентрации пигментов значительно снижались (рис. 3). В оз. Линево в 2006 г. наблюдались отчетливые максимумы бактериохлорофиллов на глубине около 2 м, однако в 2007 г. снижение концентрации *Бхл d* ниже максимума было выражено слабо, а снижение концентрации *Бхл а* вообще не выражено (рис. 4).

В оз. Белое, в котором зона металимниона достигает дна, и гипolimнион отсутствует, *Бхл d* не был обнаружен, а *Бхл а* регистрировался в виде следов только в придонном слое. Это характерно для неглубоких озёр с нестабильной летней стратификацией, в которых условия для развития АФБ создаются только в узком придонном слое воды, наилке и верхних слоях грунта.

В намного более глубоком, устойчиво стратифицированном оз. Раифское в 2006 г. не удалось обнаружить аналитически значимых концентраций бактериохлорофиллов, хотя в металимнионе были обнаружены аноксигенные фототрофные бактерии *Chloronema giganteum* (Уманская и др., 2007). В 2007 г. в озере был обнаружен максимум концентрации *Бхл d* на глубине 4 м, и меньший по величине подъем концентрации на глубине 6 м (рис. 5). Хотя его концентрация была невысо-

ВЕРТИКАЛЬНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ БАКТЕРИОХЛОРОФИЛЛОВ

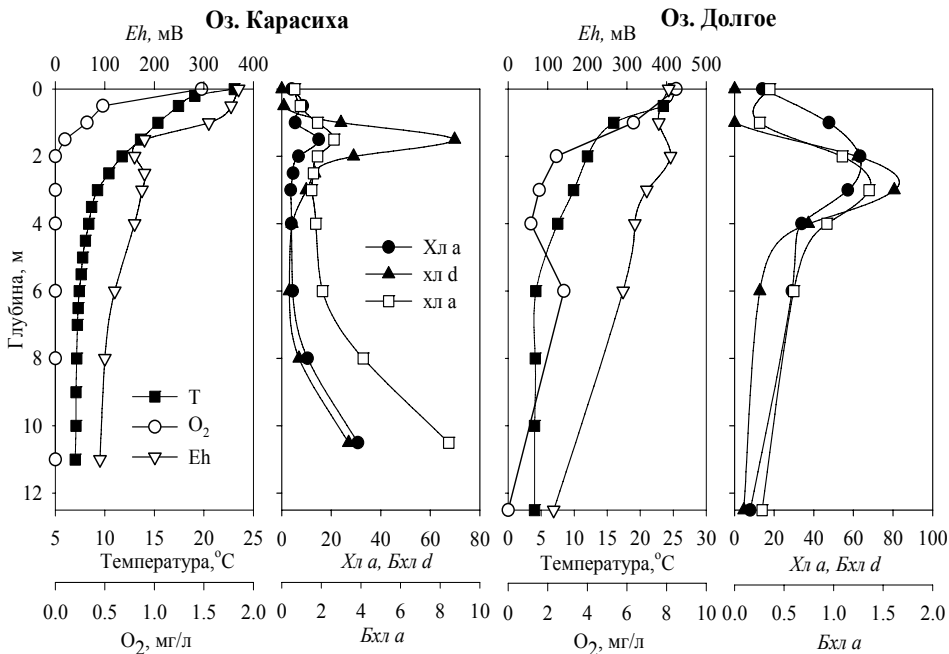


Рис. 3. Вертикальное распределение физико-химических характеристик и концентрации фотосинтетических пигментов в озёрах Карасиха (03.08.2007 г.) и Долгое (05.08.2007 г.). В оз. Долгое показано содержание кислорода, определенное йодометрическим титрованием

кой, она составляла на этих глубинах более 20% концентрации *Хл а*. На глубине 4 м был также обнаружен максимум *Бхл а* (0.86 мкг/л). Соотношение *Бхл а* и *Бхл d* указывает на присутствие в этом озере как зеленых, так и пурпурных бактерий. В оз. Ильинское, несмотря на значительное сходство его морфометрических и физико-химических характеристик с оз. Раифское, бактериохлорофиллы обнаружены не были.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Исследованные озёра разбиваются на две отчетливо разграниченные группы – относительно слабо гумифицированные проточные озёра системы реки Сумки и полигумозные непроточные и проточные озёра системы р. Сер-Булак. Кроме содержания гуминовых веществ, эти группы озёр отличаются по другим показателям, в частности величинам минерализации воды. За исключением двух озёр с наименьшей относительной глубиной – оз. Белое из первой и оз. Илантово из второй группы, все озёра были устойчиво стратифицированы, причем гипolimнион во всех озёрах в момент исследования был лишен кислорода. Аноксический гипolimнион часто обнаруживается даже в небольших гумозных озёрах из-за высокой

концентрации органических веществ и дефицита света для фотосинтеза (Salonen et al., 1984). Он характерен и для глубоких мезотрофных и эвтрофных светловодных озёр, в которых афотический гипolimнион получает значительные количества биомассы фито- и зоопланктона, а также органическое вещество детрита за счет седиментации из фотической зоны (Кузнецов, 1970; Hutchinson, 1957).

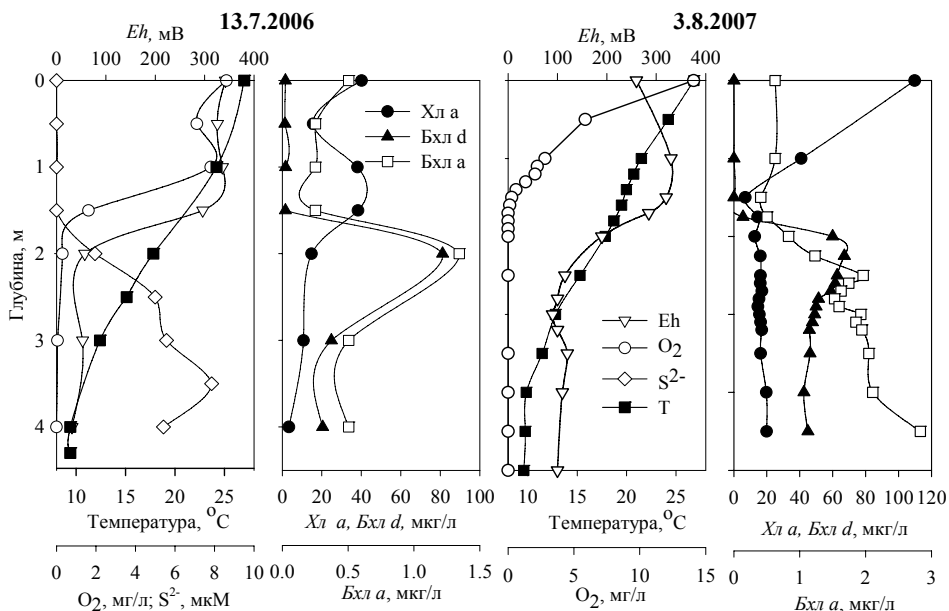


Рис. 4. Вертикальное распределение физико-химических характеристик и концентрации фотосинтетических пигментов в оз. Линево 13.07.2006 г. и 9.08.2007 г.

Водные массы гипolimниона этих двух групп озёр существенно отличались по окислительно-восстановительному потенциалу и химическому составу воды. В полигуменных озёрах после истощения кислорода в гипolimнионе в качестве основных акцепторов анаэробного дыхания, очевидно, выступали гуминовые кислоты и окисное железо. Накопление Fe(II) и восстановленных гуматов приводило к заметному снижению окислительно-восстановительного потенциала в гипolimнионе. В светловодных озёрах преобладающим процессом анаэробного дыхания в донных осадках, видимо, являлся метаногенез, а в слоях, прилегающих к окислину, судя по накоплению нитритов в области металимниона – первая фаза нитрат-редукции. Из-за высокого равновесного Eh пары нитрит/нитрат окислительно-восстановительный потенциал в гипolimнионе светловодных озёр снижался в значительно меньшей степени, чем в полигуменных. В последних, судя по низкой концентрации нитритов, нитратредукция либо была подавлена, либо не останавливалась на стадии нитритов.

ВЕРТИКАЛЬНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ БАКТЕРИОХЛОРОФИЛЛОВ

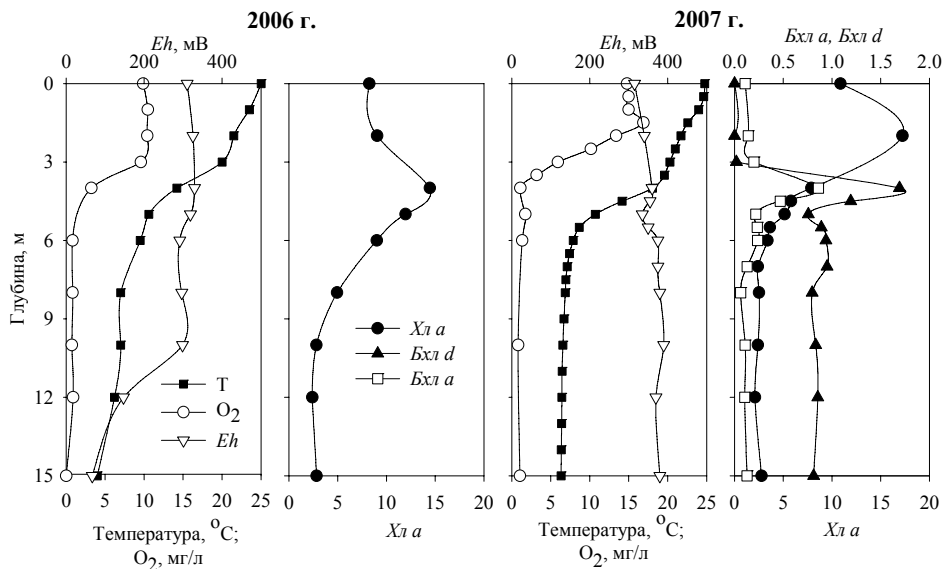


Рис. 5. Вертикальное распределение физико-химических характеристик и концентрации фотосинтетических пигментов в оз. Раифское 12.07.2006 г. и 3.08.2007 г. Концентрации кислорода определены йодометрическим титрованием

Несмотря на заметные различия, физико-химические условия в обеих группах исследованных озёр далеки от оптимума для анаэробных фототрофных бактерий. Большинство анаэробных фототрофных бактерий в качестве донора электронов для фиксации CO_2 нуждается в сероводороде, а его концентрации в исследованных озёрах низки. Кроме того, поглощение света гуминовыми кислотами изменяет спектральный состав и снижает количество световой энергии, доступной для фотосинтеза фототрофных бактерий. Поэтому общая эффективность использования света для новообразования органического вещества в экосистемах гумозных озёр низка по сравнению со светловодными водоёмами. Фототрофные организмы глубоких слоев воды в высокогумозных озёрах получают свет узкой оранжево-красной части спектра, который слабо поглощается фотосинтетическими пигментами АФБ, в особенности пурпурных бактерий. Во всех полигумозных озёрах, исследованных ранее (Arvola et al., 1992; Kuoppo-Leinikki, Salonen, 1992), преобладали зеленые бактерии. Фактором, определяющим их доминирование, является адаптация к низким интенсивностям света (Overmann, Garcia-Pichel, 2006). Концентрации *Bchl d*, обнаруженные в озёрах Волжско-Камского заповедника, значительно превышают концентрации *Bchl a*, что указывает на преобладание зеленых фототрофных бактерий и подтверждает наблюдения других исследователей.

Хотя по мнению Л. Арволы с соавторами (Arvola et al., 1992) распространение фототрофных бактерий в высокогумозных озёрах ограничивается узкой зоной бак-

териальной пластины, в исследованных нами озёрах это наблюдалось не всегда. В оз. Линево концентрации бактериохлорофиллов всегда были высоки и в придонных слоях, причем в 2007 г. во всей анаэробной зоне они составляли более 50% концентрации в максимумах. Возможно, это связано с миграциями фототрофных бактерий между зоной фотосинтеза и придонным слоем. Подобные вертикальные миграции между фотической зоной и афотическими слоями с высокой концентрацией биогенных элементов известны у цианобактерий (Padisak, 2003) и у аноксигенных фототрофных бактерий (Overmann, Garcia-Pichel, 2006).

В отличие от других озёр, в оз. Карасиха водное зеркало в период исследования было полностью покрыто слоем рясковых, в основном *Lemna minor*. Это ухудшило световые условия в водной толще, но одновременно из-за подавления кислородного фотосинтеза привело к подъёму уровня оксиклина до глубины 1.5 м. Поэтому затенение не вызвало снижения концентрации бактериохлорофиллов по сравнению с другими озёрами.

Следы бактериохлорофилла *a* были обнаружены не только в анаэробной зоне, но и в эпилимнионе части высокогумозных озёр. Это может быть связано с выносом пурпурных бактерий в эпилимнион из зоны их развития в металимнионе. Однако возможно и развитие АФБ, в частности, несерных пурпурных бактерий, на взвешенных органических частицах, представляющих собой локальные микроанаэробные зоны.

Обнаружение в 2007 г. в оз. Раифское небольших количеств Бхл *d* подтвердило присутствие в нем ранее обнаруженной нитчатой фототрофной бактерии *Chloronema giganteum* (Chloroflexales, Chloroflexi) (Уманская и др., 2007). Однако, судя по концентрациям пигментов, в озере должны присутствовать и пурпурные бактерии. Их пока не удалось обнаружить ни микроскопическими наблюдениями, ни методами культивирования. Надо отметить, что в области максимумов бактериохлорофиллов в этом озере отсутствуют какие-либо неорганические доноры для аноксигенного фотосинтеза, кроме нитритов, а величины E_h слишком высоки для сульфат- или железоредукции.

Присутствие в исследованных озёрах значительных концентраций бактериохлорофиллов, несмотря на низкое содержание сульфидов, позволяет поставить вопрос о химических субстратах, обеспечивающих в них развитие аноксигенных фототрофных бактерий. Хотя и в озёрах с высокой концентрацией сульфидов в гиполимнионе наибольшее развитие фототрофных бактерий тоже, как правило, обнаруживается в зоне, где концентрации сероводорода невелики, убыль сульфидов за счет фото- и хемосинтеза компенсируется в них за счет их диффузии из нижележащих слоев воды. Как правило, сульфатредукция в водной толще невелика по сравнению с донными отложениями (Горленко, 2004), но в некоторых озёрах регенерация сульфидов сульфат- и серовосстанавливающими бактериями непосредственно в слое аноксигенного фотосинтеза может служить источником сероводорода для фототрофных бактерий (Luthy et al., 2000). Возможно, развитие АФБ в большинстве исследованных озёр обусловлено подобным рециклингом сульфидов. С другой стороны, известны аноксигенные фототрофные бактерии, использующие в качестве доноров электронов не сульфиды, а восстановленное железо

ВЕРТИКАЛЬНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ БАКТЕРИОХЛОРОФИЛЛОВ

(Ehrenreich, Widdel, 1994; Heising et al., 1999), а недавно описана фотосинтезирующая бактерия, ассимилирующая CO₂ за счет окисления нитритов (Griffin et al., 2007). Кроме того, большинство аноксигенных фототрофных бактерий в той или иной степени способно к фотогетеротрофному метаболизму. Этот процесс, в отличие от фотоавтотрофии, невозможной без окисления каких-либо соединений, может вообще не требовать каких-либо доноров электронов. Известно, что все бен-тосные представители нитчатых аноксигенных фототрофных бактерий (Chloroflexales) фотогетеротрофны (Hanada, Pierson, 2006). Планктонные представители Chloroflexales, представители рода *Chloronema*, не получены в чистых культурах, и поэтому особенности их физиологии не вполне ясны. Однако их развитие приурочено к зонам озёр, где отсутствуют и кислород, и сульфиды (Дубинина, Горленко, 1975; Abella, Garcia-Gil, 1992), что является указанием либо на фотогетеротрофный метаболизм, либо на использование в качестве доноров для фотосинтеза соединений железа или нитритов.

Нами был обнаружен слабый рост пурпурных бактерий в накопительной культуре из оз. Линево на элективной среде (Ehrenreich, Widdel, 1994) для железокисляющих фототрофных бактерий. Однако из этого же озера была выделена и неидентифицированная культура Chlorobiaceae, растущая на стандартных средах Пффеннига для серных бактерий (Pffennig, Tüper, 1989), но не дающая роста на среде с восстановленным железом. Это указывает на то, что сообщество фототрофных бактерий, во всяком случае, в этом озере, использует различные доноры электронов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты исследования бактериохлорофиллов в озёрах Раифского участка Волжско-Камского заповедника показывают, что во всех стратифицированных полигуменных озёрах и в двух из трех мезогуменных озёр присутствуют пурпурные (фототрофные Proteobacteria) и зеленые (Chlorobiales и/или Chloroflexales) фототрофные бактерии. Для высокогуменных озёр, широко распространенных в лесном Поволжье, подобные результаты получены впервые. Судя по соотношению концентраций бактериохлорофиллов, во всех исследованных полигуменных озёрах преобладают зеленые бактерии. Значительный интерес для дальнейших исследований представляет обнаружение небольших количеств бактериохлорофиллов в оз. Раифское, в слоях с высоким окислительно-восстановительным потенциалом, в которых единственным неорганическим донором для аноксигенного фотосинтеза являются нитриты в микромолярных концентрациях.

Автор выражает благодарность администрации и сотрудникам Волжско-Камского заповедника, в особенности старшему научному сотруднику заповедника Е. Н. Унковской, за неоценимую помощь в организации и проведении работ, коллегам-участникам экспедиции – за сотрудничество при проведении исследований, а также рецензентам данной статьи за ценные замечания.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Горбунов М. Ю., Уманская М. В. Аноксигенные фототрофные бактерии в водоемах особо охраняемых территорий Самарской области // Экологические проблемы заповедных территорий России / Ин-т экологии Волж. бассейна РАН. Тольятти, 2003. С. 136 – 144.

- Горленко В. М. Экология водных микроорганизмов // Экология микроорганизмов. М. : Academia, 2004. С. 60 – 71.
- Дубинина Г. А., Горленко В. М. Новые нитчатые фотосинтезирующие бактерии с газовыми вакуолями // Микробиология. 1975. Т. 44, № 2. С. 511 – 517.
- Новиков Ю. В., Ласточкина К. О., Болдина З. Н. Методы исследования качества воды водоемов. М. : Медицина, 1990. 400 с.
- Кондратьева Е. Н. Автотрофные прокариоты. М. : Изд-во МГУ, 1996. 312 с.
- Кузнецов С. И. Микрофлора озер и ее геохимическая деятельность. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1970. 440 с.
- Палагушкина О. В., Бариева Ф. Ф., Унковская Е. Н. Видовой состав, биомасса и продуктивность фитопланктона озер Раифского участка Волжско-Камского заповедника и его охранной зоны // Тр. Волжско-Камского гос. природного заповедника. 2002. Вып. 5. С. 37 – 52.
- Уманская М. В., Горбунов М. Ю., Унковская Е. Н. Бактериопланктон озер Раифы (Татарстан, Россия) // Изв. Самар. науч. центра РАН. 2007. Т. 9, № 4. С. 987 – 995.
- Унковская Е. Н., Мингазова Н. М., Павлова Л. П. Гидрологическая и гидрохимическая характеристика водоемов Раифы // Тр. Волжско-Камского гос. природного заповедника. 2002. Вып. 5. С. 9 – 36.
- Abella C. A., Garcia-Gil L. J. Microbial ecology of planktonic filamentous phototrophic bacteria in holomictic freshwater lakes // Hydrobiologia. 1992. Vol. 243/244. P. 79 – 86.
- Arvola L., Salonen K., Kankaala P., Lehtovaara A. Vertical distributions of bacteria and algae in a steeply stratified humic lake under high grazing pressure from *Daphnia longispina* // Hydrobiologia. 1992. Vol. 229. P. 253 – 269.
- Dumestre J.-F., Casamayor E. O., Massana R., Pedrós-Alió C. Changes in bacterial and archaeal assemblages in an equatorial river induced by the water eutrophication of Petit Saut dam reservoir (French Guiana) // Aquat. Microb. Ecol. 2001 Vol. 26, № 1. P. 209 – 221.
- Ehrenreich A., Widdel F. Anaerobic oxidation of ferrous iron by purple bacteria, a new type of phototrophic metabolism // Appl. Environ. Microbiol. 1994. Vol. 60, № 12. P. 4517 – 4526.
- Griffin B.M., Schott J., Schink B. Nitrite, an Electron Donor for Anoxygenic Photosynthesis // Science. 2007. Vol. 316, № 5833. P. 1870.
- Hanada S., Pierson B. K. The Family Chloroflexaceae // The Prokaryotes. N. Y. : Springer, 2006. Vol. 7. P. 815 – 842.
- Heising S., Richter L., Ludwig W., Schink B. Chlorobium ferrooxidans sp. nov., a phototrophic green sulfur bacterium that oxidizes ferrous iron in coculture with a «Geospirillum» sp. strain // Arch. Microbiol. 1999. Vol. 172, № 2. P. 116 – 124.
- Hutchinson G. E. A treatise on limnology. Vol. 1. Geography, physics, and chemistry. N. Y. : Willey and Sons, 1957. 1015 p.
- Jones R. I. The influence of humic substances on lacustrine planktonic food chains // Hydrobiologia. 1992. Vol. 229, № 1. P. 73 – 91.
- Jorgensen B. B., Kuenen J. G., Cohen Y. Microbial transformations of sulfur compounds in a stratified lake (Solar Lake, Sinai) // Limnol. Oceanogr. 1979. Vol. 24, № 5. P. 799 – 822.
- Kuippo-Leinikki P., Salonen K. Bacterioplankton in a small polyhumic lake with an anoxic hypolimnion // Hydrobiologia. 1992. Vol. 229, № 1. P. 159 – 168.
- Luthy L., Fritz M., Bachofen R. In situ determination of sulfide turnover rates in a meromictic alpine lake // Appl. Environ. Microbiol. 2000. Vol. 66, № 2. P. 712 – 717.
- Overmann J., Garcia-Pichel F. The Phototrophic Way of Life // The Prokaryotes. N. Y. : Springer, 2006. Vol. 2. P. 32 – 85.
- Padisak J. Phytoplankton // The Lake Handbook. Vol. 1. Limnology and limnetic ecology. N. Y. : Blackwell Publ., 2003. P. 251 – 308.

ВЕРТИКАЛЬНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ БАКТЕРИОХЛОРОФИЛЛОВ

Permentier H. P., Schmidt K. A., Kobayashi M., Akiyama M., Hager-Braun C., Neerken S., Miller M., Amesz J. Composition and optical properties of reaction centre core complexes from the green sulfur bacteria *Prosthecochloris aestuarii* and *Chlorobium tepidum* // *Photosynthesis Res.* 2000. Vol. 64, № 1. P. 27 – 39.

Pfennig N., Trüper H. G. Anoxygenic phototrophic bacteria // *Bergey's manual of systematic bacteriology*. Baltimor : William and Wilkins, 1989. Vol. 3. P. 1635 – 1709.

Reynolds C. S. Physical properties of water relevant to limnology and limnetic ecology // *The Lake Handbook*. Vol. 1. Limnology and limnetic ecology. N. Y. : Blackwell Publ., 2003. P. 107 – 114.

Salonen K., Arvola L., Rask M. Autumnal and vernal circulation of small forest lakes in Southern Finland // *Verh. Intern. Ver. Limnol.* 1984. Vol. 22. P. 103 – 107.

Scheer H. An overview of chlorophylls and bacteriochlorophylls: Biochemistry, biophysics, functions and applications // *Chlorophylls and Bacteriochlorophylls*. N. Y. : Springer, 2006. P. 1 – 26.

Steinberg C. E. W. Regulatory impacts of humic substances in lakes // *The Lake Handbook*. Vol. 1. Limnology and limnetic ecology. N. Y. : Blackwell Publ., 2003. P. 153 – 196.

Takahashi M., Ishimura S. Photosynthetic properties and growth of photosynthetic sulfur bacteria in lakes // *Limnol. Oceanogr.* 1970. Vol. 15, № 6. P. 929 – 944.

УДК 581.524(574.55)

ОТРАЖЕНИЕ ЭКОСИСТЕМНОГО РАЗНООБРАЗИЯ НА КАРТАХ СРЕДНЕГО МАСШТАБА

Л. А. Димеева

*Институт ботаники и фитоинтродукции
Министерства образования и науки Республики Казахстан
Казахстан, 050040, Алматы, Тимирязева, 36-д
E-mail: l.dimeyeva@mail.ru*

Поступила в редакцию 19.11.10 г.

Отражение экосистемного разнообразия на картах среднего масштаба. – Димеева Л. А. – Оценка экосистемного разнообразия проведена для территории влияния Аральского экологического кризиса. Составлены классификация и среднемасштабная карта экосистем Северо-Восточного Приаралья. Классификация экосистем разработана на основе комплексной оценки растительного покрова, почв и рельефа. Иерархия уровней включает элементарную экосистему, тип экосистемы, группу экосистем, класс экосистем, порядок экосистем, получивших отражение в структуре легенды и единицах картографирования. Обсуждаются вопросы опустынивания экосистем в границах контуров карты. Инвентаризация экосистемного разнообразия на типологическом и топологическом уровнях является необходимым условием для принятия решений по снижению негативных последствий экологического кризиса.

Ключевые слова: пустынные экосистемы, классификация, картографирование, опустынивание.

Ecosystematic diversity reflection in medium-scale maps. – Dimeyeva L. A. – Ecosystematic diversity was assessed for the territory affected by the Aral ecological crisis. A classification and a medium-scale map of ecosystems have been worked out for the North-Eastern Aral region. Our classification of the ecosystems is based on complex evaluation of the vegetation cover, soils, and topography. The hierarchy of levels contains an elementary ecosystem, the type of the ecosystem, a group of ecosystems, a class of ecosystems, and an order of ecosystems, which were used as mapping units in a legend. Ecosystem desertification problems are discussed. Inventory of the ecosystems on typological and topological levels is a necessary requirement for decision-making on reduction of ecological crisis consequences.

Key words: desert ecosystems, classification, mapping, desertification.

ВВЕДЕНИЕ

Понятие «биологическое разнообразие» включает в себя разнообразие в рамках вида, между видами и разнообразие экосистем (Конвенция..., 1992). Внутривидовое генетическое разнообразие обеспечивается в рамках популяции. Видовой уровень разнообразия рассматривается как базовый, а вид является единицей учета биоразнообразия (Лебедева и др., 1999). Экосистемное разнообразие оценивается набором экосистем разного типа в пределах крупных территориальных единиц. Лучшим способом отражения разнообразия экосистем являются картографические модели. Вопросы построения классификации и создания на ее основе легенды к среднемасштабной карте экосистем рассматриваются на примере региона Аральского экологического кризиса.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Под экосистемами понимаются природно-территориальные комплексы, состоящие из двух основных частей: абиотической среды и живых организмов, в которых совершается внешний и внутренний круговорот вещества (Tansley, 1935). Экосистема – это часть территории, характеризующаяся однородным рельефом, одним типом или подтипом почв и набором растительных сообществ, обладающих сходной реакцией на природные и антропогенные воздействия (Глобально значимые..., 2007). Элементарная экосистема соответствует биогеоценозу (Сукачев, 1954) или ценоэкосистеме (Быков, 1970), которые в геоботанических исследованиях рассматриваются в границах растительных сообществ (фитоценозов).

Изначально понятие «экосистема» не включало никаких классификационных рангов. Однако при изучении экосистем отдельных территорий стало необходимым деление их по уровням пространственной организации: элементарный, локальный, ландшафтный и региональный (Виноградов, 1984; Огарь, 2006). Деление на уровни позволяет выбрать единицы классификации для целей картографирования экосистем.

Элементарные экосистемы объединяются в тип экосистем по принадлежности их к одному типу (или группе типов) почв и одной растительной формации в пределах однородного рельефа (Огарь, 2006). Для объединения в группы экосистем определяются формы мезорельефа, род почв и характерные им растительные формации (Глобально значимые..., 2007). При классификации наземных экосистем большое внимание уделяется установлению типа водного режима территории: автоморфный (климатогенный) (грунтовые воды глубже 5 – 6 м); полугидроморфный (грунтовые воды на глубине 3.5 – 5 м); гидроморфный (грунтовые воды на глубине < 2.5 – 3 м). Объединение в классы среди автоморфных, полугидроморфных и гидроморфных экосистем производится по разным критериям. Для автоморфных экосистем учитываются: зональность, эколого-физиономические типы растительности (Ботаническая география..., 2003), особенности почвенно-грунтовых условий, эдафические варианты растительности. Полугидроморфные и гидроморфные экосистемы подразделяются на классы по эколого-физиономическим критериям растительного покрова. Наиболее крупная единица классификации – порядок экосистем.

Элементарная экосистема соответствует низшему уровню и картируется в крупном масштабе. Локальному уровню соответствуют экосистемы более высокого ранга – мезоэкосистемы, при их выделении используются наиболее физиономические признаки: тип рельефа и растительные сообщества. Мезоэкосистемам локального уровня соответствуют комплексы, сочетания и экологические ряды растительных сообществ. Мезоструктурный уровень размерности является наиболее приемлемым для картографирования экосистем в среднем масштабе (Глобально значимые..., 2007). Картографирование экосистем основано на комплексном подходе, при котором учитываются природные факторы, определяющие условия формирования и существования экосистем конкретных участков (Огарь, 2006). Для разработки карты современного состояния экосистем учитываются закономерности распределения биоты в зависимости от экологических условий; существующие взаимосвязи между компонентами внутри и между экосистемами; антропогенные модификации экосистем (Исаченко, 1980).

В основу работы положены многолетние геоботанические и экосистемные исследования в Северо-Восточном Приаралье. Описание растительного покрова и почв осуществлялось стандартными методами (Полевая геоботаника, 1959 – 1976; Почвенная съемка, 1959). Для оценки степени антропогенной нарушенности и опустынивания использовали критерии растительного и почвенного покрова (Методические рекомендации..., 1989; Фаизов, Асанбаев, 1996; Рачковская и др., 1999; Курочкина, Кокарев, 2007 и др.). Полевое картирование экосистем проводилось сочетанием детально-маршрутного метода и ландшафтно-экологического профилирования с использованием топографической основы и космических снимков. Для разработки карты использовался метод визуального дешифрирования космического снимка SPOT/HRVIR, июнь 2006 г. (собственность департамента экологии Института леса, г. Тукуба (Япония)) с использованием данных наземной картографической съемки и определением GPS координат для конкретных экосистем в границах растительных сообществ.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Классификация экосистем Северо-Восточного Приаралья до ранга классов отражена в схеме (рис. 1). В пределах Северо-Восточного Приаралья представлено 3 порядка экосистем: аквальные, наземные природные и наземные антропогенно нарушенные. Каждый класс объединяет от одной до нескольких групп экосистем. Среди автоморфных экосистем выделены классы: зональных пустынных, пустынно-солянковых, псаммофитных и саксауловых экосистем. Полуэдоморфные экосистемы относятся к одному классу – постаквальных экосистем первичной морской равнины (осушенного дна Аральского моря), для которых характерны незавершенность сукцессионных рядов почвенно-растительного покрова и быстрая смена одних типов экосистем другими. Гидроморфные экосистемы подразделяются на классы: однолетнесолянковые, лугово-тугайные, болотные, кустарниковые экосистемы. Аквальные – делятся на классы: морские, озерные и речные экосистемы.

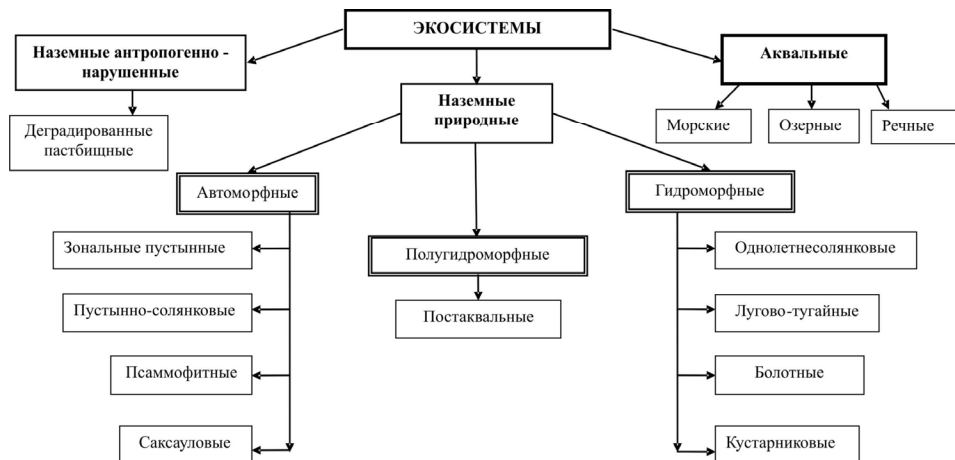


Рис. 1. Экосистемы Северо-Восточного Приаралья

ОТРАЖЕНИЕ ЭКОСИСТЕМНОГО РАЗНООБРАЗИЯ

Карта экосистем Северо-Восточного Приаралья (рис. 2) разработана по результатам картографической съемки 2009 г. с учетом ранее выполненных работ (Geldyeva et al., 1998, 2001). Структура легенды и единицы картографирования основаны на классификационном подразделении экосистем разного ранга. Основной картируемой единицей для карт среднего масштаба является группа экосистем, которая соответствует как однородным, так и гетерогенным единицам растительного покрова в пределах наземных экосистем. Для выявления биоразнообразия аквальных экосистем использована работа гидробиологов ЗИН РАН (Orlova et al., 1998). Легенда к карте включает 20 номеров.

Разработанная карта является инвентаризационной, которая может стать основой для составления картографических моделей оценочного и прогнозно-рекомендательного типа. Поконтурная оценка современного состояния экосистем особенно актуальна для Аральского региона. Сокращение акватории моря и продолжающаяся деградация земель ухудшают экологическую обстановку в Приаралье. Образовавшаяся полоса донных отложений является источником выноса соли, пыли, песка и очагом сильного опустынивания (Курочкина, Димеева, 2008). В экосистемах осушенного дна Аральского моря продолжается формирование рельефа и почвенно-растительного покрова. Растительные сообщества и группировки находятся на инициальных (см. рис. 2, контура 13, 14), и промежуточных (контура 8 – 12) стадиях первичной сукцессии (Димеева, 2010). На коренном берегу в пределах новоаральской террасы формирование экосистем достигло предклимаксовых (позднесукцессионных) стадий (контура 4 – 6). Учет динамики наиболее молодых экосистем позволяет решать задачи мониторинга и планировать фитомелиоративные мероприятия для ускорения хода естественного зарастания и борьбы с опустыниванием.

Зональные автоморфные белоземельно-полынные и эфемероидно-белоземельно-полынные экосистемы (контур 1) характеризуются умеренной степенью опустынивания, связанной с пастбищной нагрузкой. При средней степени нарушения снижается общее проективное покрытие растительности, возрастает доля эфемеров, уплотняется поверхность почвы, появляется «тропинчатость». В результате многосезонного выпаса скота локально отмечены процессы сильного опустынивания, с очагами эрозии. Для биоргуновых экосистем (контур 2) характерно слабое опустынивание, однако вблизи населенных пунктов они деградируют и сменяются однолетнесолянковыми.

Псаммофитно-полынные, псаммофитнокустарниковые экосистемы на бугристых и мелкобугристых песках (контур 3) подвержены сильному опустыниванию вследствие чрезмерного выпаса. Усиление пастбищной нагрузки приводит к засорению ядовитыми и непоедаемыми видами: адраспаном (*Peganum harmala* L.), ирисом (*Iris tenuifolia* Pall.), дикой рожью (*Secale silvestre* Host), кузинией (*Cousinia affinis* Schrenk), среди кустарников преобладает песчаная акация (*Ammodendron bifolium* (Pall.) Yakovl.). Местами отмечаются очаги дефляции. Очень сильное опустынивание отмечено в радиусе 5 км от населенных пунктов (контур 7), растительный покров деградирован, поверхность песчаных почв разбита, дефляционные процессы преобладают. Задачи реабилитации пастбищных экосистем заключаются

во внедрении пастбищеоборота и нормированного выпаса, проведении фитомелиорации нарушенных угодий.

Гидроморфные экосистемы претерпели значительные изменения с начала 60-х гг. прошлого столетия. В связи с зарегулированием стока Сырдарьи целой серией плотин в 1971 г. полностью прекратились разливы реки в летне-весенние паводки, уменьшился объем стоков, повысилась минерализация (Новикова, 1997), в результате чего развилось ирригационное опустынивание (Залетаев, 1995). Особенно уязвимыми к антропогенным факторам оказались экосистемы тугайных лесов (контур 16). К концу 1990-х гг. их площадь в долине Сырдарьи сократилась на 70 – 75% (Ogar, 1997). В свою очередь, площадь кустарниковых экосистем (контур 17), особенно тамариковых зарослей, увеличилась более чем в 5 раз (Экономическая оценка..., 2004). Задача сохранения тугайных лесов состоит в регулировании хозяйственного использования и охране на заповедных участках (Курочкина, Димеева, 2008).

Водно-болотные экосистемы (контур 15) занимают мелководные аквальные зоны, прибрежные участки, прилегающие к водоёмам, руслам рек, каналам, дельтовые озера. Для экосистем характерно опустынивание средней степени с очагами сильной. Деградация прибрежно-водной растительности обусловлена развитием инфраструктуры (плотины, дамбы, каналы, обвалования). В настоящее время озерные системы в дельте Сырдарьи поддерживаются гидросооружениями. Характер гидрологического режима отражается на состоянии экосистем. При достаточной подаче воды заполняются многочисленные озера, участки с зарослями тростника, рогоза, камыша занимают значительные площади. При снижении объема воды происходит смена на луговые виды с увеличением участия галофитного разнотравья (*Aeluropus litoralis* (Gouan) Parl., *Juncus gerardii* Loisel., *Crypsis schoenoides* (L.) Lam.) и кустарников (*Tamarix hispida* Willd., *T. laxa* Willd., *Lycium ruthenicum* Murr.). При высыхании озер сукцессионные преобразования идут по ксеро- и галосериям. Высохшие участки зарастают сорнотравными и однолетнесолянковыми сообществами. Нарушение гидрологического баланса водно-болотных угодий происходит также при строительстве защитных дамб, препятствующих естественному половодью. При создании новых защитных дамб необходимо учитывать целесообразность строительства и ограничивать их длину только потенциально опасными участками. Новые экосистемы травяных болот формируются вдоль каналов орошения, но они отличаются упрощенной структурой и флористической бедностью (Новикова, 1997).

После строительства дамбы между Большим и Малым Аралом в 2005 г. начала формироваться новая авандельта Сырдарьи с тростниковыми экосистемами. Приток пресной речной воды привел к снижению минерализации Северного Аральского моря с 23 до 17 г/л (контур 18) и восстановлению биоразнообразия солоноватоводных экосистем (Micklin, Aladin, 2008). Деградация интразонального растительного покрова в долинах и дельтах идет более быстрыми темпами, чем в других типах экосистем, с потерей биоразнообразия и ресурсного потенциала, упрощением и перестройкой экосистем. При установлении первоначального гидрологического режима происходит постепенное восстановление биоразнообразия, контролируемое закономерностями природных сукцессий и флуктуаций (Хорикава и др., 2007).

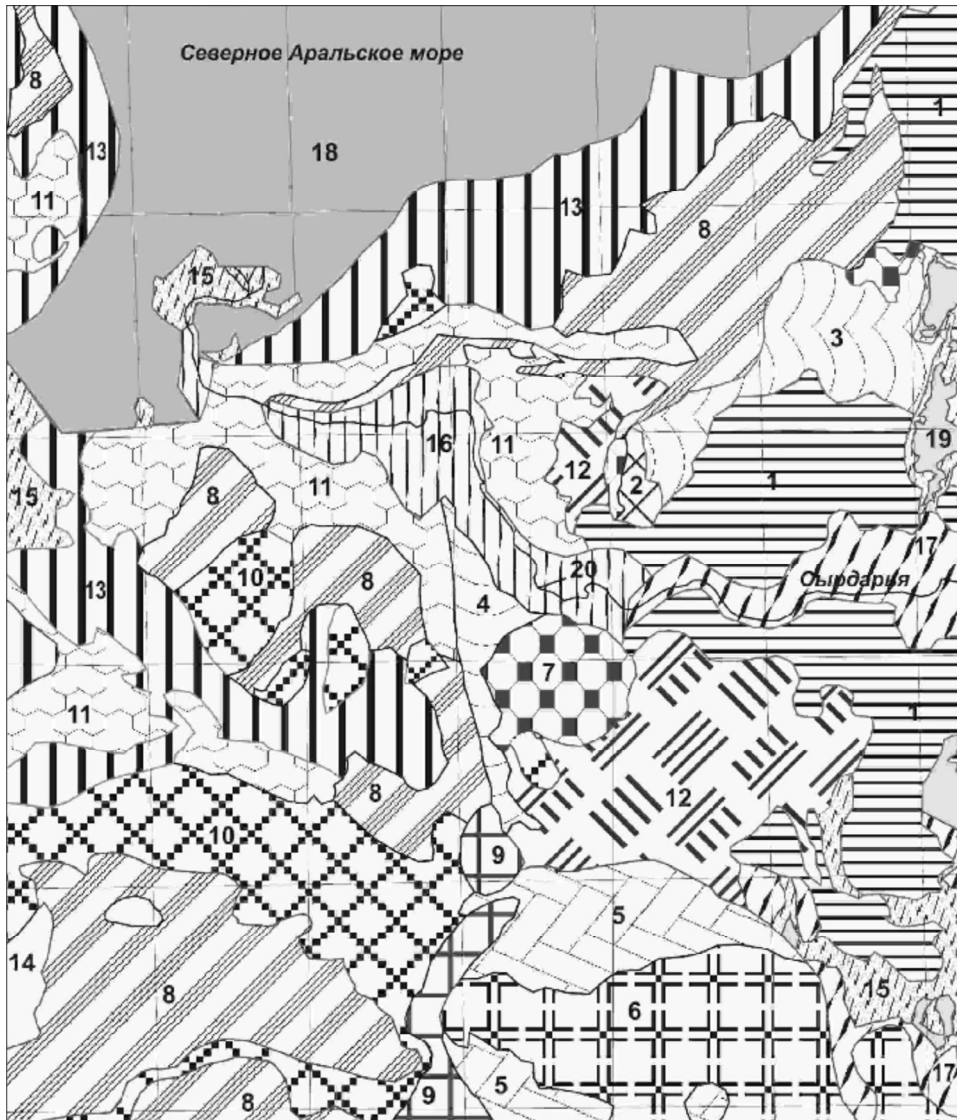


Рис. 2. Карта экосистем Северо-Восточного Приаралья (М 1 : 500 000)

Пустынные экосистемы

Наземные природные

Аутоморфные

Полынные и многолетнесолянковые останцовых возвышенностей

1. Экосистемы слабоденудационных равнин с белоземельнополынными сообществами (*Artemisia terrae-albae*) с участием эфемеров (*Eremopyrum orientale*, *E. triti-*

ceum, *Koelpinia linearis*, *Alyssum turkestanicum*), эфемероидов (*Poa bulbosa*, *Tulipa borszczowii*, *A. schubertii*) и осоково-белоземельнопопынными (*Carex pachystylis*) сообществами на бурых пустынных почвах.

2. Экосистемы денудационных структурных слабоволнистых равнин с биоргуновыми (*Anabasis salsa*) сообществами с участием полыни белоземельной (*Artemisia terrae-albae*), однолетних солянок (*Climacoptera aralensis*, *Salsola foliosa*, *Girgensohnia oppositiflora*) и адраспана (*Peganum harmala*) на солончаках пустынных и такыровидных солончаковых почвах.

Псаммофитнопопынные, псаммофитнокустарниковые, саксауловые аккумулятивных эоловых равнин

3. Экосистемы бугристых и мелкобугристых песков, местами разбитых, с песчанопопынными, злаково-попынными (*Artemisia arenaria*, *A. terrae-albae*, *Leymus racemosus*, *Agropyron fragile*) с участием осоки (*Carex pachystylis*), псаммофитнокустарниковыми (*Calligonum leucocladum*, *C. aphyllum*, *Ammodendron bifolium*, *Eremosparton aphyllum*, *Salsola arbuscula*, *Atraphaxis spinosa*) с адраспаном, ирисом и жантаком (*Peganum harmala*, *Iris tenuifolia*, *Alhagi pseudalhagi*) сообществами.

4. Экосистемы мелкобугристых песков с псаммофитнокустарниковыми (*Calligonum aphyllum*, *Eremosparton aphyllum*, *Astragalus brachypus*, *Ammodendron bifolium*, *Convolvulus subsericeus*) в сочетании с гребенщикowymi (*Tamarix ramosissima*, *T. hohenackeri*) сообществами.

5. Экосистемы эоловой слабонаклонной равнины с однолетнесолянково-саксауловыми и эфемеро-саксауловыми (*Haloxylon aphyllum*, *Climacoptera aralensis*, *C. brachiata*, *Eremopyrum orientale*, *E. triticeum*, *Lepidium perfoliatum*) сообществами на приморских песках.

Многолетнесолянковые и саксауловые древнедельтовой аллювиальной равнины

6. Экосистемы древнедельтовой равнины, пересеченной сухими руслами, с однолетнесолянково-итсигековыми и однолетнесолянково-саксауловыми (*Anabasis aphylla*, *Haloxylon aphyllum*, *Climacoptera brachiata*, *C. aralensis*, *Salsola foliosa*) сообществами на такыровидных пустынных почвах.

Наземные антропогенно-нарушенные

7. Экосистемы деградированных пастбищ с сорнотравными (*Peganum harmala*, *Anabasis aphylla*, *Salsola nitraria*, *Atriplex tatarica*, *Euphorbia seguierana*, *Heliotropium arguzioides*) группировками и сообществами.

Полугидроморфные

Сочносолянковые, галофитнокустарниковые, галофитнотравянистые первичной морской равнины

8. Экосистемы плоской слабонаклонной равнины с сочетаниями однолетнесолянковых (*Climacoptera aralensis*, *C. lanata*, *Salsola nitraria*, *Suaeda acuminata*) на солончаках приморских, галофитноразнотравных (*Limonium otolepis*, *Frankenia hirsuta*), галофитнокустарниковых (*Tamarix hispida*, *Nitraria schoberi*), галофитнополукустарничковых (*Halocnemum strobilaceum*) мозаичных сообществ и группировок на приморских солончаковых почвах.

9. Экосистемы слабоогнутой низкобугристой равнины с сарсазановыми, селитрянковыми (*Halocnemum strobilaceum*, *Nitraria schoberi*) с единичным саксаулом (*Haloxylon aphyllum*) сообществами и группировками на солончаках приморских с навеянным песчаным чехлом.

10. Экосистемы слабоогнутой равнины с однолетнесолянково- и гребенщиково-соляноколосниковыми (*Halostachys belangeriana*, *Tamarix laxa*, *T. elongata*, *Climacoptera aralensis*, *Petrosimonia squarrosa*) сообществами на солончаках приморских.

ОТРАЖЕНИЕ ЭКОСИСТЕМНОГО РАЗНООБРАЗИЯ

11. Экосистемы слаборасчлененной равнины с эфемеро-горцево-гребенщикowymi (*Tamarix laxa*, *T. elongata*, *T. hispida*, *Polygonum monspeliense*, *Descurainia sophia*, *Strigosella circinata*) с тростником (*Phragmites australis*) и галофитным разнотравьем (*Karelinia caspia*, *Aeluropus litoralis*, *Atriplex litoralis*) сообществами на солончаках луговых.

12. Экосистемы слабовогнутой равнины с сочетаниями однолетнесолянково-соляноколосниковых (*Halostachys belangeriana*, *Climacoptera aralensis*) на солончаках корково-пухлых, итсигековых (*Anabasis aphylla*) на солончаках такыровидных, мелколистносведовых (*Suaeda microphylla*), гребенщикowych (*Tamarix hispida*, *T. laxa*) сообществ на солончаках луговых.

Гидроморфные

Однолетнесолянковые первичной морской равнины

13. Экосистемы плоской слабонаклонной равнины с однолетнесолянковыми (*Climacoptera aralensis*, *Petrosimonia triandra*, *Suaeda acuminata*, *Salicornia europaea*) сообществами и группировками с единичными кустарниками (*Tamarix hispida*, *T. elongata*, *Halostachys belangeriana*, *Nitraria schoberi*) на солончаках маршевых и приморских.

14. Экосистемы плоской слабонаклонной равнины с единичными однолетними солянками (*Atriplex pratovii*, *Bassia hyssopifolia*) на корковых солончаках с навейным песчаным чехлом.

Болотные, лугово-тугайные, кустарниковые аллювиально-дельтовой равнины р. Сырдарьи

15. Экосистемы авандельты и низких озерных террас с тростниковыми, рогозовыми, камышовыми (*Phragmites australis*, *Typha angustifolia*, *Scirpus litoralis*, *S. lacustris*, *S. tabernaemontani*) сообществами на иловато-болотных почвах.

16. Экосистемы прирусловой поймы с лохово-ивовыми (*Salix songarica*, *S. wilhelmsiana*, *Elaeagnus oxycarpa*) с участием кустарников (*Tamarix ramosissima*, *T. laxa*, *T. hispida*, *T. elongata*, *Halimodendron halodendron*) и разнотравно-злаковыми (*Calamagrostis epigeios*, *Phragmites australis*, *Sphaerophysa salsula*, *Glycyrrhiza glabra*, *Lythrum salicaria*, *Xanthium strumarium*, *Calystegia sepium*) сообществами на пойменных лесолуговых почвах.

17. Экосистемы надпойменных и высоких озерных террас с однолетнесолянково-кустарниковыми и галофитнозлаково-кустарниковыми (*Halimodendron halodendron*, *Tamarix ramosissima*, *T. laxa*, *T. hispida*, *T. elongata*, *Lycium ruthenicum*, *Climacoptera brachiata*, *Suaeda linifolia*, *Bassia sedoides*, *Atriplex saggitata*, *Artemisia scopiformis*, *Leymus multicaulis*, *Phragmites australis*, *Aeluropus litoralis*) сообществами на солончаках луговых и луговых засоленных почвах.

Аквальные экосистемы

18. Экосистемы открытой морской акватории Северного Аральского моря с редкими сообществами погруженно-водных макрофитов (*Zostera noltii*, *Ruppia cirrhosa*, *Cladophora glomerata*, *C. fracta*, *Chaetomorpha linum*).

19. Экосистемы пресных озер дельты р. Сырдарьи с сообществами погруженно-водных (*Potamogeton filiformis*, *P. crispus*, *P. perfoliatus*, *Myriophyllum spicatum*, *Hydrocharis morsus-ranae*) и воздушно-водных (*Sparganium stoloniferum*, *Alisma plantago-aquatica*, *Butomus umbellatus*) макрофитов.

20. Экосистемы речные проточные р. Сырдарьи с разреженными сообществами погруженно-водных макрофитов (*Potamogeton filiformis*, *P. crispus*, *P. perfoliatus*, *Myriophyllum spicatum*, *Hydrocharis morsus-ranae*) и зеленых нитчатых водорослей (*Spirogyra* sp., *Mougeotia* sp.).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

1. Оценка экосистемного разнообразия и разработка картографических моделей является актуальной задачей, в особенности для экологически нестабильных регионов.

2. При разработке классификации экосистем следует использовать показатели растительного покрова, почв и рельефа.

3. Иерархия уровней единиц картографирования включает элементарную экосистему, тип экосистемы, группу экосистем, класс экосистем, порядок экосистем.

4. Группа экосистем является основной картируемой единицей для карт среднего масштаба. Классы, порядки экосистем отражаются в структуре подзаголовков легенды.

Поконтурное рассмотрение современного состояния экосистем Северо-Восточного Приаралья позволило выявить процессы опустынивания и определить основные задачи по снижению негативных последствий экологического кризиса.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ботаническая география Казахстана и Средней Азии (в пределах пустынной зоны) / под ред. Е. И. Рачковской, Е. А. Волковой, В. Н. Храмова. СПб. : Бостон-Спектр, 2003. 424 с.
Быков Б. А. Введение в фитоценологию. Алма-Ата : Наука, 1970. 226 с.

Виноградов Б. В. Аэрокосмический мониторинг экосистем. М. : Наука, 1984. 20 с.

Глобально значимые водно-болотные угодья Казахстана : в 3 т. Астана : Комплекс, 2007. Т. 1. 264 с.; Т. 2. 271 с.; Т. 3. 271 с.

Димеева Л. А. Картографирование динамики растительности осушенного дна Аральского моря // Вестн. Нац. АН Республики Казахстан. 2010. №3. С. 81 – 84.

Залетаев В. С. Ирригационное опустынивание и дестабилизация среды как элементы экологического влияния орошения в аридных зонах // Аридные экосистемы. 1995. Т. 1, № 1. С. 22 – 26.

Исаченко А. Г. Оптимизация природной среды. Географические аспекты. М. : Мысль, 1980. 178 с.

Конвенция о биологическом разнообразии. Рио-де-Жанейро, Бразилия, 1992.

Курочкина Л. Я., Димеева Л. А. Задачи борьбы с опустыниванием в Аральском регионе // Проблемы обеспечения биологической безопасности Казахстана : материалы науч. конф., посвящ. 80-летию академика Нац. АН Республики Казахстан И. О. Байтулина. Алматы : Изд-во «LEM», 2008. С. 50 – 53.

Курочкина Л. Я., Кокарев А. Л. К методике составления мелкомасштабных карт опустынивания // Аридные экосистемы. 2007. Т. 13, № 33 – 34. С. 40 – 54.

Лебедева Н. В., Дроздов Н.Н., Криволицкий Д. А. Биоразнообразие и методы его оценки. М. : Изд-во МГУ, 1999. 95 с.

Методические рекомендации по оценке и картографированию современного состояния экосистем МНР / под ред. П. Д. Гунина, Е. А. Востоковой. Улан-Батор : Изд-во ГУГК МИР, 1989. 108 с.

Новикова Н. М. Принципы сохранения ботанического разнообразия дельтовых равнин Турана : автореф. дис. ... д-ра геогр. наук. М., 1997. 103 с.

Огарь Н. П. Принципы выделения экосистем как территориальных единиц для картографирования и экологической оценки // Терра. 2006. № 1. С. 139 – 145.

Полевая геоботаника : в 5 т. М. ; Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1959 – 1976. Т. 1. 1959. 444 с. ; Т. 2. 1960. 500 с. ; Т. 3. 1964. 531 с. ; Т. 4. 1972. 330 с. ; Т. 5. 1976. 320 с.

ОТРАЖЕНИЕ ЭКОСИСТЕМНОГО РАЗНООБРАЗИЯ

Почвенная съемка. Руководство по полевым исследованиям и картированию почв. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1959. 346 с.

Рачковская Е. И., Огарь Н. П., Марынич О. В. Факторы антропогенной трансформации и их влияние на растительность степей Казахстана // Степной бюллетень. 1999. № 5. С. 22 – 25.

Сукачев В. Н. Некоторые общие теоретические вопросы фитоценологии // Вопр. ботаники. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1954. Т. 1. С. 289 – 330.

Фаизов К. Ш., Асанбаев И. К. Систематика и диагностика антропогенно нарушенных почв // Изв. АН КазССР. Сер. биол. 1996. № 3. С. 17 – 23.

Хорикава М., Димеева Л. А., Оябу Т., Цуяма И., Моримото Ю., Иишита Н. Оценка изменений водно-болотных угодий низовий Сырдарьи и возможность их реабилитации // Тр. Барсакельмского гос. природного заповедника. Алматы, 2007. Вып. 2. С. 95 – 103.

Экономическая оценка локальных и совместных мер по сокращению социально-экономического ущерба в зоне Приаралья. Проект ИНТАС Арал-2000-1059. Вена ; Амстердам ; Москва ; Алматы ; Ташкент, 2004. 156 с.

Geldyeva G., Budnikova T., Governik I., Dimeyeva L., Ogar N., Evstifeev Yu., Los V., Scorintseva I., Geldyev B. Assessment of desertification processes in natural complexes of the Syr-Dar'ya delta // Ecological research and monitoring of the Aral Sea deltas. UNESCO Aral Sea Project. Paris, 1998. P. 15 – 41.

Geldyeva G. V., Ogar N. P., Scorintseva I. B., Geldyev B. V., Budnikova T. I., Dimeyeva L. A. Monitoring and modeling of desertification processes in the Syr Dar'ya and Amu Dar'ya River deltas, for GIS // Ecological research and monitoring of the Aral sea deltas. A basis for restoration. UNESCO Aral Sea Project. 1997 – 2000 Final Scientific reports. Paris, 2001. Book 2. P. 119 – 153.

Micklin Ph., Aladin N. V. Reclaiming the Aral Sea // Scientific American. April 2008. P. 64 – 71.

Ogar N. Dynamics of ecosystems and vegetation biodiversity in the Syr-Darya Delta // Proc. of Intern. Conference on Environmental problems of the Aral Sea and surrounding areas. Almaty, 1997. P. 104 – 107.

Orlova M., Aladin N., Filippov I. Living associations of the northern part of the Aral Sea in 1993 – 1995. // Ecologic research and monitoring of the Aral Sea deltas. UNESCO Aral Sea Project. Paris, 1998. P. 95 – 138.

Tansley A. G. The use and abuse vegetation concepts and terms // Ecology. 1935. Vol. 16, № 3. P. 284 – 307.

УДК [595.771: 591.5](470.44)

БИОТОПИЧЕСКАЯ ПРИУРОЧЕННОСТЬ ПЕРИФИТОННЫХ ХИРОНОМИД В ВОДОЁМАХ САРАТОВСКОЙ ОБЛАСТИ

Н. А. Дурнова¹, М. Ю. Воронин², Е. И. Сухова¹

¹ Саратовский государственный медицинский университет им. В. И. Разумовского
Россия, 410012, Саратов, Большая Казачья, 112

² Саратовский государственный университет им. Н. Г. Чернышевского
Россия, 410012, Саратов, Астраханская, 83
E-mail: ndurnova@mail.ru

Поступила в редакцию 01.04.10 г.

Биотопическая приуроченность перифитонных хирономид (Diptera, Chironomidae) в водоёмах Саратовской области. – Дурнова Н. А., Воронин М. Ю., Сухова Е. И. – Установлен видовой состав хирономид прибрежных зарослей водоёмов Саратовской области (21 вид из 12 родов). В зависимости от приуроченности личинок к минированию и/или обрастанию разнообразных погруженных субстратов выделены семь основных групп перифитонных хирономид: «обрастатели» подводных субстратов; эвритопные виды, сочетающие «обрастание» и минирование; минёры только разлагающихся тканей; минёры живых и отмирающих тканей макрофитов; минёры живых тканей макрофитов; минёры полуразложившейся древесины; облигатные и факультативные минёры тканей пресноводных губок (комменсалы). Наиболее эвритопные личинки *Glyptotendipes glaucus* обрастают и минируют разные субстраты, наиболее стенотопные виды минируют только ткани губок (*Xenochironomus* sp., *X. xenolabis*, *Demeijerea rufipes*) или древесину (*Stenochironomus gibbus*). Приуроченности личинок разных видов хирономид к определенному виду макрофитов нами не выявлено, но отмечена связь видового состава со степенью деструкции субстрата.

Ключевые слова: хирономиды, перифитон, заселяемые субстраты, Саратовская область.

Biological distribution of periphytic chironomids (Diptera, Chironomidae) in water reservoirs of the Saratov region. – Durnova N. A., Voronin M. Yu., and Sukhova E. I. – The specific composition of periphytic chironomids inhabiting the riverside brushwood of water reservoirs in the Saratov region (21 species from 12 genera) was established. There were 7 basic groups of periphytic chironomids differing by their submerged substrata, namely, the accretors of any submerged substrata; the eurytopic species combining accretion and mining; the miners of carrion plant tissues; the miners of both alive and carrion macrophyte tissues; the miners of only alive macrophyte tissues; the miners of semi-carrion wood; the obligate and facultative miners of freshwater sponges (commensals). The most eurytopic larvae of *Glyptotendipes glaucus* accrete and mine various substrata, while the most stenotopic species mine only the tissues of sponges (*Xenochironomus* sp., *X. xenolabis*, *Demeijerea rufipes*) or wood (*Stenochironomus gibbus*). No attachment of chironomid species larvae to a certain type of macrophytes was revealed, but a relationship of the specific composition with the substrate destruction degree was noted.

Key words: chironomid, periphytic, substrates, Saratov region.

ВВЕДЕНИЕ

Виды хирономид (Diptera, Chironomidae), личинки которых заселяют приподнятые над дном субстраты, являются одним из наиболее важных компонентов зооперифитона пресноводных водоёмов. Перифитонные хирономиды вносят большой вклад в продуктивность водоёмов и играют важную роль в процессах деструк-

БИОТОПИЧЕСКАЯ ПРИУРОЧЕННОСТЬ ПЕРИФИТОННЫХ ХИРОНОМИД

ции растительности и самоочищению воды (Зимбалевская, 1974; Соколова, 1980; Зинченко, 1982), что обуславливает значимость исследований их экологии и систематики.

Установлено, что у перифитонных видов складываются более сложные биотические взаимоотношения друг с другом по сравнению с бентосными видами, например, более заметна конкуренция (Скальская и др., 2006), что также определяет интерес к изучению этой группы гидробионтов. Однако заселение хирономидами определенных погруженных субстратов, формы их взаимоотношений с минируемыми живыми организмами (высшими растениями, губками, мшанками) остаются малоизученными. Имеются данные о специализации только нескольких фитофильных видов (Калугина, 1963), установлена численность и биомасса личинок в обрастаниях некоторых водных растений (Алексеевнина, Беянина, 1981; Потапов, 1983). Исследования видового состава хирономид Волгоградского водохранилища и других водоёмов Саратовской области, проводимые ранее (Мисейко, 1967; Беянина и др., 1970), касались в основном бентосных видов. Сбор хирономид, обрастающих макрофиты, проводился путем промывания растительной массы с последующей фильтрацией воды через мельничный газ (Константинов, 1971; Кондратьев, 1979), при этом совершенно не учитывались личинки-минёры, находящиеся внутри растительных тканей.

Целью нашей работы явилось установление биотопической приуроченности хирономид перифитона водоёмов Саратовской области.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

С 2005 по 2009 г. в прудах, озёрах и реках Саратовской области с 20 различных субстратов были отобраны 66 проб перифитонных хирономид с учетных площадок 40×40 см (Кондратьев, 1979). Учитывались личинки, находящиеся на поверхности и внутри субстрата, поскольку хирономиды, обитающие в прибрежных зарослях пресноводных водоёмов, могут не только прикреплять свои домики к поверхности погруженных в воду частей растений или других субстратов (виды-обрастатели), но и поселяться внутри них (виды-минёры). Определение личинок хирономид проводилось по их морфологии (Макарченко Е. А., Макарченко М. А., 1999). Виды макрофитов определялись по методике Л. И. Лисицыной с соавторами (1993). Всего собрано 5745 экземпляров личинок хирономид (таблица).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Нами была отмечена биотопическая приуроченность личинок 21 вида хирономид, обитающих в водоёмах Саратовской области (см. таблицу). Собственные исследования, как новые, так и проведенные ранее (Дурнова, Воронин, 2008; Дурнова и др., 2009), а также анализ литературных данных позволили выделить группы перифитонных хирономид по относительной склонности их личинок минировать или обрастать определенные субстраты (рисунок).

I. «Обрастатели» подводных субстратов. Личинки *E. albipennis*, *M. pedellus*, *Dicrotendipes* sp., *D. nervosus*, *Cricotopus glacialis* Edwards, 1922, *C. silvestris* Fabricius, 1794 (в таблице объединены в *Cricotopus* sp.) преимущественно прикреп-

плюют свои домики к поверхности субстратов, не проникая в них. Личинки *E. albipennis* могут встречаться на поверхности живых водных макрофитов, в слизи на раковинах живых моллюсков, в отмерших губках (Белянина, 1981) и колониях мшанок (Kurazhkovskaya, 1971). По способу питания личинки *E. albipennis* – фитодетритофаги-фильтраторы+собиратели, преобладающей пищей которых являются планктонные водоросли (Монаков, 1998).

Количество личинок хирономид, отмеченных на различных типах субстратов

Место и дата сбора	Количество личинок хирономид																								
	<i>Cricotopus</i> sp.	<i>Demejerea rufipes</i> (Linnaeus, 1761)	<i>Dicrotendipes nervosus</i> (Staeger, 1839)	<i>Dicrotendipes</i> sp.	<i>Endochironomus tendens</i> (Fabricius, 1775)	<i>E. albipennis</i> (Meigen, 1830)	<i>Endochironomus</i> sp.	<i>Glyptotendipes glaucus</i> (Meigen, 1818)	<i>G. gripekoveni</i> (Kieffer, 1913)	<i>G. imbecillis</i> (Walker, 1856)	<i>G. mancutianus</i> (Edwards, 1929)	<i>G. pallens</i> (Meigen, 1804)	<i>Kiefferulus tendipediformis</i> (Goetghebaut, 1922)	<i>Mirotenidipes pedellus</i> (de Geer, 1776)	<i>Polyptidulum sordens</i> (van der Wulp, 1874)	<i>P. pedestre</i> (Meigen, 1830)	<i>Polyptidulum</i> sp.	<i>Phaenopsectra flavipes</i> (Meigen, 1818)	<i>Stenochironomus gibbus</i> (Fabricius, 1794)	<i>Synendotendipes lepidus</i> (Meigen, 1830)	<i>S. impar</i> (Walker, 1856)	<i>S. kaluginae</i> Durnova, 2010	<i>Xenochironomus xenolabis</i> (Kieffer, 1916)	<i>Xenochironomus</i> sp. n.	
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	
<i>Spongilla</i> sp. – губки																									
оз. Сазанка, 18.08.05, 03.09.09	0	4	0	0	0	2	0	52	0	0	0	17	0	0	5	0	0	1	0	0	0	0	3	0	
р. Терешка, 12.07.05, 10.08.05	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	44	0	0	0	3	53		
<i>Sparganium erectum</i> L. – ежеголовник обыкновенный (разлагающиеся наружные листья)																									
р. Саратовка, 11.08.10	0	0	0	0	2	0	0	21	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>S. erectum</i> – ежеголовник обыкновенный (живые наружные листья)																									
пруд у с. Бобровка, 12.07.05	0	0	0	0	29	0	0	33	11	7	251	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
р. Горячка, 12.08.05	0	0	0	0	33	2	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
р. Медведица (пос. Лысые Горы), 30.08.05, 23.08.08	0	0	1	0	55	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	8	0	0	0	0	0	0	
пруд у с. Ново-Александровка, 05.09.05, 16.09.06	0	0	0	0	7	8	0	16	6	0	159	0	0	0	29	0	0	6	0	0	0	0	0	0	
пруд у с. Тополевка, 10.09.06	0	0	0	0	24	0	0	51	8	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
р. Волга у г. Энгельса, 12.07.09	7	0	5	0	186	0	0	30	6	48	0	0	0	0	15	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
р. Волга у с. Узморье, 10.08.09	7	0	1	0	162	0	0	66	15	44	1	0	0	0	197	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
р. Лизель, 29.08.09	2	0	0	0	1	0	0	138	37	0	0	0	0	0	150	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
р. Хопёр, 25.07.10	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	

БИОТОПИЧЕСКАЯ ПРИУРОЧЕННОСТЬ ПЕРИФИТОННЫХ ХИРОНОМИД

Продолжение таблицы

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	
<i>Scirpus lacustris</i> L. – камыш озерный (живые побеги)																									
пруд у с. Ново-Александровка, 16.09.06	0	0	0	0	0	0	0	2	1	10	17	0	0	0	8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Bolboschoenus maritimus</i> (L.) Palla – клубникамыш морской (живые клубни)																									
р. Терешка у с. Усовка, 30.05.10	0	0	0	1	6	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0
<i>Nuphar lutea</i> (L.) Smith – кубышка желтая (живые черешки листьев)																									
р. Хопёр, 21.07.10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	14	0	0	0	0
<i>N. lutea</i> – кубышка желтая (разлагающиеся корневища)																									
оз. Холодное, 29.08.05	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0
р. Саратовка, 11.08.10	0	0	0	0	0	0	15	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Carex</i> sp. – осока (корни)																									
оз. Холодное, 24.08.05	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6	0	0
Погруженная древесина																									
оз. Сазанка, 29.08.05	0	0	0	0	3	1	0	188	14	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Разлагающаяся древесина																									
р. Медведица (пос. Лысье Горы), 17.07.07	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	23	0	1	0						
<i>Potamogeton pectinatus</i> L. – рдест гребенчатый (живые листья)																									
р. Хопёр, 24.07.10	10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0
<i>Typha laxmannii</i> Lepechin. – рогоз Лаксмана (наружные разлагающиеся листья)																									
пруд у с. Тополевка, 03.09.05	0	0	0	0	0	0	0	1	7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0
р. Красавка, 16.09.06	0	0	0	0	0	3	0	103	0	0	0	0	0	0	38	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
пруд у с. Ново-Александровка, 16.09.06	0	0	5	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Typha angustifolia</i> L. – рогоз узколистный (живые наружные листья)																									
оз. Сазанка, 03.09.09	0	0	0	0	0	0	0	23	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>T. angustifolia</i> – рогоз узколистный (прошлогодние стебли и листья)																									
пруд у с. Тополевка, 27.03.03, 03.09.05	0	0	0	0	21	0	0	12	18	2	26	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0
р. Сухая Грязнуха, 24.08.03	0	0	0	0	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	7	0	0	0
пруд у с. Генеральское, 13.09.03	0	0	0	0	0	0	0	15	3	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
оз. Осинское, 11.07.05	0	0	0	0	8	0	0	30	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
оз. Сазанка, 18.08.05, 19.04.10, 20.04.10	0	0	0	0	10	19	0	282	37	0	0	0	0	13	128	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
оз. Холодное, 29.08.05	0	0	2	0	1	0	0	39	7	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	51	0	0	0
врем. водоём у пос. Горный, 05.09.05	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	15	0	0	0	0
пруд у г. Марка, 13.07.08	0	0	0	0	0	0	27	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
р. Красавка у с. Михайловка, 16.09.06, 23.08.08	0	0	0	1	2	229	0	158	10	0	8	0	0	0	41	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

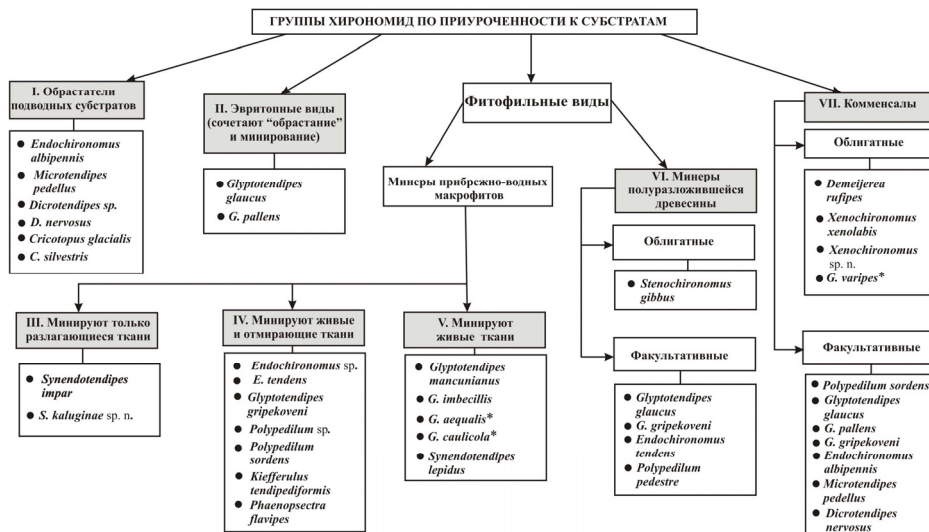
Окончание таблицы

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	
пруд у с. Ново-Александровка, 16.09.06, 10.05.09	1	0	2	0	7	61	0	208	15	0	5	2	0	0	9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
пруд Пиявочный у с. Михайловка, 09.08.09	0	0	4	0	18	0	0	115	61	1	1	0	0	0	141	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
р. Лизель, 29.08.09	5	0	2	0	5	0	0	113	21	0	0	0	0	0	154	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
р. Терешка у пос. Покровка, 10.05.10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	3	0	0	0	0
р. Терешка у ст. Сенная, 10.05.10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	26	0	0	0	0
р. Хопёр, 25.07.10	0	0	0	0	14	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Typha latifolia</i> L. – рогоз широколистный (наружные живые листья)																									
оз. Холодное, 24.08.05	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
пруд у с. Луговое, 03.09.05	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	34	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
пруд у с. Ново-Александровка, 16.09.06	0	0	0	0	7	0	0	3	1	1	71	8	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Sagittaria sagittifolia</i> L. – стрелолист обыкновенный (наружные живые листья)																									
р. Самарка, 21.08.03	0	0	6	0	27	2	0	0	3	14	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
р. Медведица (пос. Лысье Горы), 30.08.05	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0
пруд у с. Ново-Александровка, 16.09.06	0	0	0	0	2	0	0	2	1	0	190	0	0	0	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
р. Хопёр, 26.07.10	0	0	0	0	11	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Butomus umbellatus</i> L. – сусак зонтичный (наружные живые листья)																									
р. Медведица (пос. Лысье Горы), 30.08.05	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0
пруд у с. Луговое, 03.09.05	0	0	1	0	2	2	0	1	0	0	127	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
пруд у с. Тополевка, 03.09.05	0	0	0	0	2	0	0	0	2	0	3	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
р. Терешка, 10.08.05	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	9	0	0	0	0	0	0	0
р. Хопёр, 21.07.10	0	0	0	0	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Stratiotes aloides</i> L. – телорез алоэвидный (живые листья)																									
оз. Лебяжье, 17.07.07	0	0	0	0	8	0	0	0	65	0	22	0	0	0	10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Phragmites communis</i> Trin. – тростник обыкновенный (живые стебли)																									
оз. Сазанка, 03.09.09	0	0	0	0	0	0	0	69	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>P. communis</i> – тростник обыкновенный (разлагающиеся стебли и листья)																									
р. Саратовка, 11.08.10, 19.09.10	0	0	0	2	18	6	1	40	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
оз. Сазанка, 10.10.06	0	0	0	0	0	0	0	81	4	0	0	0	0	0	11	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Всего	36	4	29	4	691	335	43	1905	353	127	920	27	2	13	958	24	10	36	44	14	44	67	6	53	

По нашим наблюдениям, личинки *E. albipennis* изредка способны минировать полуразложившиеся растительные ткани, но в основном встречаются на поверхно-

БИОТОПИЧЕСКАЯ ПРИУРОЧЕННОСТЬ ПЕРИФИТОННЫХ ХИРОНОМИД

сти разных видов макрофитов. Приуроченности к определенным субстратам для этого вида не установлено, но наибольшая доля от общего количества личинок отмечена в живых и разлагающихся листьях рогоза узколистного и составила 19.5 – 50.6%.



Классификация перифитонных хирономид по заселяемым субстратам; * – биотопическая приуроченность установлена по литературным данным

Личинки *M. pedellus* как «обрастатели» всегда нуждаются в твердом субстрате для прикрепления чехлика (Базь, 1959), но избирательности к виду субстрата, по нашим наблюдениям, не проявляют. Личинки этого вида, а также личинки родов *Dicrotendipes* и *Cricotopus* являются собирателями-эврифагами (Монаков, 1998). Наиболее массовым «обрастателем» в изученных водоёмах является *E. albipennis*, личинки пяти других видов отмечены в меньшем количестве.

II. Эвритопные виды, сочетающие «обрастание» субстратов и минирование. К данной группе относится наиболее массовый из изученных нами видов – *G. glaucus*, личинки которого успешно сочетают минирование разнообразных субстратов (древесины, разлагающихся листьев и стеблей макрофитов, тканей пресноводных губок и др.) с их обрастанием. Этот вид доминирует по численности среди хирономид, поселяющихся внутри прошлогодних полых стеблей тростника, где его плотность составляет 63 экземпляра на 1 кг веса сырого субстрата (экз./кг) при общей плотности личинок 64 экз./кг. Также *G. glaucus* доминирует в разлагающихся листьях рогоза узколистного – 48 экз./кг при общей плотности личинок 130 экз./кг. Личинки *G. pallens* встречаются значительно реже и заселяют либо разлагающиеся листья рогозов, либо ткани пресноводных губок.

По способу питания личинки *G. glaucus* фитодегритофаги-фильтраторы + собиратели, преобладающей пищей которых являются планктонные водоросли

(Дурнова и др., 1997; Монаков, 1998). Использование хирономидами высших растений в качестве субстрата для прикрепления может считаться примером комменсализма, так как личинки большинства видов сохраняют фильтрационное питание (Константинов, 1967; Алексеевнина, Белянина, 1981).

III. Минёры только разлагающихся тканей заселяют любые разлагающиеся растительные остатки. *S. impar* был встречен в растительных остатках на дне водоёмов. Сходный образ жизни ведут личинки *S. kaluginae* sp. n. (Дурнова, 2010), обнаруженные нами в прошлогодних плагиотропных листьях и стеблях рогоза, среди корней плавающих кочек осоки, но никогда не встречавшиеся в тканях живых макрофитов.

IV. Минёры живых и отмирающих тканей макрофитов. Личинки *Endochironomus* sp., *E. tendens*, *G. gripekoveni*, *Polypedilum* sp., *P. sordens*, *K. tendipediformis*, *P. flavipes* способны минировать нижние кроющие листья разных видов макрофитов (рогоза, ежеголовника, сусака), которые находятся на разных стадиях деструкции. Способ питания (фитодетритофаги-фильтраторы+собиратели) установлен для личинок *G. gripekoveni* и *E. tendens* (Монаков, 1998).

В изученных водоёмах Саратовской области личинки *E. tendens* в значительном количестве встречены в живых и отмирающих наружных листьях ежеголовника обыкновенного, рогоза узколистного, рогоза широколистного и сусака зонтичного. Максимальная плотность личинок этого вида установлена в листьях ежеголовника – 358 экз./кг при общей плотности личинок 579 экз./кг.

Личинки *G. gripekoveni* встречены нами в тканях всех изученных макрофитов, как отмирающих, так и живых. Например, в отмирающих тканях рогоза узколистного плотность этого вида – 27 экз./кг при общей плотности личинок 102 экз./кг. Доминируют личинки *G. gripekoveni* только в живых и разлагающихся листьях телореза алоэвидного (62 экз./кг при общей плотности личинок 100 экз./кг). Личинки *K. tendipediformis* и *P. flavipes* в отмирающих тканях макрофитов отмечены в небольшом количестве.

В полуразложившихся листьях, не подвергшихся полной деструкции, численно доминируют личинки *G. gripekoveni*, *E. tendens*, *P. sordens*. Так, плотность личинок *P. sordens* в рогозе узколистном достигает 54 экз./кг при общей плотности личинок 130 экз./кг, а в ежеголовнике – до 251 экз./кг при общей плотности личинок 592 экз./кг.

В самых старых листьях макрофитов наиболее часто поселяются эвритопные личинки *G. glaucus*. Так, в разлагающихся листьях рогоза узколистного и рогоза Лаксмана доля личинок этого вида превышала 50%.

V. Минёры живых тканей макрофитов. *G. mancurianus*, *G. imbecillis*, *G. aequalis* (Kieffer, 1922), *G. caulicola* (Kieffer, 1913), *S. lepidus* внедряются в живые части водных растений и живут в них до окукливания. По нашим данным, личинки *G. mancurianus* и *G. imbecillis* предпочитают минировать живые ткани ежеголовника обыкновенного, сусака зонтичного, камыша озёрного и рогоза широколистного. Для *G. imbecillis*, обитающих в ежеголовнике, была рассчитана плотность – 93 экз./кг при общей плотности личинок 579 экз./кг. Ранее считалось (Кондратьев, 1979), что сусак является малозаселяемым хирономидами субстратом, так

как имеет слаборасчлененную поверхность. Такое мнение, вероятно, обусловлено тем, что учитывались только личинки, находящиеся на поверхности погруженных листьев. Способ питания (фитодетритофаги-фильтраторы+собиратели) установлен для личинок *G. imbecillis* (Монаков, 1998). Личинки *S. lepidus* встречены только в черешках живых листьев кубышки (см. таблицу).

VI. Минёры полуразложившейся древесины. Встреченные нами в древесине виды можно разделить на две хорошо очерченные группы – облигатные и факультативные минёры.

Облигатные минёры. Новорожденные личинки *St. gibbus* ведут планктонный образ жизни, а затем внедряются в гнилую древесину, прогрызая в ней ходы и питаясь бактериями (Панкратова, 1986). Наши наблюдения подтверждают имеющиеся данные (Черновский, 1949) о том, что излюбленным местом для обитания личинок *S. gibbus* служит лубяной слой древесных стволов.

Факультативные минёры. В сильноразмягченной затопленной древесине в массовом количестве нами отмечены эвритопные *G. glaucus*, *G. gripekoveni*, *E. tendens*, *P. pedestre*, которые питаются фильтрационным способом.

VII. Комменсалы.

Облигатные комменсалы. Личинки *Glyptotendipes varipes* (Goetghebuer, 1927) живут в колонии мшанок, где строят паутинные домики (Шилова, Куражковская, 1969; Kurazhkovskaya, 1971). Личинки *Xenochironomus* sp., *X. xenolabis* и *D. rufipes* прогрызают в теле губок ходы, частично поглощают их ткани, хотя и не наносят им существенного вреда (Черновский, 1949; Шилова, 1974; Pinder, Reiss, 1983). Утрата личинками способности к нормальной жизнедеятельности вне мины в теле губки может считаться признаком далеко зашедшей специализации этих видов.

Факультативные комменсалы. В изученных нами водоёмах в тканях губок встречены личинки нескольких видов, которые являются одновременно минёрами и обрастателями растительных субстратов (*P. sordens*, *G. glaucus*, *G. pallens*, *G. gripekoveni*, *E. albipennis*, *M. pedellus*, *D. nervosus*). Некоторые из перечисленных видов могли численно доминировать по сравнению с облигатными минёрами. Так, в тканях губок в оз. Сазанка доминировал эвритопный *G. pallens*, а облигатные минёры (*D. rufipes* и *X. xenolabis*) занимали по численности соответственно второе и третье места.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В исследованных водоёмах и водотоках Саратовской области обнаружен 21 вид перифитонных личинок хирономид. Наибольшее видовое богатство отмечено для фитофильных видов, личинки которых поселяются на поверхности макрофитов или минируют растительные ткани. Приуроченности личинок разных видов хирономид к определенному виду макрофитов нами не выявлено, но отмечена связь видового состава со степенью деструкции субстрата. Выделено семь экологических групп видов в зависимости от обрастания и/или минирования их личинками разнообразных типов погруженных субстратов.

I. Обрастатели любых погруженных субстратов – довольно малочисленная и бедная видами группа, личинки которой преимущественно прикрепляют свои домики к поверхности субстратов, не проникая в них.

II. Виды, сочетающие «обрастание» с минированием, к которым относится наиболее массовый и широко распространенный вид перифитонных хирономид в Саратовской области – эвритопный *G. glaucus*.

III. Минёры только разлагающихся растительных остатков.

IV. Минёры отмирающих и живых тканей макрофитов.

V. Минёры только живых тканей макрофитов.

Наиболее узкоспециализированными видами изученных водоёмов являются облигатные минёры древесины (*S. gibbus*) (VI) и губок (*Xenochironomus* sp., *X. xenolabis* и *D. rufipes*) (VII), личинки которых не способны жить вне заселяемого субстрата.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алексеевнина М. С., Белянина С. И. Фауна хирономид (Diptera, Chironomidae) в низовьях дельты Волги // Фауна и экология насекомых : межвуз. сб. науч. тр. Пермь : Изд-во Перм. гос. ун-та, 1981. С. 204 – 207.

Базь Л. Г. Биология и морфология представителей рода *Microtendipes*, обитающих в водопроводном канале Учинского водохранилища // Тр. Всесоюз. гидробиол. о-ва. 1959. Т. 9. С. 74 – 84.

Белянина С. И. Хромосомный анализ волжской хирономиды *Endochironomus albipennis* // Цитология. 1981. Т. 23, № 9. С. 1060 – 1065.

Белянина С. И., Константинов А. С., Павлова О. А. Фауна хирономид Волги у Саратова // Тр. комплексной экспедиции Саратов. ун-та по изучению Волгоградского и Саратовского водохранилищ. Саратов : Изд-во Саратов. ун-та, 1970. Вып. 1. С. 86 – 90.

Дурнова Н. А. Морфо-кариотипическое описание нового вида хирономид *Synendotendipes kaluginae* sp. n. (Diptera, Chironomidae) из Саратовской области России // Евразийский энтомолог. журн. 2010. Т. 9, № 4. С. 651 – 659.

Дурнова Н. А., Воронин М. Ю. Видовой состав хирономин (Diptera, Chironomidae, Chironominae) погруженных субстратов водоемов Саратовской области // Энтомологические и паразитологические исследования в Поволжье. Саратов : Изд-во Саратов. ун-та, 2008. Вып. 7. С. 72 – 75.

Дурнова Н. А., Занцинская Т. П., Морозова Н. В., Радюшкина Т. А. Влияние трофических условий на рост личинок *Glyptotendipes glaucus* (Mg.) (Diptera, Chironomidae) // Место и роль двукрылых насекомых в экосистемах : материалы VI Всерос. диpterологического симп. / Зоол. ин-т РАН. СПб., 1997. С. 44 – 45.

Дурнова Н. А., Белянина С. И., Воронин М. Ю. Фитофильные хирономиды водоемов Саратовской области (Diptera, Chironomidae) // Экология биосистем : проблемы изучения, идентификации и прогнозирования : материалы II Междунар. науч.-практ. конф. Астрахань : Изд-во Астрахан. гос. ун-та, 2009. С. 52 – 56.

Зимбалева Л. Н. Некоторые черты структуры сообществ пресноводных фитофильных беспозвоночных // Гидробиол. журн. 1974. Т. 10, № 6. С. 38 – 46.

Зинченко Т. Д. Хирономиды (Diptera, Chironomidae) – обрастатели водопроводного канала как биологические помехи в водоснабжении : автореф. ... канд. биол. наук. М., 1982. 23 с.

Калугина Н. С. Места обитания и смена поколений у 7 видов *Glyptotendipes* Kieff. и *Endochironomus* Kieff. из Учинского водохранилища // Учинское и Можайское водохранилища. М. : Изд-во МГУ, 1963. С. 173 – 216.

Кондратьев Г. П. К фауне обрастаний Волгоградского водохранилища // Тр. комплексной экспедиции Саратовского университета по изучению Волгоградского и Саратовского водохранилищ. Саратов : Изд-во Саратов. ун-та, 1979. Вып. 8. С. 51 – 55.

БИОТОПИЧЕСКАЯ ПРИУРОЧЕННОСТЬ ПЕРИФИТОННЫХ ХИРОНОМИД

- Константинов А. С. Общая гидробиология. М. : Высш. шк., 1967. 431 с.
- Константинов А. С. Зооперифитон Волгоградского водохранилища в районе Саратова // Тр. Саратов. отд-ния гос. науч.-исслед. ин-та озер. и речн. хоз-ва. 1971. Т. 10. С. 79 – 92.
- Лисицына Л. И., Папченко В. Г., Артеменко В. И. Флора водоемов Волжского бассейна : определитель цветковых растений. СПб. : Гидрометеиздат, 1993. 220 с.
- Макарченко Е. А., Макарченко М. А. Chironomidae. Комары-звонцы // Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Высшие насекомые. Двукрылые / Зоол. ин-т РАН. СПб., 1999. Т. 4. С. 210 – 297.
- Мисейко Г. Н. О фауне хирономид Волгоградского водохранилища // Фауна Волгоградского водохранилища и влияние на нее загрязнения. Саратов : Изд-во Саратов. ун-та, 1967. С. 41 – 60.
- Монаков А. В. Питание пресноводных беспозвоночных / Ин-т проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН. М., 1998. 320 с.
- Панкратова В. Я. К вопросу об эволюции хирономид // Эволюция, видообразование и систематика хирономид / Ин-т цитологии и генетики СО РАН. Новосибирск, 1986. С. 19 – 28.
- Потапов В. В. Насекомые зоофитоса высшей водной растительности Волгоградского водохранилища // Видовой состав и экология водных и наземных организмов. Саратов : Изд-во Саратов. ун-та. 1983. С. 15 – 21.
- Соколова Н. Ю. Фауна зарослей макрофитов // Бентос Уччинского водохранилища. М. : Наука, 1980. С. 72 – 101.
- Скальская И. А., Баканов А. И., Флеров Б. А. Таксономическая структура зооперифитона и зообентоса Верхневолжских водохранилищ // Биология внутр. вод. 2006. № 2. С. 75 – 82.
- Черновский А. А. Определитель личинок комаров семейства Tendipedidae (Chironomidae) : определитель по фауне СССР. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1949. Вып. 31. 186 с.
- Шилова А.И. Стадии развития *Xenochironomus xenolabis* Kieff. (Diptera, Chironomidae) // Биология и продуктивность пресноводных беспозвоночных : тр. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР. 1974. Вып. 25 (28). С. 142 – 153.
- Шилова А. И., Куражковская Т. Н. Сожительство *Glyptotendipes varipes* Goetgh. и *Plumatella fungosa* Pall. // Бюл. Ин-та биол. внутр. вод. 1969. № 3. С. 32 – 33.
- Kurazhkovskaya T. N. On the Biology of *Glyptotendipes varipes* Goetgh. // Limnologia (Berlin). 1971. Vol. 8, № 1. P. 219 – 220.
- Lenz F. Die Jugendstadien der Sectio Chironomariae (Tendipedini) connectentis (Subf. Chironominae=Tendipedinae) // Arch. Hydrobiol. 1941. Bd. 38, h. 1. S. 1 – 69.
- Pinder L. C. R., Reiss F. The larvae of *Chironominae* (Diptera, Chironomidae) of the Holarctic region – key and diagnosis // Entomologica Scandinavia. 1983. Suppl. 19. P. 293 – 435.

УДК 630*18(282.247.362)

ЭКОЛОГО-ЦЕНОТИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА И ДИНАМИКА ПОЙМЕННЫХ ДУБРАВ ПРИХОПЁРЬЯ

А. И. Золотухин, А. А. Овчаренко, М. А. Занина, А. А. Шаповалова

Балашовский институт (филиал)

*Саратовского государственного университета им. Н. Г. Чернышевского
Россия, 412300, Саратовская область, Балашов, Карла Маркса, 29*

E-mail: FEBZolotuhin@yandex.ru

Поступила в редакцию 08.10.09 г.

Эколого-ценотическая характеристика и динамика пойменных дубрав Прихопёрья. – Золотухин А. И., Овчаренко А. А., Занина М. А., Шаповалова А. А. – Многолетними исследованиями установлено улучшение состояния пойменных дубрав среднего течения р. Хопёр после их массового отмирания. Проанализирована структура всех ярусов леса, изучены онтогенетические спектры основных лесообразователей, выявлена динамика парцеллярной структуры. На основе изучения флористических, фитоценотических изменений, которые происходят в нарушенных лесных сообществах, впервые установлено четыре уровня лесопатологической и антропогенной трансформации региональных пойменных дубрав, разработаны диагностические критерии для их определения.

Ключевые слова: биоразнообразие, лесные экосистемы, возрастная структура, пойменные дубравы, Саратовская область.

Ecocenotic characteristics and dynamics of flood-land oak-groves in the Kholer riverside. – Zolotukhin A. I., Ovcharenko A. A., Zanina M. A., and Shapovalova A. A. – An improvement of the status of flood-land oak-groves of the Kholer river middle watercourse after their former mass dying off has been found by our long-term surveys. The structure of all wood layers was analyzed, the ontogenetic spectra of main wood formers were studied, and partial structure dynamics was revealed. For the first time, four levels of wood-pathological and anthropogenic transformation of the regional flood-land oak-groves were established on the basis of studying floristic and phytocenotic changes occurring in disturbed wood communities. Diagnostic criteria have been developed for their detection.

Key words: biodiversity, forest ecosystem, age structure, flood-land oak-grove, Saratov region.

ВВЕДЕНИЕ

Площадь дубрав степной зоны сокращается из-за сильного антропогенного влияния и периодически повторяющегося массового усыхания этой ценной древесной породы (Шутяев, 2000). Патология дуба приводит к деградации его древостоев, нарушению структуры всех растительных компонентов, биоразнообразия, экологического режима и водоохраных свойств насаждений. В результате сукцессионных процессов происходит смена дуба менее ценными древесными породами, а часто и полное разрушение лесных экосистем (Яковлев и др., 1999; Золотухин, Овчаренко, 2007).

В настоящее время весьма актуально исследование состояния дубрав, их структурной организации и направлений динамических тенденций после массового усыхания дуба в середине XX в. Комплексное изучение состояния и эколого-ценотических изменений пойменных лесов, которые пережили длительный лесопатологический процесс, является одной из актуальных задач современной лесоводческой науки.

ЭКОЛОГО-ЦЕНОТИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА

тологический стресс, является основой долгосрочного мониторинга и повышения устойчивости лесных экосистем. В данной работе подведены итоги многолетних исследований, проведенных в Среднем Прихопёрье.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводились с 1999 по 2009 г. в дубовых лесах центральной поймы р. Хопёр Балашовского и Романовского лесхозов Саратовской области на 16 пробных площадях размером 0,25 га в наиболее распространенных типах леса (табл. 1), отличающихся среднепоемным режимом и умеренным увлажнением.

Таблица 1

Структура древостоев на пробных площадях

№ пр.пл.	Состав насаждений	Класс возраста	Полнота	Тип лесорас-тит. условий, тип леса	Распределение запаса древесины, %				Коэффициент асимметрии, $K_{ас}$	Индекс жизн. состояния, L
					по ступеням толщины, см			всего дуба, %		
					8–16	20–28	32 и выше			
1	8Д2Лп+Вз, ед. Ос	VI	0.8	Д ₂ , длл	15.2	32.7	52.1	64.2	0.154	97.7
					1.0	1.5	–	1.6		
2	7Д2Лп1Вз	V	0.5	Д ₂₋₃ , дкк	1.7	34.8	63.5	64.1	0.213	90.8
					0.6	8.6	–	2.0		
3	5Д4Лп1Вз+Ос	VII	0.3	Д ₃ , дкк	10.4	47.8	41.8	41.5	-1.560	93.7
					1.7	2.4	2.2	3.5		
4	10Д+Вз	V	0.6	Д ₂₋₃ , дкр	0.7	38.1	61.2	98.7	-0.685	94.4
					–	2.6	3.0	5.1		
5	10Д+Ос	V	0.5	Д ₂₋₃ , дкл	3.4	56.9	39.7	92.7	-0.992	84.3
					0.9	14.1	0.7	15.0		
6	10Д+Вз+Ос	V	0.6	Д ₃ , дкл	6.3	76.4	18.5	90.1	1.528	90.5
					–	8.4	1.2	1.8		
7	10Д	VII	0.2	Д ₂₋₃ , дкр	1.1	5.2	93.7	100	1.720	94.8
					–	5.2	–	5.2		
8	10Д, ед.Вз	VI	0.2	Д ₂₋₃ , дкр	0.6	8.4	91.0	94.7	1.685	100.0
					–	–	–	–		
9	8Д1Вз10с	V	0.4	Д ₃ , дкл	5.6	55.0	39.3	–	-0.037	55.0
					5.1	13.7	15.0	29.3		
10	8Д1Вз10с	V	0.5	Д ₃ , дкл	3.0	47.4	49.4	–	-0.002	61.0
					1.9	9.4	27.0	31.1		
11	9Д1Вз, ед.Ос	VI	0.4	Д ₃ , дкл	7.8	9.1	83.0	–	-0.006	78.9
					3.9	6.8	9.4	16.2		
12	9Д1Лп+Вз	V	0.7	Д ₂₋₃ , дкл	6.4	70.4	23.1	–	0.020	80.9
					1.8	5.6	2.2	14.6		
13	9Д1Вз+Ос	IV	0.4	Д ₃ , дкл	9.0	90.9	–	–	-0.090	79.6
					5.6	14.9	–	15.9		
14	7Д2Ос1Вз ед. Лп	V	0.6	Д ₃ , дкл	8.9	58.0	33.0	–	0.050	76.8
					2.3	20.9	13.7	20.9		
15	8Д2Лп+Вз	V	0.7	Д ₂ , дкл	9.2	33.8	56.8	–	-0.160	81.3
					0.6	7.1	5.8	13.7		
16	8Д1Вз10с	IV	0.5	Д ₃ , дке	4.1	48.5	47.4	–	0.026	61.0
					3.5	6.8	11.1	22.1		

Примечания. В числителе – общий запас, в знаменателе – больных и усохших деревьев. Условные обозначения типов леса: длл – дубрава липово-ландышевая, дкк – дубрава кленово-крапивная, дкр – дубрава кленово-разнотравная, дкл – дубрава кленово-ландышевая, дке – дубрава кленово-ежевичная.

Лесотаксационные показатели определялись по общепринятым методикам (Сукачёв, 1972; Методические указания..., 1981). Для оценки жизненного состояния древостоев рассчитывался индекс (L , %), разработанный В. А. Алексеевым (1989). Лесопатологическое состояние древостоя определялось по Н. А. Харченко (1981). Вертикальная структура фитоценоза анализировалась по всем ярусам: древостою, подросту, подлеску и напочвенному покрову. Флористический и экоморфный состав лесных насаждений с различной степенью трансформации изучался в соответствии с методическими рекомендациями Н. М. Матвеева (2006). Ценопопуляции деревьев исследовались путем проведения демографических учетов онтогенетического состояния особей согласно методикам, приведённым в монографии «Восточноевропейские широколиственные леса» (1994). Распространение древесных интродуцентов исследовалось по трансектам на серии площадок 20×20 м. Для изучения горизонтальной структуры картировались биогеоценотические возрастные парцеллы (Дылис, 1978; Смирнова и др., 1993).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

За последние десять лет в пойменных дубравах Прихопёрья сформировалось большое количество изреженных древостоев порослевого дуба с удовлетворительным жизненным состоянием и нарушенным естественным строением (см. табл. 1). Распределение деревьев по ступеням толщины имеет правую, а чаще левую асимметрию. Гибель дуба прекратилась, о чем свидетельствует преобладание в древостоях деревьев I класса лесопатологического состояния (их не менее 71.3%, II класса – до 13.4%, III – до 21.5%, IV – до 15.3%).

На многих участках произошло снижение сомкнутости крон деревьев до 0.4 – 0.6. Наибольшее количество деструктивных древостоев дуба приурочено к пониженным местообитаниям (D_3). Распределение очагов массового отмирания дуба в прошлом в какой-то мере было связано с составом древостоев: в чистых по составу массивах дуба их площадь составила 24.7%, а в дубовых с участием осины – 60.1%. Длительная депрессия дуба отразилась на его онтогенетической структуре (рис. 1). Возрастные спектры его ценопопуляций инвазионно-регрессивные, или регрессивные, бимодальные, неполночленные с преобладанием средневозрастных и старых генеративных особей, почти полным отсутствием виргинильных и иматурных растений. При такой онтогенетической структуре в будущем возможно вытеснение дуба другими древесными породами (осиной, вязом, кленами, ясенем), которые имеют в условиях поймы более благополучное состояние (Овчаренко, Золотухин, 2005). Угнетенное состояние ценопопуляций дуба в саратовском Правобережье отмечают также С. А. Невский и Е. В. Плотникова (2005). Исследованиями, проведенными летом 2009 г., мы обнаружили в лесах рекреационной зоны г. Балашова старовозрастные деревья дуба с диаметром стволов 60 – 70 см и хорошим жизненным состоянием.

В дубравах с нарушенной структурой происходит массовое распространение североамериканских видов клена ясенелистного (*Acer negundo* L.) и ясеня пенсильванского (*Fraxinus pennsylvanica* March.) Древесные интродуценты в основном заселяют прогалины и вырубki прошлых лет, но также становятся обычными ком-

ЭКОЛОГО-ЦЕНОТИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА

понентами в дубовых насаждениях (табл. 2). Возрастная структура древесных интродуцентов имеет ярко выраженный инвазионный спектр с преобладанием виргинильных и иматурных особей. Оба этих вида могут стать опасными конкурентами дуба в случае его нового массового отмирания (Золотухин, Овчаренко, 2007).

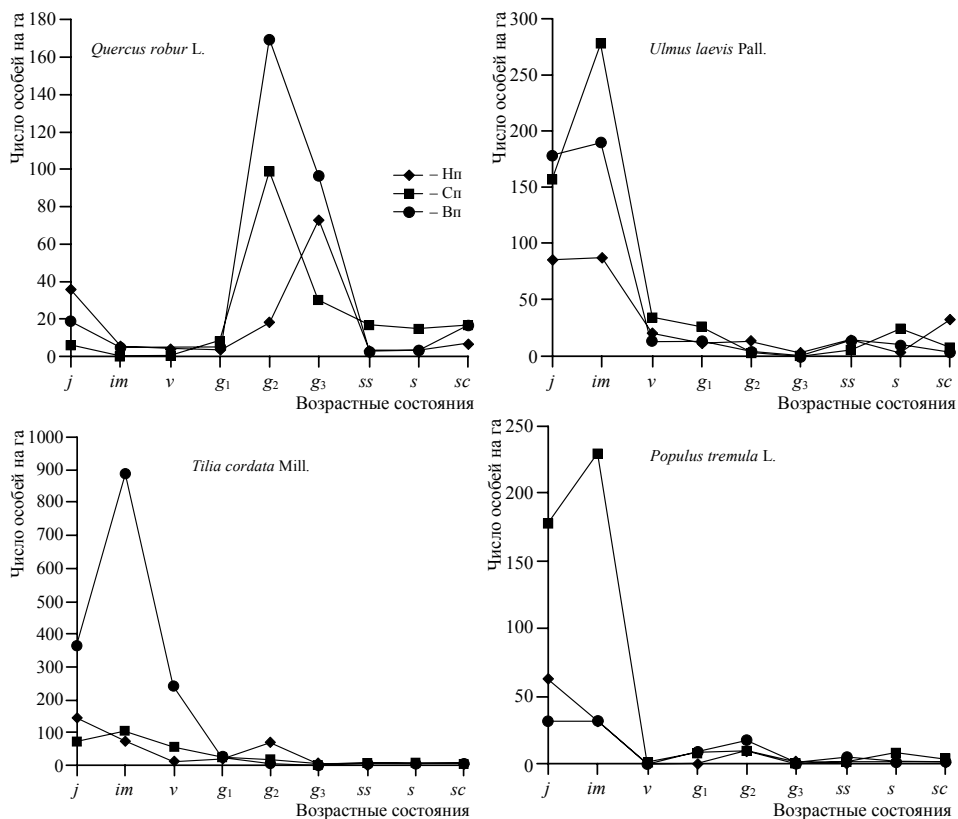


Рис. 1. Возрастные спектры основных лесобразователей пойменных дубрав р. Хопёр на участках с разной сомкнутостью древостоя: Нп – низко-, Сп – средне-, Вп – высокополнотные насаждения; j – ювенильные, im – иматурные, v – виргинильные, g – генеративные, ss – субсенильные, s – сенильные, sc – отмирающие

Подлесок оказался одним из наиболее изменчивых ярусов по своим возрастным параметрам, жизненному состоянию и фитоценотическому влиянию, хотя по породному составу он наиболее однороден. Широко распространен в подлесочном ярусе клен татарский (*Acer tataricum* L.). В высокополнотных насаждениях подлесок развит незначительно, распределен биогруппами, присутствуют другие виды: крушина ломкая (*Frangula alnus* Mill.), роза майская (*Rosa majalis* Herzm.), тёрн (*Prunus spinosa* L.) по опушке леса. В насаждениях с нарушенной полнотой и ред-

колесьях сформировались вторичные кустарниковые сообщества из клена татарского 20 – 30-летнего возраста и других видов различной густоты и состояния. Горизонтальная мозаичность низкополнотных участков представлена группировками кустарников, которые чередуются с окнами луговой растительности. Подлесок среднеполнотных участков сформирован в основном кленом татарским высотой 5 – 6 м, неравномерный, местами сильно загущен. Его сомкнутость 0.6 – 0.7, за счет чего создается иллюзия леса. Подобные фитоценозы довольно характерны для лесов поймы среднего течения р. Хопёр.

Таблица 2

Распространение древесных интродуцентов в пригородных лесах

Состав древостоя	Полнота	Подлесок	Число, шт./уч.пл.	Диаметр, см	Высота, м	Возрастная группа
<i>Acer negundo</i> L.						
9Д1Лп+Вз	0.7–0.8	Кт	3	0.5	0.1	<i>j</i>
10Д+Вз+Ос	0.5–0.6	Кт	9	4.5	2.8	<i>j, v, s</i>
9Д1Вз+Ос	0.3–0.4	Кт	17	8.0	7.5	<i>j, im, v, g, s</i>
10Д	0.1–0.2	Кт	98	16.0	8.5	<i>j, im, v, g, s</i>
Отсутствует	–	Кт	121	20.0	12.1	<i>j, im, v, g, s</i>
<i>Fraxinus pennsylvanica</i> March.						
9Д1Лп+Вз	0.7–0.8	Кт	4	4.5	2.5	<i>im</i>
10Д+Вз+Ос	0.5–0.6	Кт	12	5.5	4.5	<i>im, v, g</i>
9Д1Вз+Ос	0.3–0.4	Кт	13	8.3	5.5	<i>j, im, v, g</i>
10Д	0.1–0.2	Кт	14	12.2	6.2	<i>j, im, v, g</i>
Отсутствует	–	Кт	25	16.0	6.5	<i>j, im, v, g</i>

Примечания. Вз – *Ulmus laevis* Pall. (*effusa* Willd.), Д – *Quercus robur* L., Кт – *Acer tataricum* L., Лп – *Tilia cordata* Mill., Ос – *Populus tremula* L. Условные обозначения онтогенетических состояний см. рис. 1.

В разных по составу и полноте насаждениях клен татарский меняет свою экологическую стратегию. В высокополнотных древостоях он ведет себя как фитоценотический пациент, при ослаблении конкуренции основного эдификатора проявляет свойства эксплорента, на открытых участках превращается в виолента. Возрастная структура клена татарского при полноте древесного яруса 0.7 – 0.8 и в редколесьях нормальная. Онтогенетический спектр полночленный. При полноте 0.4 – 0.6 его демографический состав неустойчив с преобладанием генеративной или сенильной части спектра. В загущенных кустарниковых сообществах, как и в древостоях, включаются механизмы его естественного изреживания (Овчаренко, Золотухин, 2007).

На изученной лесной территории обнаружено 204 вида растений, в том числе 14 видов деревьев, 12 видов кустарников, 178 видов травянистых растений. Они относятся к 139 родам и 49 семействам. Более представительными по числу видов оказались следующие семейства: сложноцветные (10.8% видов), злаки (9.8), бобовые (8.3), розоцветные (7.8%). Среди растений имеются редкие: *Epipactis helleborine* (L.) Crantz, *Carex michelii* Host., *Comarum palustre* L., *Polemonium caeruleum* L., *Adephopora lilifolia* (L.) A. DC., *Kadenia dubia* (Schkuhr) Lavrova et V.Tichom, *Caltha palustris* L., *Iris pseudacorus* L., *Ononis arvensis* L., *Valeriana officinalis* L. и др.

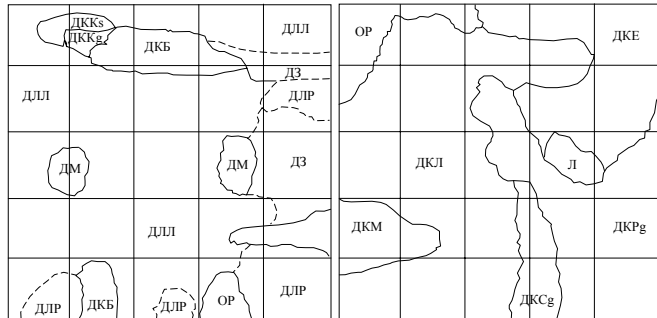
ЭКОЛОГО-ЦЕНОТИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА

Примечательно довольно стабильное сохранение в составе пойменных дубрав лесных видов (до 64%), хотя в сильно нарушенных насаждениях этот показатель заметно снижен – до 15%. Удельный вес других эколого-ценологических групп (луговых, сорно-лесных, сорных) в основном больше, чем 70 лет назад в соседнем Аркадакском лесном массиве (Смирнова, 1940). Представляет интерес американский вид *Bidens frondosa* L., который становится обычным растением пойменных лесов и вытесняет аборигенный вид *B. tripartita* L. Флористический и экоморфный состав на фоне лесопатологических сукцессий становится более разнообразным за счёт внедрения расте-

ний, чужеродных для данного местообитания. Наибольшей стабильностью экоморфного состава отличаются высокополнотные дубравы (Золотухин и др., 2003). Проведенный учет флористического состава лесных насаждений

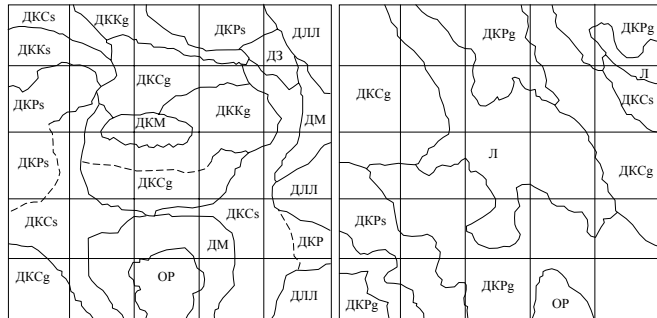
Балашовского лесхоза летом 2009 г. позволяет сделать вывод, что в последние годы здесь уменьшается количество нелесных видов растений, стабилизируется их состав по типам леса. Вместе с тем заметно лесопатологическое и антропогенное влияние на структуру лесных экосистем: увеличивается количество ярусов древостоя, динамична высота и густота подлеска из клена татарского.

Пойменные дубравы Прихопёрья существуют в виде мозаично расположенных возрастных парцелл размером 0.2 – 0.5 га с различной структурой и состояни-



Высокополнотные участки

Подлесочные сообщества



Средне- и низкополнотные участки Низкополнотные участки с включением парцелл оконного и лугового характера

Рис 2. Парцеллярное строение пойменных дубрав Прихопёрья. Условные обозначения кода парцелл: ДЛЛ – дубово-липово-ландышевая, ДЛП – дубово-липово-разнотравная, ДМ – дубово-мёртвопокровная; ДКЕ – дубово-кленово-ежевичная, ДКБ – дубово-кленово-бересклетовая, ОР – осиново-разнотравная, ДКРpg – дубово-кленово-разнотравная (pg), ДКЛ – дубово-кленово-ландышевая, ДКМ – дубово-кленово-мёртвопокровная, ДККg – дубово-кленово-крапивная (g), ДКСg – дубово-кленово-сорнотравная (g); ДКРg – дубово-кленово-разнотравная (g), ДККs – дубово-кленово-крапивная (s), ДКСs – дубово-кленово-сорнотравная (s), ДКРs – дубово-кленово-разнотравная (s), ДЗ – дубово-злаковая, Л – олуговевшие парцеллы

ем растительных компонентов (рис. 2). Мозаичность более низкого порядка определяется возрастным состоянием подлеска. Всего выделено 16 парцелл. В большинстве демутиационных парцелл из-за разрастания подлеска сохраняется лесная среда, неблагоприятная для возобновления дуба.

Господствующих (фоновых) парцелл две: дубово-липовая и дубово-кленовая – это фрагменты устойчиво-производных типов леса (табл. 3). Остальные парцеллы флуктуационные или демутиационно-восстановительные. Среди них интересна дубово-кленовая парцелла. Она была поделена на возрастные группы по онтогенетическому состоянию основного субэдикатора – клена татарского – на: прегенеративные (*pg*), генеративные (*g*) и сенильные (*s*). Наибольшее разнообразие и пестроты парцеллярной структуры характерны для более поздних демутиационных ступеней развития лесных фитоценозов.

Таблица 3

Геоботаническая характеристика парцелл

Код парцелл	Древостой	Полнота	Подлесок		Травяной покров		
			виды	возр. гр.	преобладающие растения	пр.п., %	
ДЛЛ	9Д1Лп	0.8	Нет		Ландыш, дремлик широколистный		15
ДЛР	8Д2Лп	0.7	Нет		Ландыш, фиалка удивительная, колокольчик крапиволистный, норичник узловатый		55
ДКБ	10Д	0.6	Кт, б, густ.	<i>g</i>	Ландыш майский		5
ДМ	10Д	0.7	Нет		То же		5
ДЗ	10Д	0.6	Нет		Мятлик дубравный, элимус собачий, овсяница гигантская, перловник пестрый		15
ДКРpg	10Д+Вз	0.6	Кт, ср. густоты	<i>g</i>	Гравилат гор., кирказон обыкн., вика заборная, одуванчик лек., молокан компасный		80
ДКЛ	10Д или нет	варьирует от 0.6 до 0.1	Кт, густой	<i>g</i>	Гравилат городск., ландыш, ластовень лек.		20
ДКМ	10Д или нет		То же	<i>g</i>	Гравилат городской, ландыш майский		5
ДККg	10Д или нет		«	<i>g</i>	Крапива двудомная, ландыш майский		65
ДККs	10Д		Кт, ср. густоты	<i>s</i>	Крапива двудомная		75
ДКСg	10Д или нет		Кт, густой	<i>g</i>	Чистотел больш., ландыш, ластовень лек., гравилат городской, подмаренник цепкий		50
ДКСs	10Д		Кт, ср. густоты	<i>s</i>	Чистотел больш., гравилат городской, ластовень лек., чесночница лек., купырь лесн.		65
ДКРg	10Д или нет		То же	<i>g</i>	Волдырник обыкн., подмаренник цепкий, ландыш, гравилат гор., кирказон обыкн.		75

Условные обозначения: Пр.п. – проективное покрытие; Кт – клён татарский, б – бересклет бородавчатый; обозначения парцелл см. рис. 1.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, лесопатологический фактор формирует существенные изменения вертикальной и горизонтальной структуры лесных экосистем. В результате

ЭКОЛОГО-ЦЕНОТИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА

комплексного изучения эколого-ценотической структуры и динамики пойменных дубрав региона установлено 4 уровня лесопатологической и антропогенной трансформации изученных экосистем – от хорошо сохранившихся до полностью разрушенных и превратившихся в луговые сообщества. Наиболее существенным их признаком является соотношение между древостоем и подлеском, а также степень участия древесных интродуцентов.

1-й уровень – хорошо сохранившиеся древостои дуба с полнотой 0.7 – 0.8, слабо развитым подлеском и преобладанием лесных видов в травяном покрове.

2-й уровень – древостой с полнотой 0.5 – 0.6, подлесок распространён на 30% территории, напочвенный покров из лесных и сорно-лесных видов. Древесные интродуценты встречаются изредка в нижнем ярусе леса.

3-й уровень – древостой с полнотой 0.3 – 0.4, подлесок занимает до 60% площади, в травяном покрове много злаков, сорно-лесных и сорных видов. Древесные интродуценты обычны во втором ярусе и подлеске.

4-й уровень – древостой почти полностью утрачен, происходит формирование луговых сообществ с фрагментами подлеска. Древесные интродуценты распространены во всех ярусах леса.

В отличие от выделенных стадий рекреационной дигрессии лесных экосистем В. И. Россомахина (Строительство и реконструкция..., 1990), в изученных дубравах центральной поймы р. Хопёр с понижением уровня трансформации наблюдается усиленное формирование парцелл из подлеска и спутников дуба, восстановление травяного покрова и увеличение общего видового биоразнообразия экосистем за счет освобождения и расширения экологических ниш при снижении доминантных функций основного эдификатора – дуба.

Возможности восстановления дубрав уменьшаются от первого к четвёртому уровню деградации из-за нарастания неблагоприятных эколого-ценотических условий, отсутствия желудей и подроста. Внедрение разработанной диагностики может служить в качестве основы мониторинговых исследований и прогноза изменений лесного фонда пойменных дубрав Саратовской и соседних с ней областей. Лесным службам необходимо ограничить распространение древесных интродуцентов в пойменные леса.

Работа выполнена в рамках тематического плана при финансовой поддержке Министерства образования РФ (проект № 01-2-00-950950).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алексеев В. А. Диагностика жизненного состояния деревьев и древостоев // Лесоведение. 1989. № 4. С. 51 – 57.

Восточноевропейские широколиственные леса / под ред. О. В. Смирновой. М. : Наука, 1994. 362 с.

Дылис Н. В. Основы биогеоценологии. М. : Наука, 1978. 172 с.

Золотухин А. И., Овчаренко А. А. Пойменные леса Прихопёрья : состояние, эколого-ценотическая структура, биоразнообразие. Балашов : Изд-во «Николаев», 2007. 152 с.

Золотухин А. И., Овчаренко А. А., Вишневецкая А. А. Флористический состав постпатологических сообществ пойменных лесов Прихопёрья // Структура, состояние и охрана экосистем Прихопёрья. Балашов : Изд-во «Николаев», 2003. С. 16 – 22.

Матвеев Н. М. Биоэкологический анализ флоры и растительности (на примере лесостепной и степной зоны) : учеб. пособие. Самара : Изд-во «Самарский университет», 2006. 311 с.

Методические указания для проведения летней учебной практики по лесоводству. Саратов : Изд-во Саратов. с.-х. ин-та, 1981. 64 с.

Невский С. А., Плотникова Е. В. Ценопопуляционная структура и динамика древостоев дуба обыкновенного в южной части Саратовского Правобережья // Бюл. Бот. сада Саратов. гос. ун-та. Саратов : Научная книга, 2005. Вып. 4. С. 111 – 115.

Овчаренко А. А., Золотухин А. А. Демографическая структура древостоя пойменных лесов Прихопёрья // Бюл. Бот. сада Саратов. гос. ун-та. Саратов : Научная книга, 2005. Вып. 4. С. 106 – 111.

Овчаренко А. А., Золотухин А. А. Динамика горизонтальной структуры популяций подлеска пойменных дубрав Прихопёрья // Структура, состояние и охрана экосистем Прихопёрья. Балашов : Изд-во «Николаев», 2007. С. 98 – 101.

Смирнова Е. А. Очерк лесов долины р. Хопёр по исследованиям в Аркадакской даче Балашовского района // Тр. Лесотехн. академии им. С. М. Кирова. 1940. № 56. С. 116 – 139.

Смирнова О. В., Заугольнова Л. Б., Попадюк Р. В. Популяционная концепция в биогеоценологии // Журн. общ. биологии. 1993. Т. 53, № 3. С. 438 – 448.

Строительство и реконструкция лесопарковых зон (на примере Ленинграда). Л. : Стройиздат, 1990. 288 с.

Сукачёв В. Н. Избранные труды : в 3 т. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1972. Т. 1. 418 с.

Харченко Н. А. Динамика отмирания дуба в учебно-опытном лесхозе ВЛТИ и прогнозирование дальнейшего санитарного состояния // Надзор за вредителями и болезнями и совершенствование мер борьбы : материалы науч. конф. М. : Изд-во Моск. лесотехн. ин-та, 1981. С. 202 – 204.

Шутяев А. М. Биоразнообразие дуба черешчатого и его использование в селекции и лесоразведении. Воронеж : Изд-во Воронеж. лесотехн. академии, 2000. 336 с.

Яковлев А. С., Яковлев И. А. Дубравы Среднего Поволжья. Йошкар-Ола : Изд-во Марийск. гос. техн. ун-та, 1999. 326 с.

УДК 574/577:550.47(478.9)

**АККУМУЛЯЦИЯ И МИГРАЦИЯ СЕЛЕНА
В КОМПОНЕНТАХ БИОГЕОХИМИЧЕСКОЙ ЦЕПИ
«ПОЧВА – РАСТЕНИЯ – ЧЕЛОВЕК» В УСЛОВИЯХ МОЛДАВИИ**

М. В. Капитальчук¹, И. П. Капитальчук², Н. А. Голубкина³

¹ *Приднестровский государственный университет им. Т. Г. Шевченко
Молдова, Приднестровье, 3300 MD, Тирасполь, 25 Октября, 128*

E-mail: imkapital@mail.ru

² *ГУ «РНИИ экологии и природных ресурсов»
Молдова, Приднестровье, 3200 MD, Бендеры, Каховский тупик, 2*

³ *ГУ НИИ питания РАМН*

Россия, 109240, Москва, Устьинский пр., 2/14

E-mail: segolubkina@rambler.ru

Поступила в редакцию 01.01.10 г.

Аккумуляция и миграция селена в компонентах биогеохимической цепи «почва – растения – человек» в условиях Молдавии. – Капитальчук М. В., Капитальчук И. П., Голубкина Н. А. – Впервые для территории Молдавии проведены системные исследования миграции и аккумуляции селена в компонентах экосистемы – воде, почве, растениях, организме человека. Подтверждено высокое содержание селена в природных водах. Установлено, что уровень содержания селена в почвах в основном соответствует условной области оптимума однако наблюдаются отдельные участки с маргинальной недостаточностью микроэлемента и даже случаи селенодефицита. Выявлены особенности биоаккумуляции селена сельскохозяйственными растениями. В целом население, проживающее в долине Днестра, отличается высоким содержанием селена в организме. Проведена оценка влияния биогеохимических факторов на селеновый статус населения.

Ключевые слова: селен, миграция, биоаккумуляция, биогеохимические факторы, вода, почва, растения, человек, сыворотка крови.

Selenium accumulation and migration in components of the biogeochemical soil – plants – man food chain in Moldova. – Kapitalchuk M. V., Kapitalchuk I. P., and Golubkina N. A. – Systematic studies of selenium accumulation and migration in components of the ecosystem (water, soils, plants, and human body) were made in Moldova for the first time. High selenium concentrations in natural waters are typical. In general, the selenium level in soils corresponds to the optimum, but several areas show a decreased selenium content, down to selenium deficiency. Peculiarities of selenium accumulation in agricultural plants were revealed. The Dniester valley residents possess a high selenium level in their bodies. The effect of biogeochemical factors on the human selenium status was evaluated.

Key words: selenium, migration, bioaccumulation, biogeochemical factor, water, soil, plant, human being, serum.

ВВЕДЕНИЕ

Среди биогенных элементов селен занимает особое место. С одной стороны, соединения селена очень ядовиты. Высокий уровень селена в крови человека может приводить к состоянию, называемому селенозом, который сопровождается деформацией ногтей, выпадением волос и ногтей, высыпаниями на коже головы (Yang et al., 1983).

При избыточном содержании в почве селен может быть токсичным и для растений, что может приводить не только к распространению эндемических болезней растений, но и к появлению морфологических изменений растений (Ковальский, Голлобов, 1969), вплоть до образования новых видов (Лебедев, 1988). Однако результаты изучения адсорбционной способности различных пищевых волокон все же подтверждают отсутствие эссенциальности селена для растений (Голубкина и др., 1998).

С другой стороны, дефицит селена в организме человека приводит к повышению риска сердечно-сосудистых, гастроэнтерологических, онкологических заболеваний, снижению противомикробной резистентности (Гмошинский, Мазо, 1999).

Не менее важен этот микроэлемент и для животных. Дефицит селена у домашних животных и птиц вызывает беломышечную болезнь. Кроме того, дефицит селена у животных может вызывать экссудативный диатез, атрофию поджелудочной железы, поражение сердца (Касумов, 1979).

Таким образом, селен является физиологически важным микроэлементом, незаменимым в питании человека и животных.

Источником селена в обычном питании человека являются различные продукты животного и растительного происхождения. Расчет содержания селена в основных компонентах диеты на территории бывшего СССР показал, что основным источником селена для жителей России, стран СНГ и Балтии являются зерновые (Голубкина, 2000).

До начала наших исследований (2004 г.) системное изучение селена на территории Молдавии не проводилось, однако имелись отдельные данные по содержанию микроэлемента в некоторых природных компонентах. Наиболее полно оказалось изученным содержание селена в водах Молдавии. Более того, С. Р. Крайнов с соавторами (1983) выделили Молдавскую гидрогеохимическую провинцию с повышенным содержанием селена в грунтовых и напорных водах. На высокое содержание селена в подземных водах Молдавии указывают и более ранние данные, полученные И. В. Зелениным (1972), а также А. И. Свеженцовым с соавторами (1976).

Содержание селена в породах Молдавии колеблется от 10 до 3300 мкг/кг (Морган, 2002). Имеются данные по содержанию селена в некоторых почвообразующих породах (Кабата-Пендиас и Пендиас, 1989): элювий третичных песков – 50 – 80 мкг/кг; известняки – 30 – 100 мкг/кг; коренные третичные глины – 400 – 600 мкг/кг. По данным О. П. Богdevича с соавторами (Bogdevich et al., 2003), в четвертичных лессовых отложениях Молдавии содержание селена составило в среднем 56 мкг/кг.

Отсутствовали системные данные по содержанию селена в распространенных на территории Молдавии типах почв. Было известно только, что валовые формы селена составляют в почвах Молдавии 10 – 860 мкг/кг (Морган, 2002). По данным работ О. П. Богdevича с соавторами (Bogdevich et al., 2002, 2003), содержание селена в почвах Днестровско-Прутского междуречья оказалось достаточно низким и составило в среднем 125 – 175 мкг/кг.

Данные по накоплению селена сельскохозяйственными растениями и по содержанию селена в организме жителей Молдавии отсутствовали. Имелись лишь общие оценочные данные по содержанию селена в пшеничной муке и сухом моло-

ке, потребляемых жителями Молдавии (Голубкина, 1997, 1998), и прогнозные данные по селеновому статусу населения Молдовы (Голубкина, 2000). Однако в этих оценках не было разделения местных и импортных продуктов питания.

Целью настоящей работы является обобщение результатов системных исследований селена, проведенных нами в 2004 – 2007 гг. на территории левобережного Приднестровья. Изучение селена на этой территории является особенно актуальным в связи с тем, что приведенные выше отдельные данные по содержанию селена в природных компонентах практически всецело относятся к Днестровско-Прутскому междуречью Молдавии, в то время как биогеохимические исследования микроэлемента в левобережных районах ранее не проводились.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследуемая территория более чем на 200 км протянулась по левому берегу р. Днестр и ограничена с севера, востока и юга границей Молдавии с Украиной. Несмотря на незначительные размеры территории (примерно 4000 км²), здесь сформировались различные природно-территориальные комплексы с пёстрым мозаичным почвенным покровом. На этой территории А. Ф. Урсу (1980) выделяет два почвенных района: район типичных и карбонатных чернозёмов лесостепи юго-западной окраины Волыно-Подольской возвышенности на севере и район обыкновенных и южных чернозёмов Южноприднестровской степной равнины на юге.

В течение 2004 – 2006 гг. на различных участках исследуемой территории системно были взяты пробы воды, почв и растений, а весной 2007 г. на станции переливания крови г. Тирасполя были отобраны 76 образцов сыворотки крови жителей, проживающих в изучаемом регионе.

Выбор места для закладки шурфа или почвенной ямы проводился с учетом рельефа местности, экспозиции, растительного покрова. Взятие почвенных образцов осуществлялось в соответствии с требованиями агрохимических методов исследования почв. Сбор растений проводился в местах отбора почвенных проб в соответствии со стандартными методиками (Ковальский, Гололобов, 1969).

Определение содержания селена в пробах воды и почвенных образцах проводилось в химической лаборатории Института геологии и сейсмологии АН Молдовы атомно-абсорбционным методом с помощью спектрофотометра AAnalyst800 фирмы Perkin Elmer с проточно-инжекционной системой FLAS-400. Методика подготовки проб и определения селена подробно изложена в работе О. П. Богдевич с соавторами (2005).

Содержание селена в образцах растений и сыворотке крови жителей определялось в лаборатории пищевой токсикологии Института питания РАМН (г. Москва) флуорометрическим методом (Alfhan, 1984) с использованием референс-стандартов: лифилизированной сыворотки крови 23-ЕКТ (Nirpan, Осло) и пшеничной муки (Сельскохозяйственный центр Финляндии) с регламентированным содержанием селена соответственно 79 и 89 мкг/кг.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Важным экологическим показателем территории является уровень содержания селена в грунтовых и поверхностных водах, так как он служит одним из кри-

териев биогеохимического прогноза экологического статуса селена различных ландшафтов (Ермаков, 1997).

В целом результаты наших исследований (Капитальчук, 2006 *а*; Тома и др., 2006 *а*; Капитальчук и др., 2007 *а, б*) подтверждают наличие Молдавской гидрогеохимической селеновой провинции. Так, на исследуемой территории содержание селена в поверхностных водах оказалось достаточно высоким и колеблется от менее 1 до 8.8 мкг/л. В водоёмах сельской местности оно составляет 1 – 3 мкг/л, при среднем значении 1.5 мкг/л. Концентрация микроэлемента в главной водной артерии региона р. Днестр не превышает 1 мкг/л. В условиях городской среды (г. Тирасполь) максимальные значения концентрации селена в поверхностных водах возрастают до 8.8 мкг/л при среднем значении 5.6 мкг/л.

Содержание селена в грунтовых водах примерно такое же, как и в поверхностных водах. В сельской местности грунтовые воды содержат в среднем 1.5 мкг/л при максимальном значении 3 мкг/л. В условиях городской среды средние значения концентрации микроэлемента в грунтовых водах возрастают до 4 мкг/л, а максимальные значения достигают 7.1 мкг/л. В межпластовых артезианских водах, взятых из скважин водозаборов г. Тирасполя и г. Бендеры, содержание селена оказалось менее 1 мкг/л. Для сравнения укажем, что в реках Европейской части России и Кавказа содержание селена колеблется в пределах от 0.2 до 0.5 мкг/л, а в речных водах Белоруссии – от 0.35 до 0.85 мкг/л (Сидельникова, 1999). Таким образом, природные воды на исследуемой территории отличаются высоким содержанием селена по сравнению с другими регионами, что может служить индикатором содержания в природных компонентах водорастворимых форм селена, являющихся доступными для усвоения и накопления растениями.

Основным фактором, определяющим аккумуляцию микроэлемента в растениях, является уровень и химическая форма этого элемента в почвах. К увеличению концентрации элементов приводит наличие геохимических барьеров, в которых происходит резкое уменьшение интенсивности их миграции. В Молдове наибольшее значение имеют карбонатный, щелочной и гумусовый геохимические барьеры. Важной особенностью почв на рассматриваемой территории является то, что они представлены главным образом средне- и малогумусными чернозёмами. Селен, являясь подвижным в слабокислых, нейтральных и щелочных условиях, становится практически неподвижным в кислых почвах (Глазовская, 1976). В связи с этим на исследуемой территории, где преобладают почвы с нейтральной и слабощелочной реакцией, селен должен быть достаточно подвижным и в форме истинных растворов перераспределяться по почвенному профилю и в других компонентах биогеоценоза.

В табл. 1 обобщены данные (Капитальчук, 2006 *б, в*; Тома и др., 2006 *б*; Капитальчук и др., 2007 *а*) по содержанию селена в почвенных образцах, собранных по основным ареалам почв исследуемой территории.

В целом для почв юго-западной окраины Волыно-Подольской возвышенности (без учета пойменных почв) среднее содержание селена составило 347 ± 85 мкг/кг. Для этого почвенного района, исходя из средней концентрации селена в рамках имеющейся выборки, почвы основных типов можно расположить в следующей

АККУМУЛЯЦИЯ И МИГРАЦИЯ СЕЛЕНА

последовательности: чернозём карбонатный (407) > чернозём типичный (320) > чернозём обыкновенный (315) > чернозём выщелоченный (275) > темно-серая лесная почва (230).

Таблица 1
Статистические данные по содержанию селена в различных типах почв Молдавии

Тип почвы	Кол-во образцов	Глубина взятия образца, см	Минимальное значение, мкг/кг	Максимальное значение, мкг/кг	Среднее значение, мкг/кг	Стандарт. отклонение, мкг/кг
Чернозём карбонатный	11	0–40	100	630	326	149
Чернозём обыкновенный	27	0–40	180	1930*	248	62
Чернозём типичный	2	0–40	300	340	320	–
Чернозём выщелоченный	4	0–40	230	290	275	60
Чернозём южный	3	0–40	140	230	183	45
Темно-серая лесная	2	0–40	230	230	230	
Пойменная луговая и болотно-луговая слоистая	7	0–40	180	670	414	186
Перегойно-карбонатная скелетная	2	0–40	310	380	345	–
Для всех типов почв	58	0–40	100	1930*	286	96

* В расчет среднего не включено.

В почвах Южноприднестровской степной равнины в среднем содержание селена меньше и составляет 222 ± 65 мкг/кг. В геохимических условиях степной равнины последовательность основных почв, отражающая величину среднего содержания селена, выглядит несколько иначе, чем для лесостепи: чернозём обыкновенный (235) > чернозём карбонатный (185) > чернозём южный (183).

Для оценки уровня обеспеченности почвы селеном J. Тап с соавторами (2002) предлагают принять следующие пороговые значения концентрации микроэлемента: менее 125 мкг/кг – область селенодефицита; 125 – 175 мкг/кг – маргинальная недостаточность; 175 – 3000 мкг/кг – область оптимума; более 3000 мкг/кг – область избытка.

Исходя из этих пороговых значений можно констатировать, что для всех типов почв юго-западной окраины Волыно-Подольской возвышенности содержание селена соответствует условной области оптимума. При этом наблюдается тенденция к уменьшению количества микроэлемента в почве при переходе от наиболее сухих четвертичных террас с карбонатными чернозёмами к более увлажненным водораздельным пространствам, на которых располагаются выщелоченные чернозёмы и темно-серые лесные почвы. Наибольшее содержание селена в пойменной слоистой почве (см. табл. 1), видимо, обусловлено смывом почв, богатых микроэлементом, с надпойменных террас. Это предположение подкрепляется распределением концентрации селена на различных элементах рельефа долины Днестра у с. Грушка (рис. 1).

Здесь на террасах I, II, IX располагаются карбонатные чернозёмы, а на террасе X залегает типичный чернозём. На рис. 1 явно прослеживается уменьшение кон-

центрации селена по мере увеличения возраста и относительной высоты террас долины. Причем содержание селена в почве поймы (II) в два раза выше, чем на верхней террасе (X) (Капитальчук, 2006 в).

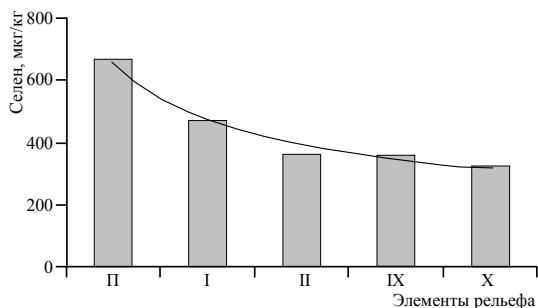


Рис. 1. Распределение средней концентрации селена на различных элементах рельефа у с. Грушка (Молдавия)

здесь наблюдаются концентрации микроэлемента, относящиеся к областям маргинальной недостаточности и даже селенодефицита.

В соседней Одесской области Украины содержание селена в почвах изменяется в интервале значений 165 – 690 мкг/кг при среднем содержании 350 мкг/кг (Щелкунов, Голубкина, 2000), что сопоставимо с концентрациями микроэлемента в почвах северной части изучаемой территории (347±85 мкг/кг).

Особый интерес представляют данные по накоплению селена местными сельскохозяйственными культурами, идущими на корм животным и входящими в продукты питания населения.

В табл. 2, 3 представлены полученные нами данные по накоплению селена некоторыми сельскохозяйственными растениями на разных типах почв в северной и южной частях изучаемой территории.

Основным фактором, определяющим аккумуляцию микроэлемента в растениях, является концентрация и химическая форма этого элемента в почвах. Поэтому в представленных таблицах указано также валовое содержание селена в почвенном слое 0 – 40 см в местах сбора растений. Однако содержание валовых форм селена в почвах дает лишь ориентировочное представление об обеспеченности почв микроэлементом, так как растения могут использовать только ту его часть, которая находится в физиологически доступных подвижных формах. Представление о количестве биодоступных форм селена в почве дает приведенный в табл. 2, 3 коэффициент биологического накопления (КБН), равный отношению количества селена в растении к его общему содержанию в почве.

Выше уже указывалось на различие в содержании селена в почвах лесостепного и степного районов изучаемой территории. Из анализа представленных в табл. 2, 3 данных следует, что эти различия присутствуют и при рассмотрении выборок в местах взятия образцов растений. Так, среднее содержание селена в почвах северной лесостепной части территории в местах сбора растений составляет 307±39 мкг/кг,

В условиях практически одинакового увлажнения территории Южноприднестровской равнины наиболее бедными селеном оказываются карбонатные и южные чернозёмы. А уровень обеспеченности селеном для всех типов почв на территории этого района, хотя в среднем и соответствует условной области оптимума, но гораздо ниже, чем в лесостепном районе. Более того, на некоторых участках территории с карбонатными и южными чернозёмами

АККУМУЛЯЦИЯ И МИГРАЦИЯ СЕЛЕНА

в то время как в южной степной части территории средняя концентрация микроэлемента в пахотном слое понижается до 224 ± 57 мкг/кг.

Таблица 2

Накопление селена сельскохозяйственными растениями
в условиях лесостепи юго-западных отрогов Вольно-Подольской возвышенности

Наименование растений	Тип почвы	Кол-во проб	Se в почве (0–40 см), мкг/кг	Se в растениях, мкг/кг	Коэффициент биологического накопления
Подсолнечник (надземная часть)	Чернозём типичный	1	320	143	0.447
	Чернозём обыкновенный	2	315 ± 35	111 ± 8	0.353 ± 0.013
	Все типы	3	317 ± 25	122 ± 19	0.384 ± 0.055
Кукуруза (надземная часть)	Чернозём типичный	1	320	90	0.281
	Чернозём обыкновенный	1	340	89	0.261
	Чернозём карбонатный	1	355	90	0.254
	Чернозём выщелоченный	1	236	86	0.364
	Темно-серая лесная	1	232	91	0.392
	Все типы	5	297 ± 58	89 ± 2	0.310 ± 0.063
Ячмень (надземная часть)	Чернозём типичный	1	320	107	0.334
Ячмень (зерно)	То же	1	320	157	0.491
Пшеница (надземная часть)	Чернозём обыкновенный	2	315 ± 35	114 ± 9	0.364 ± 0.011
	Чернозём карбонатный	1	355	80	0.225
	Чернозём выщелоченный	1	265	111	0.419
	Все типы	4	312 ± 42	105 ± 18	0.343 ± 0.083
Пшеница (зерно)	Чернозём обыкновенный	2	315 ± 35	130 ± 19	0.410 ± 0.014
	Чернозём карбонатный	1	355	107	0.301
	Чернозём выщелоченный	1	265	78	0.294
	Все типы	4	312 ± 42	111 ± 27	0.354 ± 0.065
Люцерна	Чернозём выщелоченный	1	265	166	0.626
Все растения	Все типы	19	307 ± 39	111 ± 26	0.365 ± 0.094

В отличие от этого среднее содержание селена в растениях, произрастающих в лесостепном и степном районах, очень близко и составляет 111 ± 26 и 112 ± 19 мкг/кг соответственно. В среднем, как следует из табл. 2, 3, растения накапливают селена более чем в два раза меньше от его общего содержания в почве. При этом не наблюдается корреляции между содержанием общего селена в почвах и его концентрацией в растениях.

Близость значений средней концентрации селена в растениях в северной и южной частях территории указывают на то, что относительная стабильность среднего содержания микроэлемента в растениях обеспечивается различной интенсивностью его биоаккумуляции в разных геохимических условиях. Действительно, из табл. 2, 3 следует, что среднее значение КБН, равное 0.365 ± 0.095 для относительно богатых селеном почв лесостепи, увеличивается до 0.536 ± 0.166 для более бедных селеном степных почв. Увеличение биоаккумуляции микроэлемента в данном случае может быть объяснено возрастанием подвижных форм селена.

При прочих равных условиях биогенная аккумуляция селена должна зависеть от вида растения. Наиболее широкий спектр растений представлен для южного степного района (см. табл. 3). Здесь по способности накапливать селен в надземной части (мкг/кг) растения можно расположить в следующей последовательно-

сти: сорго (147) > подсолнечник (125) > кукуруза (117) > клевер (111) > люцерна (110) > овёс(107) > ячмень (106) = пшеница (106).

Таблица 3

Накопление селена сельскохозяйственными растениями
в условиях Южноприднестровской степной равнины

Наименование растений	Тип почвы	Кол-во проб	Se в почве (0–40 см), мкг/кг	Se в растениях, мкг/кг	Коэффициент биологического накопления
Подсолнечник (надземная часть)	Чернозём обыкновенный	7	228±44	133±30	0.611±0.219
	Чернозём карбонатный	2	185±120	108±5	0.725±0.445
	Чернозём южный	1	182	107	0.588
	Все типы	10	215±58	125±27	0.631±0.238
Кукуруза (надземная часть)	Чернозём обыкновенный	3	276±48	97±11	0.359±0.067
	Чернозём карбонатный	2	185±120	118±15	0.772±0.421
	Пойменная луговая слоистая	1	320	119	0.372
	Пойменная лугово-болотная	1	184	97	0.527
	Все типы	7	243±80	117±24	0.503±0.262
Ячмень (надземная часть)	Чернозём обыкновенный	4	212±41	111±7	0.536±0.105
	Чернозём карбонатный	1	270	102	0.378
	Пойменная лугово-болотная	1	184	112	0.609
	Чернозём южный	2	201±36	94±4	0.473±0.062
	Все типы	8	213±39	106±9	0.510±0.099
Ячмень (зерно)	Чернозём обыкновенный	4	212±41	108±6	0.523±0.082
	Чернозём карбонатный	1	270	94	0.348
	Пойменная лугово-болотная	1	184	115	0.625
	Чернозём южный	2	201±36	102±14	0.520±0.165
	Все типы	8	213±39	106±9	0.513±0.112
Пшеница (надземная часть)	Чернозем обыкновенный	1	202	106	0.524
Пшеница (зерно)	То же	1	202	86	0.426
Люцерна	«	2	295±28	110±6	0.372±0.014
Клевер	«	1	256	111	0.434
Сорго	Пойменная луговая слоистая	1	329	147	0.447
Овёс (надземная часть)	Чернозём обыкновенный	3	193±12	107±13	0.563±0.048
Овёс (зерно)	То же	3	193±12	123±24	0.636±0.118
Все растения	Все типы	45	224±57	112±19	0.536±0.166

Анализируя данную последовательность, можно отметить, что близкими по способности аккумулировать селен являются клевер и люцерна, а также зерновые культуры – овёс, ячмень и пшеница. Следует также подчеркнуть, что в рамках рассматриваемых выборок содержание селена в зерне и надземной части растений овса, ячменя и пшеницы (см. табл. 2, 3) в среднем практически не отличается.

Влияние геохимических условий на биоаккумуляцию селена растениями удобно рассматривать на примере отдельных культур. В этом случае способность отдельного вида растений к накоплению селена остается постоянной, а условия произрастания изменяются.

Анализ полученных нами данных показал, что содержание селена в надземной части подсолнечника зависит от типа почвы и уменьшается при переходе от чернозёма типичного к обыкновенному, а затем к карбонатному и южному.

АККУМУЛЯЦИЯ И МИГРАЦИЯ СЕЛЕНА

Способность кукурузы накапливать селен оказалась малочувствительной к изменению типа почвы в северной части изучаемой территории, где содержание микроэлемента в кукурузе близко к 90 мкг/кг. Однако в геохимических условиях степного района интенсивность накопления селена кукурузой возрастает, достигая 119 мкг/кг.

Диапазон колебаний среднего содержания селена в зерновых культурах для разных типов почв колеблется от 80 до 114 мкг/кг, что составляет примерно 30% от общего среднего значения. Однако явной закономерности изменения биоаккумуляции селена от типа почв для зерновых культур не проявляется. Хотя для южной степной зоны наблюдается уменьшение содержания селена в зерновых культурах при переходе от чернозёма обыкновенного к карбонатному и южному.

В значительной мере накопление микроэлемента растениями может снижать присутствие в почвах элементов-антагонистов, которыми для селена являются сера, фосфор, кадмий, медь, марганец и цинк (Кирилюк, 2006). Для изучаемой территории были выполнены оценки по влиянию концентрации меди в почве на биоаккумуляцию селена кукурузой и подсолнечником (Капитальчук и др., 2007). Для рассматриваемых геохимических условий антагонизм меди и селена не проявился. Более того, на фоне низких концентраций меди в почве (менее 30 мг/кг) коэффициент парной корреляции между количеством меди в почве и селеном в кукурузе оказался положительным и составил $+0.6377$ (при $P \leq 0.05$). Для подсолнечника в рассматриваемом диапазоне значений взаимосвязи между количеством меди в почве и селеном в растениях не обнаружено.

Оптимальная обеспеченность организма человека селеном наступает, когда его концентрация в сыворотке крови достигает 120 мкг/л (National Research Council., 1989), что соответствует максимальной активности глутатионпероксидазы тромбоцитов (Levander et al., 1983). При снижении уровня содержания микроэлемента в сыворотке крови менее 50 мкг/л организм испытывает глубокий дефицит селена.

Данные по содержанию селена в сыворотке крови различных возрастных групп населения, проживающего на рассматриваемой территории, представлены в табл. 4. В среднем оптимальный уровень обеспеченности селеном наблюдается для всех рассматриваемых в табл. 4 возрастных групп. При этом в межгрупповых различиях селенового статуса не прослеживается каких-либо закономерностей, обусловленных возрастной физиологической компонентой. Диапазон значений концентрации селена в сыворотке крови жителей долины Днестра довольно широк и составляет 76 – 254 мкг/л. Крайние низкие значения этого диапазона не относятся к случаям глубокого селенодефицита, хотя и характеризуют наличие маргинальной недостаточности селена у части населения. Среднее содержание селена в сыворотке крови составляет 145.8 мкг/л, что значительно превышает нижнюю границу оптимума. Для сравнения укажем, что интервал концентраций селена в сыворотке крови жителей соседней Одесской области Украины составляет 66 – 644 мкг/л при средней обеспеченности населения микроэлементом 122 ± 15 мкг/л (Щелкунов, Голубкина, 2000).

Таблица 4

Содержание селена в сыворотке крови различных возрастных групп населения Молдавии, мкг/л

Возраст, лет	20–30	31–40	41–50	51–60	> 60	Для всех возрастов
Мужчины						
Количество образцов	4	3	5	7	7	26
Диапазон значений	102–132	123–246	84–219	104–174	76–254	76–254
Среднее значение	116.0	169.33	144.80	131.57	158.57	143.35
Стандартное отклонение	±12.54	±66.88	±65.12	±22.81	±57.60	±43.82
Доверительный интервал для среднего значения ($P = 0.1$)	105.6–126.3	105.8–232.8	96.9–192.7	117.3–145.7	122.7–194.3	129.2–157.4
Женщины						
Количество образцов	12	8	15	10	5	50
Диапазон значений	100–245	100–213	81–254	106–230	97–149	81–254
Среднее значение	151.33	128.88	150.20	164.90	114.80	146.46
Стандартное отклонение	±44.43	±36.44	±50.89	±35.13	±20.40	±41.03
Доверительный интервал для среднего значения ($P = 0.1$)	130.2–172.4	107.6–150.0	128.5–171.8	146.6–183.1	99.7–129.8	136.9–156.0
Мужчины + женщины						
Количество образцов	16	11	20	17	12	76
Диапазон значений	100–245	100–246	81–254	104–230	76–254	76–254
Среднее значение	142.50	139.91	148.85	151.18	140.33	145.80
Стандартное отклонение	±41.58	±46.70	±52.98	±34.28	±49.69	±44.97
Доверительный интервал для среднего значения ($P = 0.1$)	125.4–159.6	116.7–163.0	129.3–168.3	137.5–164.8	116.7–163.9	137.4–154.2

Особенность распределения уровня обеспеченности селеном среди населения Приднестровья (рис. 2) состоит в том, что относительный дефицит селена испытывает 12% населения исследуемой территории, у 25% жителей концентрация селена в крови близка к оптимальной, а 63% населения имеет оптимальный уровень обеспеченности селеном со значительным превышением нижней границы области оптимальности.

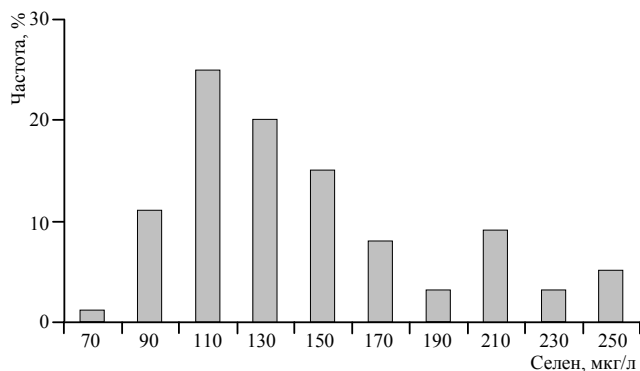


Рис. 2. Распределения концентрации селена в сыворотке крови населения Молдавии

Анализ имеющихся данных показал, что характер распределения концентрации селена в сыворотке крови городских жителей отличается от соответствующего распределения для сельского населения. Так, по сравнению с общей выборкой, доля населения, испытывающего относительный дефицит селена (менее 100 мкг/л), в сельской местности со-

АККУМУЛЯЦИЯ И МИГРАЦИЯ СЕЛЕНА

крашается с 12 до 8%, а доля населения с оптимальной обеспеченностью микроэлементом увеличивается на 7%. В городах доля жителей с относительным дефицитом селена возрастает по сравнению с сельской местностью на 10%, а число городских жителей с превышением порога оптимальной обеспеченности селеном уменьшается до 53%.

Особый интерес представляет оценка влияния биогеохимических факторов на селеновый статус населения, так как выявление формы этой взаимосвязи позволяет по известным биогеохимическим параметрам конкретной территории прогнозировать уровень обеспеченности селеном проживающих на ней людей.

При проведении такой оценки для отдельных почвенных ареалов мы использовали в качестве геохимического показателя среднее валовое содержание селена в почве, а в качестве биохимического фактора – значение концентрации микроэлемента в сельскохозяйственных растениях.

Результаты оценки показали, что биогеохимические условия территории оказывают значимое влияние на селеновый статус населения. Наименьшая корреляция наблюдается между средним уровнем концентрации селена в сыворотке крови жителей и средним валовым содержанием селена в почве ($r = +0.606$; $P = 0.05$). Наилучшим образом характеризует уровень обеспеченности селеном интегральный биохимический показатель, отражающий среднее содержание селена в сельскохозяйственных растениях на изучаемой территории ($r = +0.950$; $P = 0.0025$). Приемлемым показателем для оценки уровня обеспеченности селеном населения является также среднее содержание микроэлемента в зерне пшеницы и ячменя ($r = +0.735$; $P = 0.1$).

ВЫВОДЫ

На рассматриваемой части территории Молдавии природные воды отличаются высоким содержанием селена, что может служить индикатором наличия в породах и почвах значительной доли биодоступных форм селена.

Содержание селена в почвах изучаемой территории в среднем соответствует условной области оптимума. При этом количество селена в почвах юго-западной окраины Вольно-Подольской возвышенности выше, чем в одноименных почвах Южноприднестровской степной равнины, где наблюдаются отдельные участки с маргинальной недостаточностью микроэлемента и даже случаи селенодефицита.

Содержание селена в сельскохозяйственных культурах изменяется в широких пределах от 78 до 166 мкг/кг в зависимости от конкретных геохимических условий, однако взаимосвязи между содержанием валовых форм селена в почвах и его аккумуляцией растениями не обнаружено.

В надземной части растений наблюдается уменьшение биоаккумуляции селена при переходе от люцерны к подсолнечнику и затем к ячменю, пшенице и кукурузе. На фоне низких концентраций меди установлена положительная корреляция между количеством меди в почве и содержанием селена в кукурузе.

В целом население, проживающее в Приднестровском регионе Молдавии, отличается высоким уровнем обеспеченности селеном. При этом характер распределения концентрации селена в сыворотке крови городских жителей существенно

отличается от соответствующего распределения для сельского населения. На селективный статус населения существенное влияние оказывают биогеохимические факторы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Богдевич О. П., Измайлова Д. Н., Капитальчук М. В., Тома С. И. Оценка содержания селена в почвах Молдовы // *Bul. Institutului de Geofizică și geologie al A.S.M.* 2005. № 1. С. 83 – 87.

Глазовская М. А. Ландшафтно-геохимические системы и их устойчивость к техногенезу // *Биогеохимические циклы в биосфере.* М. : Наука, 1976. С. 99 – 115.

Гмошинский И. В., Мазо В. К. Селен в питании : краткий обзор // *Medicina Altera.* 1999. № 4. С. 18 – 22.

Голубкина Н. А. Содержание Se в пшеничной и ржаной муке России, стран СНГ и Балтии // *Вопр. питания.* 1997. № 3. С. 17 – 20.

Голубкина Н. А. Влияние геохимического фактора на накопление селена зерновыми культурами и сельскохозяйственными животными в условиях России, стран СНГ и Балтии // *Проблемы региональной экологии.* 1998. № 4. С. 94 – 101.

Голубкина Н. А. Прогнозирование уровня обеспеченности селеном населения России и Украины по содержанию микроэлемента в зерне пшеницы // *Экология моря.* 2000. Вып. 54. С. 57 – 61.

Голубкина Н. А., Щелкунов Л. Ф., Гинс В. К. Адсорбция селена пищевыми волокнами // *Хранение и переработка сельскохозяйственного сырья.* 1998. № 6. С. 34 – 35.

Зеленин И. В. Естественные ресурсы подземных вод Молдавии. Кишинев : Штиинца, 1972. 214 с.

Ермаков В. В. Биогеохимия селена. Региональные и экологические аспекты // *Тез. Междунар. симп. по прикладной геохимии стран СНГ / Ин-т минералогии, геохимии и кристаллохимии редких элементов.* М., 1997. С. 289.

Кабата-Пендиас А., Пендиас Х. Микроэлементы в почвах и растениях. М. : Мир, 1989. 440 с.

Капитальчук М. В. Содержание селена в компонентах ландшафтов левобережного Приднестровья. // *Регіон-2006 : стратегія оптимального розвитку : матеріали Міжнародної наук.-практ. конф. Харків : Вид. центр Харк. нац. ун-ту, 2006 а.* С. 211 – 214.

Капитальчук М. В. Содержание селена в почвах Южноприднестровской степной равнины // *Степи Северной Евразии : материалы IV Междунар. симп. Оренбург : ИПК «Газпромнефть», 2006 б.* С. 339 – 341.

Капитальчук М. В. Содержание селена в почве на различных элементах рельефа долины Днестра // *Bul. Institutului de geologie și seismologie al A.S.M.* 2006 в. № 2. С. 82 – 88.

Капитальчук М. В., Капитальчук И. П., Голубкина Н. А. Геохимические условия миграции и накопления селена в геосистемах Молдавии // *Магілєўскі мерыдыян.* 2007 а. Т. 7, вып. 1 – 2 (8 – 9). С. 30 – 33.

Капитальчук М. В., Капитальчук И. П., Голубкина Н. А. Биогеохимия селена в Молдове // *Bul. of the Institute of geology and seismology MAS.* 2007 б. № 1. Р. 10 – 15.

Капитальчук И. П., Капитальчук М. В., Голубкина Н. А. Накопление селена зерновыми культурами в различных геохимических условиях долины Днестра // *Вестн. Приднестр. ун-та.* 2007 в. № 2. С. 176 – 181.

Капитальчук М., Голубкина Н., Капитальчук И., Шульман А., Ангелюк М. Влияние ме-ди на аккумуляцию селена кукурузой и подсолнечником // *Studia Universitatis : seria ‘Științe ale Naturii. Revistă științifică a Universitatea de Stat din Moldova.* 2007. № 7. Р. 114 – 118.

АККУМУЛЯЦИЯ И МИГРАЦИЯ СЕЛЕНА

- Касумов С. Н.* Биологическое значение селена для жвачных животных / Всесоюз. науч.-исслед. ин-т информации и техн.-эконом. исследований по сельскому хозяйству. М., 1979. 49 с.
- Кирилюк В. П.* Микроэлементы в компонентах биосферы Молдовы. Chisinau : Pontos, 2006. 156 р.
- Ковальский В. В., Гололобов А. Д.* Методы определения микроэлементов в органах и тканях животных, растениях и почвах. М. : Колос, 1969. 272 с.
- Крайнов С. Р., Гудзь З. Г., Закутин В. П., Еникеев Н. И., Прибыткова С. М.* Геохимия селена в подземных водах // Геохимия. 1983. № 3. С. 359 – 374
- Лебедев С. И.* Физиология растений. 3-е изд., перераб. и доп. М. : Агропромиздат, 1988. 544 с.
- Свеженцов А. И., Тома С. И., Петраков Е. В., Скрипник М. Д., Вайнберг Н. Г., Мельник И. Г.* Содержание микроэлементов в кормах и водоемностях МССР. Кишинев : Карта Молдовеняскэ, 1976. 80 с.
- Сидельникова В. Д.* Геохимия селена в биосфере // Проблемы биогеохимии и геохимической экологии. М. : Наука, 1999. С. 81 – 99.
- Тома С., Капитальчук М., Капитальчук И.* Содержание селена в некоторых природных компонентах на территории Республики Молдова // Analele științifice ale USM. Seria «Științe chimico-biologice». 2006 а. Р. 348 – 352.
- Тома С., Капитальчук М., Капитальчук И.* Содержание селена в некоторых типах почв левобережных районов Днестра // Știința agricolă. 2006 б. № 1. Р. 11 – 16.
- Урсу А. Ф.* Почвенно-экологическое микрорайонирование Молдавии. Кишинев : ШТИНЦА, 1980. 208 с.
- Щелкунов Л. Ф., Голубкина Н. А.* Содержание селена в почвах, растениях и у человека в Одесской области // Экология моря. 2000. Вып. 54. С. 62 – 68.
- Alfthan G.* A micromethod for the determination of selenium in tissues and biological fluids by single-test-tube fluorimetry // Anal. Chim. Acta. 1984. Vol. 165. P. 187 – 194.
- Bogdevich O., Hannigan R. E., Moraru C., Izmailova D.* The investigation of selenium in the environment // Ecological chemistry : Abstract book of the second Intern. conference. Chisinau, 2002. P. 168.
- Bogdevich O. P., Hannigan R. E., Izmailova D. N.* Assessment of natural and artificial sources of selenium in the environment of Moldova republic // Proc. 6th International Symposium and Exhibition on Environmental Contamination in Central and Eastern Europe and the Commonwealth of Independent States. Prague, 2003. P. 81.
- Levander O., Alfthan G., Arvilommi H., Gaef C. G., Huttunen J. K., Kataja M., Kovistionen P., Pikkarainen J.* Bioavailability of selenium to Finnish men as assessed by platelet glutathione peroxidase activity and other blood parameters // Amer. J. Clin. Nutr. 1983. Vol. 37. P. 887 – 897.
- Moraru C.* Selenium in groundwater and surrounding media of the Republic of Moldova : country overview // Ecological chemistry : Abstract book of the second Intern. conference. Chisinau, 2002. P. 54.
- National Research Council. Recommended Dietary Allowances. Washington : National Academy press, 1989. 302 p.
- Tan J., Zhu W., Wang W., Li R., Hou S., Wang D., Yang L.* Selenium in soil and endemic diseases in China // Sci. Tot. Environ. 2002. Vol. 284. P. 227 – 235.
- Yang G. Q., Wang S., Zhou R., Sun S.* Endemic selenium intoxication of human in China // Amer. J. Clin. Nutr. 1983. Vol. 37. P. 872 – 881.

УДК 598.2-19(282.247.11)

СТРУКТУРА ОРНИТОФАУНЫ ВЕРХНЕЙ ПЕЧОРЫ

С. К. Кочанов, Н. П. Селиванова

*Институт биологии Коми НЦ УрО РАН
Россия, 167982, Сыктывкар, Коммунистическая, 28
E-mail: kochanov@ib.komisc.ru, selivanova@ib.komisc.ru*

Поступила в редакцию 26.05.10 г.

Структура орнитофауны Верхней Печоры. – Кочанов С. К., Селиванова Н. П. – Рассмотрены особенности фауны птиц в горных, предгорных и равнинных местообитаниях бассейна Верхней Печоры. На Верхней Печоре обитает 198 видов птиц, относящихся к 16 отрядам, из них 149 видов гнездятся. Наибольшее количество видов птиц отмечено в равнинном районе (169 видов), по мере продвижения к горным участкам оно сокращается до 109 видов. Кроме широко распространенных в Палеарктике видов, составляющих почти половину всей фауны (54%), в ее состав входят представители шести фаунистических типов. Весьма существенная часть видового состава представлена сибирским (23%) и европейским (16%) типами фаун. Доля арктических видов не превышает 5%. В пределах рассматриваемого района отмечено пребывание 31 охраняемого вида, из них на равнине и в предгорьях отмечено 30 и 28 видов соответственно, в горах – 14 видов. В орнитофауне Верхней Печоры 46 видов имеют хозяйственное значение как охотничьи или условно-охотничьи птицы.

Ключевые слова: Верхняя Печора, орнитофауна, охраняемые виды, охотничья фауна.

Avifauna structure in the Upper Pechora region. – Kochanov S. K. and Selivanova N. P. – Avifauna peculiarities in mountain, foothill and plain habitats of the Upper Pechora region are considered. 198 bird species from 16 orders (among which 149 species are nesting) inhabit the Upper Pechora region. The highest bird specific diversity (169 species) has been found in plain forests, and as the mountains are approached the diversity becomes poorer (109 species in the mountain area). Besides common Palearctic species (54%), representatives of the Arctic, Siberian, European, Mediterranean, Tibetan and Chinese faunas were found. The fraction of the Siberian and European species reaches 23 and 16%, respectively, while that of the Arctic birds does not exceed 5%. 31 protected species were registered in the area surveyed. The highest number of such species inhabits the plain and foothills, 30 and 28, respectively, and 14 species were registered in the mountain area. 46 bird species have strong economical significance in the Upper Pechora region.

Key words: Upper Pechora region, avifauna, protected birds, hunting birds.

ВВЕДЕНИЕ

Европейский Северо-Восток России, где еще сохранились крупные массивы первичных девственных лесов, может служить модельной территорией для изучения естественной динамики лесных сообществ птиц. Одна из таких модельных мало нарушенных территорий расположена в верхнем течении р. Печоры (бассейны рек Щугор, Подчерье, Илыч, Печора, Унья). Около половины ее площади занимают особо охраняемые природные территории (Национальный природный парк «Югыд ва» и Печоро-Илычский государственный биосферный заповедник, включенные в список Всемирного природного наследия ЮНЕСКО). Восточная часть исследуемой территории, представленная горными ландшафтами Урала, характеризуется наличием высотной поясности растительности, что, безусловно, на-

СТРУКТУРА ОРНИТОФАУНЫ ВЕРХНЕЙ ПЕЧОРЫ

накладывает отпечаток и на характер орнитофауны. Для ряда видов (подвидов) птиц территория Урала и Приуралья является границей распространения в западном или восточном направлениях. Сочетание в верховьях Печоры особых ландшафтно-географических, эколого-фаунистических условий и незначительная антропогенная нагрузка способствует поддержанию здесь высокой численности большинства типично таёжных видов, в том числе видов охотничьей фауны, определяет успешность гнездования редких и охраняемых видов птиц.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Полевые исследования проводились нами в бассейнах рек Печора, Щугор и Унья в 2000 – 2004 гг. Маршрутные учеты птиц с пересчетом на площадь по средне-групповой дальности их обнаружения выполнены по методике Ю. С. Равкина (1967). В пределах исследуемой территории выделяются три крупных ландшафтных района: равнинный, предгорный и горный. В растительном покрове на равнине и в предгорье преобладают пихтовые и елово-пихтовые средне- и северотаёжные леса с примесью сосны сибирской и лиственницы сибирской. В пределах горных ландшафтов выражены четыре высотных пояса растительности: горно-лесной, подгольцовый, горно-тундровый и гольцовый. Горно-лесной пояс представлен разреженными горными темнохвойными еловыми лесами с примесью пихты; основу растительности подгольцового пояса составляют низкорослые редкостойные леса – лиственничные редколесья, березовые криволесья (из березы извилистой), реже пихтово-еловые парковые мелколесья. Растительность горно-тундрового пояса представлена кустарниковыми, кустарничково-травянистыми и лишайниковыми тундрами. Гольцовый пояс, приуроченный к наиболее возвышенным участкам горной системы – вершинам, пикам и гребням – характеризуется наличием обширных каменистых россыпей, скалистых останцев, многолетних пятен снега и небольших ледников (Горчаковский, 1968).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

По данным литературы (Портенко, 1937; Теплова, 1957; Сокольский, 1964; Естафьев и др., 1995, 1999; Бешкарев и др., 1992; Нейфельд, Теплов, 2000 и др.) и авторским сведениям на территории бассейна Верхней Печоры обитают 198 видов птиц, относящихся к 16 отрядам, из них 149 видов гнездятся. Основу видового разнообразия составляют представители отрядов *Passeriformes*, *Charadriiformes*, *Anseriformes* и *Falconiformes*. Значительно меньшее количество видов наблюдается в отрядах *Strigiformes*, *Piciformes* и *Galliformes*. Остальные отряды представлены 1 – 7 видами. Наибольшее представительство отрядов и количество видов птиц отмечено в равнинном районе (169 видов), по мере продвижения к горным участкам оно сокращается до 109 видов. Уменьшение обилия птиц происходит в большей степени за счет снижения разнообразия водоплавающих и околоводных видов, а также пролётных и залётных видов, что объясняется уменьшением обводненности горной и предгорной частей территории, отсутствием крупных мозаичных и пойменных биотопов.

По происхождению фауна птиц изучаемой территории неоднородна. Кроме широко распространенных в Палеарктике видов, составляющих почти половину всей фауны (54%), в ее состав входят представители шести фаунистических типов. Весьма существенная часть видового состава представлена сибирским (23%) и европейским (16%) типами фаун. Доля арктических видов не превышает 5%; китайские, тибетские и средиземноморские фаунистические типы представлены единичными видами. Удельный вес широко распространенных в Палеарктике видов, а также птиц сибирского и китайского происхождения во всех ландшафтных районах примерно сходен. Роль европейских видов выше на равнине и в предгорье, арктических – в горном районе. При сравнении фаун средней и северной тайги европейского Северо-Востока, Приполярного и Северного Урала (горная часть бассейна Верхней Печоры), Западной Сибири отмечается возрастание к востоку доли сибирских, а к западу – европейских видов птиц (табл. 1). На европейском Северо-Востоке соотношение сибирских видов к европейским равно 1.0:0.9 (Естафьев, 2005), на Приполярном и Северном Урале – 1.0:1.4, в Западной Сибири – 1.0:1.8 (Вартапетов, 1984, 1998). В отношении арктических видов отмечается уменьшение их доли при движении в западном направлении и увеличение – в южном, по горным тундрам Урала. В Уральских горах намного южнее, чем на равнинах, обитают такие виды арктического происхождения, как тундряная куропатка (*Lagopus mutus* Montin, 1776), золотистая ржанка (*Pluvialis apricaria* Linnaeus, 1758), хрустан (*Eremophila morinellus* Linnaeus, 1758), подорожник (*Calcarius lapponicus* Linnaeus, 1758), пуночка (*Plectrophenax nivalis* Linnaeus, 1758).

Таблица 1

Соотношение и доля (в процентах от общего числа видов) типов фауны птиц на Урале и прилегающих равнинах

Фауно-генетические комплексы	Европейский Северо-Восток России	Приполярный и Северный Урал	Западная Сибирь
Сибирский	27	32	34
Европейский	26	20	17
Арктический	3	7	7
Средиземноморский	2	2	2
Тибетский	1	1	1
Китайский	3	3	3
Широко распространенные виды	39	35	36

Различия в структуре сообществ птиц можно проследить в биотопах, представленных во всех рассматриваемых ландшафтах. Таковыми являются темнохвойные леса и речные долины. При расчетах ярусного распределения населения птиц по местам гнездования (табл. 2) выявлено, что в равнинном районе в сообществах птиц темнохвойных лесов выше доля видов птиц, предпочитающих гнездиться в кронах деревьев, в предгорном – в дуплах, а в горном – птиц, устраивающих гнезда в наземном ярусе. Указанные различия обусловлены структурой лесной растительности. На равнине (вследствие вырубок) и в горах (общие экологические условия) темнохвойные леса более разреженного типа, и поэтому здесь высоко представительство видов, гнездящихся в наземном ярусе и кронах деревь-

СТРУКТУРА ОРНИТОФАУНЫ ВЕРХНЕЙ ПЕЧОРЫ

ев. В предгорном участке преобладают леса первичного облика с наличием старых деревьев, способствующих поддержанию высокой численности птиц-дуплогнездящих.

Таблица 2

Распределение птиц по местам гнездования в биотопах темнохвойной тайги и их доля, % от общего числа видов

Ландшафтный район	На земле	В кронах	В дуплах	На кустах	В иных местообитаниях
Горы	70.6	24.7	4.7	0.03	–
Предгорья	24.0	36.8	31.2	3.2	4.8
Равнина	38.5	44.6	12.3	3.1	1.5

Данная тенденция подтверждается также и ярусным распределением кормовых ниш (табл. 3). В предгорном районе отмечено наибольшее разнообразие экологических групп птиц по местам сбора корма.

Таблица 3

Распределение птиц по местам сбора корма в биотопах темнохвойной тайги и их доля, % от общего числа видов

Ландшафтный район	На земле	На кустах	На стволах	В кронах
Горы	18.8	–	–	81.2
Предгорья	8.8	3.2	4.8	83.2
Равнина	9.1	3.0	–	87.9

Среди наземных биотопов речные долины характеризуются наибольшим видовым разнообразием и численностью птиц. Здесь обитают представители практически всех отмеченных отрядов птиц. В ярусной структуре гнездовых и трофических ниш в соотношении основных экологических групп птиц больших различий не установлено (табл. 4, 5), только в горном районе больше птиц гнездящихся на земле, в предгорье и на равнине – в дуплах. В предгорном районе также отмечено наибольшее разнообразие экологических групп птиц по местам сбора корма.

Таблица 4

Распределение птиц по местам гнездования в биотопах речных долин и их доля, % от общего числа видов

Ландшафтный район	На земле	В кронах	В дуплах	На кустах	В иных местообитаниях
Горы	49.3	27.0	8.8	10.8	4.1
Предгорья	29.8	34.3	15.8	17.5	2.6
Равнина	40.0	33.1	13.3	10.1	3.5

Таблица 5

Распределение птиц по местам сбора корма в биотопах речных долин и их доля, % от общего числа видов

Ландшафтный район	На земле	На кустах	На стволах	В кронах	В воде	В воздухе
Горы	14.2	10.8	–	68.2	5.4	1.4
Предгорья	18.0	14.5	0.2	50.7	11.2	5.4
Равнина	20.7	6.5	–	64.8	3.6	4.4

Для полноты характеристики структуры орнитофауны верхней Печоры были исследованы антропогенные ландшафты (вырубки, населенные пункты, линейные сооружения). В небольших населенных пунктах равнинного района в фаунистических комплексах доминируют широкораспространенные (65%) и европейские виды (21%), на вырубках и линейных объектах (ЛЭП), где преобладают европейские (33 и 42%) и сибирские виды (53 и 40 %), таёжный облик фауны сохраняется. В ярусном распределении птиц по местам гнездования в сообществах птиц вырубок и линейных сооружений преобладают виды, гнездящиеся в кронах деревьев (34 и 35%), на земле (44 и 23%) и на кустах (17 и 16%), а в населенных пунктах – в постройках человека (до 44%, табл. 6).

Таблица 6

Распределение птиц по местам гнездования в антропогенно-трансформированных местообитаниях равнинного района и их доля, % от общего числа видов

Места гнездования	В населенных пунктах	На ЛЭП	На вырубках
На земле	31.1	43.5	22.6
В кронах	24.6	33.7	34.5
На постройках человека	44.3	–	–
В дуплах	–	1.1	20.2
На кустах	–	17.4	15.5
В иных местообитаниях	–	4.3	7.2

В трофической структуре сообществ птиц вырубок и линейных объектов преобладают виды, кормящиеся в верхних ярусах растительности – в кронах деревьев (76 и 60%), в поселках абсолютно доминируют птицы, добывающие корм на земле (69%), представлены главным образом синантропными видами – домовым (*Passer domesticus* Linnaeus, 1758) и полевым воробьем (*P. montanus* Linnaeus, 1758), сизым голубем (*Columba livia* Gmelin, 1789; табл. 7). Для вырубок и линейных объектов следует указать, что многие лесные виды птиц используют их как кормовые, а не гнездовые станции.

Таблица 7

Распределение птиц по местам сбора корма в антропогенно-трансформированных местообитаниях равнинного района и их доля, % от общего числа видов

Места сбора корма	В населенных пунктах	На ЛЭП	На вырубках
На земле	68.9	13	21.4
В кронах	9.8	76.1	59.5
На кустах	–	10.9	14.3
На воде	11.5	–	–
В воздухе	9.8	–	4.8

В пределах рассматриваемого района отмечено пребывание 28 охраняемых видов, из них 18 – гнездятся, остальные отмечаются лишь во время сезонных миграций. На равнине и в предгорьях отмечено 27 и 26 видов соответственно, в горах зарегистрировано 13 видов. Сохранившийся облик естественных ландшафтов и слабое хозяйственное освоение бассейна Верхней Печоры способствуют сохранению генофонда «краснокнижных» видов федерального и регионального ранга

СТРУКТУРА ОРНИТОФАУНЫ ВЕРХНЕЙ ПЕЧОРЫ

(табл. 8). Наиболее важную роль для поддержания численности редких хищных птиц, таких как скопа, беркут, орлан-белохвост, филин, численность которых на большей территории Печорского бассейна низка, а распределение крайне неравномерно, играют предгорные местообитания.

Таблица 8

Список птиц, занесенных в Красную книгу Республики Коми (РК) и Российской Федерации (РФ)

Вид	Категория охраны	
	РК	РФ
Чернозобая гагара <i>Gavia arctica</i> Linnaeus, 1758	2	–
Красношейная поганка <i>Podiceps auritus</i> Linnaeus, 1758	4	–
Большая поганка <i>Podiceps cristatus</i> Linnaeus, 1758	3	–
Большая выпь <i>Botaurus stellaris</i> Linnaeus, 1758	3	–
Малая выпь <i>Ixobrychus minutus</i> Linnaeus, 1766	3	–
Чёрный аист <i>Ciconia nigra</i> Linnaeus, 1758	–	3
Краснозобая казарка <i>Rufibrenta ruficollis</i> Pallas, 1769	3	3
Серый гусь <i>Anser anser</i> Linnaeus, 1758	4	–
Лебедь-кликун <i>Cygnus cygnus</i> Linnaeus, 1758	3	–
Малый лебедь <i>Cygnus bewickii</i> Yarrell, 1830	5	5
Скопа <i>Pandion haliaetus</i> Linnaeus, 1758	3	3
Обыкновенный осоед <i>Pernis apivorus</i> Linnaeus, 1758	3	–
Беркут <i>Aquila chrysaetos</i> Linnaeus, 1758	3	3
Орлан-белохвост <i>Haliaeetus albicilla</i> Linnaeus, 1758	3	3
Сапсан <i>Falco peregrinus</i> Tunstall, 1771	2	2
Кобчик <i>Falco vespertinus</i> Linnaeus, 1766	1	–
Перепел <i>Coturnix coturnix</i> Linnaeus, 1758	2	–
Стерх <i>Grus leucogeranus</i> Pallas, 1773	–	1
Серый журавль <i>Grus grus</i> Linnaeus, 1758	3	–
Коростель <i>Crex crex</i> Linnaeus, 1758	4	–
Кулик-сорока (материковый подвид) <i>Haematopus ostralegus longipes</i> Buturlin, 1910	3	3
Дупель <i>Gallinago media</i> Latham, 1787	4	–
Большой веретенник <i>Limosa limosa</i> Linnaeus, 1758	4	–
Белая сова <i>Nyctea scandiaca</i> Linnaeus, 1758	4	–
Филин <i>Bubo bubo</i> Linnaeus, 1758	2	2
Длиннохвостая неясыть <i>Strix uralensis</i> Pallas, 1771	2	–
Бородатая неясыть <i>Strix nebulosa</i> J.R. Forster, 1772	2	–
Обыкновенный серый сорокопут <i>Lanius e. excubitor</i> Linnaeus, 1758	3	3
Соловей-красношейка <i>Luscinia calliope</i> Pallas, 1776	3	–

Примечание. 1 – вид, находящийся под угрозой исчезновения, 2 – с сокращающейся численностью, 3 – редкий, 4 – требующий дополнительного изучения, 5 – требующий биологического надзора.

В орнитофауне Верхней Печоры 46 видов имеют хозяйственное значение как охотничьи или условно-охотничьи птицы. Охотничьи виды птиц представлены тремя отрядами, из них наиболее насыщены в видовом отношении в гнездовый период – *Charadriiformes* и *Anseriformes* (50 и 34% соответственно); в зимний – *Galliformes* (100%). Наиболее ценные из них, гнездящиеся на верхней Печоре: белая куропатка (*Lagopus lagopus* Linnaeus, 1785), тетерев (*Lyrurus tetrix* Linnaeus, 1785), глухарь (*Tetrao urogallus* Linnaeus, 1785), рябчик (*Tetrastes bonasia* Linnaeus,

1785), крякva (*Anas platyrhynchos* Linnaeus, 1785), чирки свистунок (*A. crecca* Linnaeus, 1785) и трескунок (*A. guerquedula* Linnaeus, 1785), свиязь (*A. penelope* Linnaeus, 1785), шилохвость (*A. acuta* Linnaeus, 1785), обыкновенный гоголь (*Bucephala clangula* Linnaeus, 1785), и встречающиеся в основном на пролете: белолобый гусь (*Anser albifrons* Scopoli, 1769), гуменник (*A. fabalis* Latham, 1787), чернеть хохлатая (*Aythya fuligula* Linnaeus, 1785) и морская (*A. marila* Linnaeus, 1785), синьга (*Melanitta nigra* Linnaeus, 1785), обыкновенный турпан (*M. fusca* Linnaeus, 1785). К условно охотничьим видам, не имеющим большого промыслового значения и почти не добываемым охотниками, можно отнести куликов, занимающих в фауне 28%. Наличие значительных площадей водно-болотных угодий, меридионально расположенных речных систем с хорошо выработанной поймой и крупных лесных массивов делают территорию Верхней Печоры значимой для гнездования и пролета водно-болотной и боровой дичи.

На территории Печорского Приуралья Урала и Зауралья проходят границы гнездовых ареалов некоторых сибирских и европейских видов птиц, что имеет особую ценность в плане сохранения биоразнообразия. Здесь находят западный предел распространения: азиатский бекас (*Gallinago stenura* Bonaparte, 1830), завирушки сибирская (*Prunella montanella* Pallas, 1976) и черногорлая (*P. atrogularis* Brandt, 1844), дрозды чернозобый (*Turdus atrogularis* Jarocki, 1819) и пестрый (*Zoothera dauma* Latham, 1790), пеночка-зарничка (*Phylloscopus inornatus* Blyth, 1842); восточный предел распространения: лесная завирушка (*Prunella modularis* Linnaeus, 1785), клест-сосновик (*Loxia pytyopsittacus* Borkhausen, 1793).

Качественный и количественный состав орнитофауны Верхней Печоры позволяет охарактеризовать её в целом как типичную для таёжной зоны. Оригинальные особенности и переходный характер фауны вполне согласуются с физико-географическим и зонально-ландшафтным положением территории на границе Европы и Азии, а также на стыке двух природных стран – Русской равнины и Уральской горной страны. Главные угрозы для сохранения орнитофауны исследуемого региона связаны с фактором беспокойства гнездящихся птиц в период размножения местным населением, сокращением кормовой базы птиц-ихтиофагов (скопа, орлан-белохвост), нелегальной охотой и рыболовством, недостаточным уровнем охраны особо охраняемых природных территорий региона.

Работа выполнена при финансовой поддержке проекта ПРООН/ГЭФ 00059042 «Укрепление системы особо охраняемых природных территорий Республики Коми в целях сохранения биоразнообразия первичных лесов в районе верховьев реки Печора» и Междисциплинарного проекта УрО РАН «Разработка концепции создания Атласа природного наследия Урала».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бешикарев А. Б., Нейфельд Н. Д., Теплов В. В. Позвоночные животные Печоро-Илычского заповедника. Птицы // Флора и фауна заповедников СССР / под ред. В. Е. Соколова. М., 1992. С. 8 – 31.

Горчаковский П. Л. Растительность // Урал и Приуралье. Природные условия и естественные ресурсы СССР / под ред. И. П. Герасимова. М. : Наука, 1968. С. 211 – 261.

СТРУКТУРА ОРНИТОФАУНЫ ВЕРХНЕЙ ПЕЧОРЫ

Вартанетов Л. Г. Птицы таежных междуречий Западной Сибири / под ред. Ю. С. Равкина. Новосибирск : Наука. Сиб. отд-ние, 1984. 242 с.

Вартанетов Л. Г. Птицы северной тайги Западно-Сибирской равнины / под ред. Ю. С. Равкина. Новосибирск : Наука. Сиб. отд-ние, 1998. 327 с.

Естафьев А. А. Особенности зонального распределения птиц на европейском Северо-Востоке // Тр. Коми НЦ УрО РАН. Вып. 177. Закономерности зональной организации комплексов животного населения европейского Северо-Востока России / под ред. А. А. Естафьева. Сыктывкар, 2005. С. 87 – 131.

Естафьев А. А., Воронин Р. Н., Минеев Ю. Н., Кочанов С. К., Бешкарев А. Б. Птицы Неворобьиные // Фауна европейского Северо-Востока России / под ред. Р. Л. Потапова. СПб. : Наука, 1995. Т. 1, ч. 1 С. 7 – 304.

Естафьев А. А., Минеев Ю. Н., Кочанов С. К., Ануфриев В. М., Деметриадес К. К., Нейфельд Н. Д. Птицы Неворобьиные // Фауна европейского Северо-Востока России / под ред. А. А. Естафьева. СПб. : Наука, 1999. Т. 1, ч. 2. С. 5 – 124.

Нейфельд Н. Д., Теплов В. В. Птицы юго-восточной части Республики Коми // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири : сборник статей и кратких сообщений / под ред. В. К. Рябицева. Екатеринбург : Изд-во «Екатеринбург», 2000. С. 132 – 154.

Портенко Л. А. Фауна птиц внеполярной части Северного Урала / под ред. д-ра биол. наук А. Я. Тугаринова. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1937. 240 с.

Равкин Ю. С. К методике учета птиц в лесных ландшафтах // Природа очагов клещевого энцефалита на Алтае. Новосибирск : Наука. Сиб. отд-ние, 1967. С. 66 – 75.

Сокольский С. М. Пролет водоплавающих в верховьях Печоры (по материалам наблюдений в 1956 – 1960 гг.) // Тр. Печоро-Ильчского гос. заповедника / под ред. А. А. Насимовича. Сыктывкар, 1964. Вып. 11. С. 83 – 124.

Теплова Е. Н. Птицы района Печоро-Ильчского заповедника // Тр. Печоро-Ильчского гос. заповедника / под ред. О. И. Семёнова-Тян-Шанского. Сыктывкар, 1957. Вып. 6. С. 5 – 115.

**ВЛИЯНИЕ ПРОДУКТОВ ЖИЗНЕДЕЯТЕЛЬНОСТИ ОКОЛОВОДНЫХ ПТИЦ
НА ЗООПЛАНКТОН ЛИТОРАЛИ МАЛЫХ ОЗЕР
(БАССЕЙН р. ОКА)**

Д. В. Кулаков¹, В. П. Иванчев², А. В. Крылов¹

¹ *Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН
Россия, 152742, Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок
E-mail: kulakov@ibiw.yaroslavl.ru*

² *ФГУ Окский государственный природный биосферный заповедник
Россия, 391072, Рязанская обл., Спасский р-н, пос. Брыкин Бор
E-mail: ivanchev.obz@mail.ru*

Поступила в редакцию 02.06.09 г.

Влияние продуктов жизнедеятельности околводных птиц на зоопланктон литорали малых озер (бассейн р. Ока). – Кулаков Д. В., Иванчев В. П., Крылов А. В. – Описана структура зоопланктона литорали двух малых озёр в условиях влияния продуктов жизнедеятельности птиц. Показано, что в зоне влияния птиц в зоопланктоне более крупного по площади водоёма достоверно возростала численность и биомасса веслоногих ракообразных, снижалось обилие коловраток, а в меньшем по площади озере обнаружена тенденция преимущественного развития коловраток и ветвистоусых ракообразных. Сделано предположение, что наблюдаемые различия зоопланктона литорали двух озер определяются площадью водоёмов и количеством гнездящихся птиц.

Ключевые слова: малые озера, литораль, зоопланктон, продукты жизнедеятельности птиц.

Influence of the vital activity products of semi-aquatic birds on the small lake littoral zooplankton (the Oka river basin). – Kulakov D. V., Ivanchev V. P., and Krylov A. V. – The zooplankton structure of the littoral of two small lakes under the influence of vital bird activity products is described. In the zooplankton of the larger (by square) lake under bird influence, the abundance and biomass of Copepoda reliably increased, the abundance of Rotatoria reduced, whereas in the smaller lake the tendency of primary development of Rotifera and Cladocera was found. The observed distinctions in the zooplankton structure of the littoral of the two lakes under survey have been hypothesized to be determined by their square and quantity of nesting birds.

Key words: small lake, littoral, zooplankton, vital bird activity product.

ВВЕДЕНИЕ

Химический состав вод и структурно-функциональная организация сообществ гидробионтов определяется не только воздействием широкого и традиционно изучаемого ряда факторов – характером антропогенного влияния, гидрологическими параметрами водных объектов, ландшафтом, климатическими особенностями, но и жизнедеятельностью некоторых водных и околводных животных, выступающих в роли ключевых видов и / или экосистемных инженеров (Jones et al., 1994; Paine, 1969; Wright, Jones, 2004). Для пресноводных экосистем наиболее подробно изучена средообразующая деятельность моллюсков р. *Dreissena*, евроазиатского и канадского бобров (*Castor fiber* L., *C. canadensis* Kuhl.) (Дрейссена ..., 1994; Завьялов

ВЛИЯНИЕ ПРОДУКТОВ ЖИЗНЕДЕЯТЕЛЬНОСТИ ОКОЛОВОДНЫХ ПТИЦ

и др., 2005; Остапеня, 2007; Naiman et al., 1986, 1994 и др.). Но круг ключевых видов гораздо шире. В частности, в роли организмов, преобразующих физическое состояние абиотических и биотических материалов водных экосистем, тем самым прямо и опосредованно изменяющих доступность ресурсов для гидробионтов и их сообществ, выступают околородные птицы (Чуйков, 1981; Крылов, Касьянов, 2008; Крылов и др., 2009; Andrikovics et al., 2006; Gardarsson, 2006). Однако глубина изучения этого вопроса в пресноводных экосистемах относительно невелика, исследования носят эпизодический характер или находятся на начальном этапе. С целью оценки влияния продуктов жизнедеятельности околородных птиц на сообщества гидробионтов исследовали зоопланктон зарастающих макрофитами участков литорали двух малых озер.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Видовой состав, количество птиц и зоопланктона двух малых озер бассейна р. Ока (Рязанская обл., Спасский р-н) изучали в мае – сентябре 2008 г. Площадь оз. Лакашинское (54°39' с.ш., 40°53' в.д.) составляет 1.0 км², ёмкость – 0.25, степень зарастания макрофитами – 15%, оз. Пригорочное (54°35' с.ш., 40°53' в.д.) – 0.038 км², 0.6 и 80% соответственно. Учет количества птиц и гнезд проводили визуально. В период гнездования птиц (конец мая – июль) зоопланктон собирали 2 раза, по окончании – в августе – сентябре – 1 раз в месяц на зарастающих макрофитами фоновых мелководьях (*Ф*) и на аналогичных участках в зоне гнездовий птиц (*П*). С помощью ведра через газ с размером ячеек 64 мкм процеживали 25 – 50 л воды, пробы фиксировали 4%-ным формалином, камеральную обработку проводили по стандартной методике (Методика изучения..., 1975). Зоопланктон оценивали по числу видов (*S*), численности (*N*), биомассе (*B*), доле таксономических групп в общей численности и биомассе (%), индексу Шеннона – Уивера, рассчитанному по численности (*H_N*) и биомассе (*H_B*).

РЕЗУЛЬТАТЫ

На оз. Лакашинское отмечены поселения трех видов птиц (крачка черная (*Chlidonias niger* L.), крачка белокрылая (*Ch. leucopterus* Temm.), крачка речная (*Sterna hirundo* L.)), общая численность которых в начале периода гнездования составляла ~ 80 особей, а по мере подрастания птенцов доходила до ~ 145 особей. Максимального обилия в колонии достигала черная крачка. На оз. Пригорочное обнаружено четыре вида птиц (*Ch. leucopterus*, крачка белошекая (*Ch. hybrida* Pallas), *Ch. niger*, *St. hirundo*) численностью в начальный период гнездования ~ 160 особей, а по мере подрастания птенцов ~ 364 особей. Основу колонии составляла белокрылая крачка.

Наибольшим видовым богатством отличался зоопланктон оз. Лакашинское, где было обнаружено 56 видов беспозвоночных, среди которых 28 коловраток, 7 веслоногих и 21 ветвистоусых ракообразных. В составе зоопланктона оз. Пригорочное отмечено 49 видов: 24 вида коловраток, 3 – веслоногих и 22 – ветвистоусых ракообразных. При этом на фоновом мелководье оз. Лакашинское число ви-

дов, зарегистрированных в течение периода исследований, было ниже, чем в зоне гнездовой (таблица). В оз. Пригорочное число видов на обоих участках было одинаковым, но в зоне гнездовой несколько сокращалось видовое богатство коловраток и возрастало – ветвистоусых ракообразных.

Показатели (среднее за исследованный период \pm ошибка средней ($P \leq 0.05$)) зоопланктона на разнотипных участках литоральной зоны водоёмов

Показатель	Оз. Лакашинское		Оз. Пригорочное	
	Φ	Π	Φ	Π
<i>S</i> Rotifera	6.0±0.7 20	5.4±0.6 24	5.3±1.0 17	4.7±1.0 15
<i>S</i> Сорепода	1.0±0.1* 4	1.7±0.3 6	1.2±0.3 1	1.3±0.4 1
<i>S</i> Cladocera	6.0±0.4 15	6.1±0.3 16	8.1±1.0 17	8.4±0.6 19
<i>S</i> Общее	13.0±1.0 39	13.2±0.8 46	14.6±1.5 35	14.4±1.1 35
<i>N</i> Rotifera, ТЫС. ЭКЗ./М ³	97.7±38.8*	18.0±4.7	28.1±8.7*	175.4±122.3
%	14.0±3.2*	4.6±1.1	14.1±6.7	27.0±13.9
<i>N</i> Сорепода, ТЫС. ЭКЗ./М ³	147.8±22.6*	208.7±34.5	158.6±37.0	123.0±41.2
%	21.0±4.4*	42.2±4.3	56.6±8.8	44.9±9.7
<i>N</i> Cladocera, ТЫС. ЭКЗ./М ³	1484.9±499.6*	456.4±117.7	106.4±44.1	67.1±19.7
%	62.0±6.3	53.2±5.1	29.3±9.8	28.1±8.2
<i>N</i> Суммарная, ТЫС. ЭКЗ./М ³	1730.4±498.4*	683.1±129.4	293.0±62.0	365.5±146.4
<i>B</i> Rotifera, Г/М ³	0.2±0.1*	0.02±0.01	0.02±0.01	0.2±0.2
%	4.0±1.2*	0.8±0.3	2.7±2.0	12.8±9.9
<i>B</i> Сорепода, Г/М ³	1.0±0.2*	1.9±0.5	1.1±0.3	0.8±0.3
%	21.1±4.4*	31.2±4.3	54.3±10.2	38.8±7.3
<i>B</i> Cladocera, Г/М ³	12.2±3.4	8.6±2.5	1.5±0.7	0.8±0.2
%	76.0±5.2	68.0±4.5	43.0±10.1	48.4±7.8
<i>B</i> Суммарная, Г/М ³	13.4±3.5	10.6±2.9	2.6±0.9	1.8±0.4
H_N / H_B	1.90±0.2	2.14±0.1	2.43±0.2	2.14±0.2
	1.65±0.1	1.75±0.1	2.05±0.2	2.03±0.1
<i>E</i>	9.5	9.8	5.6	3.9

Примечание. В числителе – число видов в среднем за одну съемку, в знаменателе – число видов за весь период наблюдений; * – достоверные отличия.

Между разнотипными участками исследуемых озер значимых различий по количеству видов в одной пробе не зафиксировано, исключение составляло несколько большее число таксонов веслоногих ракообразных в зоне гнездовой птиц оз. Лакашинское (см. таблицу).

В среднем за период изучения и в каждую дату наблюдений численность и биомасса зоопланктона на фоновом мелководье оз. Лакашинское были выше, чем на участке, заселенном птицами, исключение наблюдалось лишь во второй половине июня и в первой половине июля (рис. 1, а).

В конце мая, в июне и августе на обоих участках литорали оз. Лакашинское основу численности зоопланктона составляли ветвистоусые ракообразные (рис. 1, б). В первой половине июля на фоновом биотопе также первенствовали кладоцеры, в то время как в зоне влияния птиц – веслоногие рачки, доминирование которых

ВЛИЯНИЕ ПРОДУКТОВ ЖИЗНЕДЕЯТЕЛЬНОСТИ ОКОЛОВОДНЫХ ПТИЦ

также зарегистрировано на обоих мелководьях во второй половине июля и в сентябре. При этом на контрольном участке практически в течение всего периода наблюдений отмечалась меньшая численность и доля в общей численности веслоногих ракообразных и большие величины аналогичных характеристик коловраток и ветвистоусых ракообразных. В среднем за исследованный период эти показатели различались достоверно (см. таблицу).

По числу доминирующих по численности таксонов различий между мелководьями не было, однако на фоновом участке среди них обнаружено три вида коловраток и три вида ветвистоусых рачков: *Keratella quadrata* (O. F. Müller) (5.0%), *Euchlanis dilatata* Ehrenb. (36.6%), *Trichocerca cylindrica* (Imhof) (6.7%), *Bosmina longirostris* (O.F. Müller) (7 – 88.0%), *Ceriodaphnia pulchella* Sars (5.5 – 63.8%), *Chydorus sphaericus* (O. F. Müller) (10.6%), а также науплиусы (9.4 – 19.3%) и копепоиды (9.8 – 21.0%) циклопов, в то время как в зоне влияния птиц коловраток не обнаружено, а массового развития достигали *Bosmina longirostris* (10.7 – 68.3%), *Chydorus sphaericus* (7.3 – 33.8%), *Ceriodaphnia pulchella* (7.3 – 48.0%), *Sida crystallina* (O. F. Müller) (5.4%), *Simoccephalus vetulus* (O.F. Müller) (18.0%), *Macrocyclus albidus* (Jurine) (6.1%), науплиусы (6.5 – 40.1%) и копепоиды (7.6 – 26.5%) циклопов. По величине индекса Шеннона, рассчитанного по численности, значимых различий между зоопланктоном исследованных мелководий не обнаружено (см. таблицу).

Основу биомассы на изученных мелководьях оз. Лакашинское в течение всего периода исследований составляли ветвистоусые ракообразные, лишь в сентябре первенствовали веслоногие (рис. 1, в). На фоновом биотопе практически в каждую

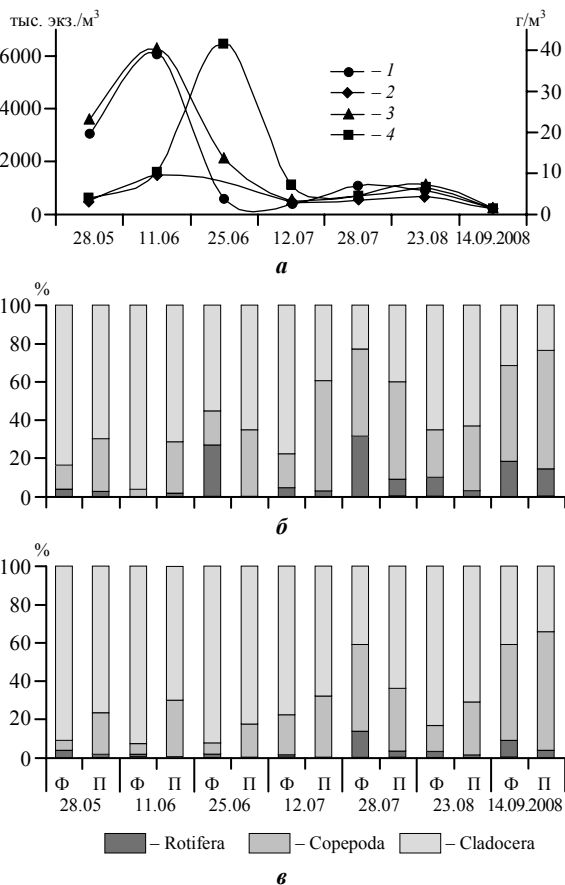


Рис. 1. Показатели зоопланктона оз. Лакашинское: а – численность и биомасса на фоновом (Ф) участке (1, 3) и в зоне гнездовий (П) птиц (2, 4); б – доля таксономических групп в общей численности; в – доля таксономических групп в общей биомассе

дату наблюдений и достоверно в среднем за период наблюдений биомасса и доля клadoцер и коловраток в общей биомассе были выше, а доля веслоногих рачков – ниже, чем в зоне гнездовой птиц (см. рис. 1, в, таблицу). На фоновом участке среднее число доминирующих видов составляло 3 (1–5 видов), на заселенном птицами участке – 4 (3–6 видов). Среди доминирующих по биомассе видов на фоновом мелководье зарегистрировано три вида ветвистоусых рачков и один – веслоногих: *Bosmina longirostris* (13.9 – 76.1%), *Ceriodaphnia pulchella* (16.4 – 94.8%), *Sida crystallina* (5.5 – 12.0%), *Chydorus sphaericus* (7.9 – 10.8%), *Euchlanis dilatata* (16.7%), *Cyclops vicinus* Uljanin (5.4%) и копепоиды циклопов (5.4 – 39.2%), а на участке в зоне влияния птиц – шесть видов ветвистоусых и три вида веслоногих ракообразных: *Chydorus sphaericus* (6.8 – 29.0%), *Bosmina longirostris* (6.6 – 58.5%), *Sida crystallina* (7.9 – 20.5%), *Ceriodaphnia pulchella* (6.1 – 74.2%), *Simocephalus vetulus* (7.3 – 43.0%), *Scapholeberis mucronata* (O.F. Müller) (13.7%), *Thermocyclops crassus* Sars (10.7%), *Cyclops vicinus* (9.5%), *Macrocyclus albidus* (8.0%) и копепоиды Cyclopoida (6.1 – 38.4%). Величины индекса Шеннона, рассчитанного по биомассе зоопланктона, на изученных мелководьях достоверно не отличались (см. таблицу).

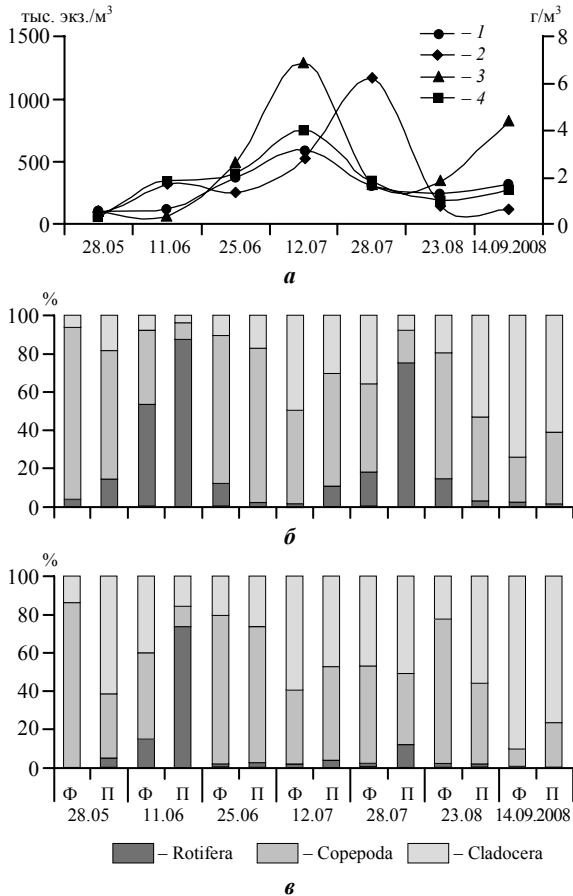


Рис. 2. Показатели зоопланктона оз. Пригорочное. Условные обозначения см. рис. 1

ловраток на контрольном биотопе была достоверно меньше (рис. 2, а, таблица).

Основу численности на обоих участках составляли Rotifera и Copepoda, лишь в отдельные периоды ведущее положение занимали Cladocera (рис. 2, б). В среднем за период изучения достоверных отличий относительного обилия отдельных

Численность и биомасса зоопланктона фонового мелководья оз. Пригорочное большую часть периода исследований была выше, чем в зоне гнездовой птиц, однако в среднем значимых отличий не обнаружено, хотя плотность ко-

ВЛИЯНИЕ ПРОДУКТОВ ЖИЗНЕДЕЯТЕЛЬНОСТИ ОКОЛОВОДНЫХ ПТИЦ

таксономических групп зоопланктеров в общей численности не обнаружено, но в зоне гнездовой наблюдалась тенденция увеличения доли коловраток и уменьшения доли веслоногих ракообразных (см. таблицу). Число доминантов на обоих мелководьях было одинаковым. На фоновом и заселенном птицами участке среди них отмечены науплиусы (соответственно 10.5 – 41.1 и 8.4 – 47.6%) и копепоидиты (10.7 – 56.6 и 5.3 – 62.5%) циклопов, *Conochiloides coenobasis* Skorikov (5.7 – 46.2 и 5.4 – 83.4%), *Graptoleberis testudinaria* (Fischer) (12.0 и 6.7 – 15.3%), *Ceriodaphnia pulchella* (11.7 и 5.8 – 8.5%), *Pleuroxus truncatus* (O. F. Müller) (11.1 и 12.2%), *Alona rectangula* Sars (26.0 и 21.0 – 29.7%), *Acroperus harpae* Baird (6.5 – 12.4 и 7.8%), только на фоновом биотопе доминировали *Biapertura affinis* (Leydig) (10.9 – 20.1%), *Lecane lunaris* (Ehrenb.) (6.8%) и *Latonura rectirostris* (O. F. Müller) (16.4), лишь в зоне влияния птиц – *Polyarthra major* Bruckh. (15.4%), *Mytilina ventralis ventralis* (Ehrenb.) (6.3%), *Camptocercus rectirostris* Schoedl. (10.2%). По величине индекса Шеннона, рассчитанного по численности, между зоопланктоном исследованных мелководий достоверных различий не отмечено (см. таблицу).

Большую часть периода исследований основу биомассы зоопланктона фонового участка оз. Пригорочное составляли веслоногие ракообразные, зоны гнездовой – ветвистоусые рачки и коловратки (рис. 2, в). Но в среднем биомасса и доля таксономических групп в общей биомассе на изученных мелководьях достоверно не различались (см. таблицу). Состав и число доминирующих по биомассе видов на обоих мелководьях были практически сходны. Среди доминантов на фоновом участке и в районе гнездовой отмечены *Ceriodaphnia pulchella* (соответственно 5.9 – 10.0 и 12.8 – 37.4%), *Simocephalus vetulus* (8.1 – 17.4 и 8.7 – 20.4%), *Pleuroxus truncatus* (18.9 и 7.9%), *Latonura rectirostris* (12.9 – 59.2 и 11.9%), *Graptoleberis testudinaria* (10.2 – 20.4 и 8.9 – 21.9%), *Camptocercus rectirostris* (6.7 – 10.6 и 9.8 – 39.9%), копепоидиты *Cyclopoidea* (7.7 – 73.9 и 23.0 – 92.6%), только на контрольном биотопе доминировали *Chydorus sphaericus* (7.8%), *Acroperus harpae* (5.1 – 8.7%), *Acanthocyclops vernalis* (Fisch.) (25.9%), *Euchlanis triquetra* Ehrenb. (11.0%), только в зоне влияния птиц – *Eurycercus lamellatus* (O.F. Müller) (8.3 – 17.9%), *Polyphemus pediculus* (L.) (10.6%), *Conochiloides coenobasis* (9.3 – 10.2%), *Alona rectangula* (8.2 – 19.6%). На исследованных мелководьях величины индекса Шеннона, рассчитанного по биомассе зоопланктона, не имели значимых отличий (см. таблицу).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Полученные данные свидетельствуют о различиях количественной представленности зоопланктона фоновых и заселенных птицами участков литорали. На обоих озерах численность и биомасса планктонных животных в зоне гнездовой были ниже, чем на фоновых участках. Ранее такая реакция отмечалась в гипертрофном оз. Чистое, следовательно, можно сказать, что исследуемые водоёмы относятся к категории высокотрофных (Кулаков и др., 2010).

Одновременно в зоне влияния птиц изученных водоёмов зарегистрированы отличия структуры зоопланктона. В районе гнездовой на оз. Лакашинское по сравнению с фоновым участком возрастало видовое богатство и число доминантов, была достоверно больше численность, биомасса и доля веслоногих ракооб-

разных, а величины этих показателей коловраток и ветвистоусых рачков – меньше. В то же время в оз. Пригорочное значимых отличий развития отдельных таксономических групп зоопланктеров в разнотипных мелководьях не наблюдалось (за исключением численности Rotifera), напротив, отмечена тенденция увеличения численности, биомассы и относительного обилия коловраток и ветвистоусых ракообразных.

Исследования на мелководьях Рыбинского водохранилища (площадь 150 500 км²), оз. Севан (площадь 1 248 км²) и оз. Чистое (площадь 4.5 км²) выявили значимые отличия показателей зоопланктона фоновых и находящихся в зоне влияния продуктов жизнедеятельности птиц биотопах (Крылов, Касьянов, 2008; Крылов и др., 2009; Крылов, Акопян, 2009; Кулаков и др., 2010). В районе гнездовой этих водоёмов, как и в оз. Лакашинское, в зоопланктоне увеличивалась доля веслоногих ракообразных, сокращалось обилие коловраток, которые также не отмечались среди доминантов или их число сокращалось. Т.е., несмотря на дополнительное поступление органических и биогенных веществ с продуктами жизнедеятельности птиц, регистрировались изменения, которые обычно не просто не наблюдаются при антропогенном эвтрофировании, а характерны для менее трофных водоёмов (Андроникова, 1996). Однако в районе гнездования оз. Пригорочное развитие зоопланктона шло иным путем и в большей степени соответствовало характерной реакции на антропогенное воздействие – преимущественного развития достигали коловратки и ветвистоусые рачки.

Возможная причина наблюдаемых различий – отличия водоёмов по площади, ёмкости и количеству гнездящихся птиц. Так, в оз. Лакашинское плотность птиц составляла $\sim 0.00008 - 0.000145$ экз./м², и влияние продуктов их жизнедеятельности в большей степени было приурочено к зоне гнездования. В оз. Пригорочное плотность птиц составляла $\sim 0.0042 - 0.0095$ экз./м², их воздействие, по всей видимости, распространялось на всю площадь водоёма. При этом непосредственно в зоне гнездовой избыточное поступление биогенных и органических веществ вызывало изменение зоопланктона, аналогичное изменениям при антропогенном эвтрофировании. Но влияние продуктов жизнедеятельности птиц, доходившее и до фоновое мелководья, приводило здесь к перестройке структуры зоопланктона, как на участках, приуроченных к поселениям птиц на мелководьях Рыбинского водохранилища и оз. Севан – увеличению численности и биомассы зоопланктона, доли веслоногих ракообразных и сокращению обилия коловраток (Крылов, Касьянов, 2008; Крылов и др., 2009; Крылов, Акопян, 2009). Высказанное предположение косвенно подтверждают результаты, полученные при совместном выращивании гусей и карпов в рыбоводных прудах, где была выяснена оптимальная для развития кормовых планктонных организмов численность птиц, превышение которой способствовало изменению показателей зоопланктона, аналогичному при повышении органической и биогенной нагрузки вследствие антропогенного эвтрофирования (Иванова и др., 2000).

Таким образом, реакция зоопланктона на поступление продуктов жизнедеятельности гнездящихся в прибрежье птиц неоднозначна и зависит не только от изначального трофического статуса водного объекта (Кулаков и др., 2010), но и от

ВЛИЯНИЕ ПРОДУКТОВ ЖИЗНЕДЕЯТЕЛЬНОСТИ ОКОЛОВОДНЫХ ПТИЦ

площади водоёма и количества птиц, т.е. от нагрузки, приходящейся на единицу площади, а также от степени зарастания озера.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 09-04-00080-а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Андроникова И. Н. Структурно-функциональная организация зоопланктона озерных экосистем разных трофических типов. СПб. : Наука, 1996. 189 с.

Дрейссена Dreissena polymorpha (Pallas) (Bivalvia, Dreissenidae). Систематика, экология, практическое значение / под ред. Я. И. Старобогатова. М. : Наука, 1994. 240 с.

Завьялов Н. А., Крылов А. В., Бобров А. А., Иванов В. К., Дзедбуадзе Ю. Ю. Влияние речного бобра на экосистемы малых. М. : Наука, 2005. 186 с.

Иванова З. А., Переверзев А. И., Пищенко Е. В. Совместное выращивание рыбы и водоплавающей птицы в прудах Сибири // Сиб. вестн. с.-х. науки. 2000. № 1 – 2. С. 94 – 98.

Крылов А. В., Касьянов Н. А. Влияние колониальных поселений речной крачки на зоопланктон мелководий Рыбинского водохранилища // Биология внутр. вод. 2008. № 2. С. 40 – 48.

Крылов А. В., Кулаков Д. В., Касьянов Н. А., Цельмович О. Л., Папченков В. Г. Влияние колониального поселения птиц на зоопланктон защищенного зарастающего мелководья Рыбинского водохранилища // Биология внутр. вод. 2009. № 2. С. 56 – 61.

Крылов А. В., Акопян С. А. Особенности зоопланктона прибрежной зоны озера Севан // Биология внутр. вод. 2009. № 3. С. 68 – 72.

Кулаков Д. В., Косолапов Д. Б., Крылов А. В., Корнева Л. Г., Малин М. И., Павлов Д. Д. Планктон высокотрофного озера в условиях влияния продуктов жизнедеятельности колонии серой цапли (*Ardea cinerea* L.) // Поволж. экол. журн. 2010. № 3. С. 274 – 282.

Методика изучения биогеоценозов внутренних водоёмов / отв. ред. Ф. Д. Мордухай-Болтовской. М. : Наука, 1975. 240 с.

Остапеня А. П. Дезэтрофирование или бентификация? // Озерные экосистемы : биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды : материалы III Междунар. науч. конф. Минск : Изд. центр Белорус. гос. ун-та, 2007. С. 31 – 32.

Чуйков Ю. С. Методы экологического анализа состава и структуры сообществ водных животных. Экологическая классификация беспозвоночных встречающихся в планктоне пресных вод // Экология. 1981. № 3. С. 71 – 77.

Andrikovics S., Forró L., Gere G., Lakatos G., Sasvári L. Water bird guilds and their feeding connections in the Bodrozug, Hungary // Hydrobiologia. 2006. Vol. 567, № 1. P. 31 – 42.

Jones C. G., Lawton J. H., Shachak M. Organisms as ecosystem engineers // Oikos. 1994. Vol. 69, № 3. P. 373 – 386.

Gardarsson A. Temporal processes and duck populations: examples from Mývatn // Hydrobiologia. 2006. Vol. 567, № 1. P. 89 – 100.

Naiman R. J., Melillo J. M., Hobbie J. E. Ecosystem alteration of boreal forest streams by beaver (*Castor canadensis*) // Ecology. 1986. Vol. 67, № 5. P. 1254 – 1269.

Naiman R. J., Pinay G., Johnston C., Pastor J. Beaver influence on the long-term biogeochemical characteristics of boreal forest drainage networks // Ecology. 1994. Vol. 74, № 4. P. 905 – 921.

Paine R. T. A note on trophic complexity and community stability // Amer. Naturalist. 1969. Vol. 103, № 929. P. 91 – 93.

Wright J. P., Jones C. G. Predicting effects of ecosystem engineers on patch-scale species richness from primary productivity // Ecology. 2004. Vol. 85, № 8. P. 2071 – 2081.

УДК 630*915(470.43)

К МЕТОДОЛОГИИ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ФЛОРИСТИЧЕСКОГО СОСТАВА ЛЕСОНАСАЖДЕНИЙ ДЛЯ ОЦЕНКИ ИХ БИОТОПОВ В СТЕПНОЙ ЗОНЕ

Н. М. Матвеев

*Самарский государственный университет
Россия, 443011, Самара, Акад. Павлова, 1
E-mail: ecology@ssu.samara.ru*

Поступила в редакцию 26.10.09 г.

К методологии использования флористического состава лесонасаждений для оценки их биотопов в степной зоне. – Матвеев Н. М. – На основе флористического состава лесного фитоценоза предлагается составлять его краткий экологический шифр, включающий сведения о почве, её трофности, гранулометрическом составе, градации увлажнения, о световой структуре древостоя, световом режиме, возрастной стадии, сомкнутости, составе и возрасте лесонасаждения.

Ключевые слова: степные леса, флористический состав, экоморфы, экологический шифр биотопа.

Concerning the methodology of using floristic structure of afforestations for biotope characteristics in steppe. – Matveev N. M. – In this article composing ecological code of afforestations on the basis of their floristic structure to offered. Ecological code includes data about soil, their riches, granulometric structure, humidity, light structure of forest stand, light mode, age stage of wood, density, structure and forest age.

Key words: steppe forests, floristic structure, ecomorphes, ecological code of biotope.

ВВЕДЕНИЕ

При изучении лесных фитоценозов их особенности традиционно принято характеризовать с учетом ярсности, полноты, сомкнутости древостоев (Погребняк, 1968), а также – распределением деревьев (особей) по классам Г. Крафта (Погребняк, 1968; Бельгард, 1971; Мелехов, 1980) и классам жизненности (Алексеев, 1989). П. С. Погребняк (1968) предложил выделять типы леса, каждый из которых оценивается по трофности и увлажнению почвы. Так, по трофности образуется ряд: боры (А) < суборы (В) < судубравы (С) < дубравы (Д). В зависимости от увлажнения почвы они могут быть: сухие (1) < свежие (2) < влажные (3) < сырые (4) < мокрые (5). С использованием лесотипологической сетки П. С. Погребняка (1968) выделение соответствующих типов леса широко используется лесоведами.

С учётом большой засушливости климата и широкого распространения засоленных почв в степной зоне А. Л. Бельгард (1971) ряд трофности П. С. Погребняка предложил заменить «рядом минерализованности почвенного раствора»: степные боры (АВ) < степные суборы (В) < степные судубравы (С) < степные дубравы (Д) < галофитоидные дубняки (Е). Степные дубравы по минерализованности почвы, в свою очередь, подразделяются на: липовые (Дс) < липово-ясеневые (Дас) < кальце-

фильно-нитрофильные (Дп). В условиях степной зоны рекомендуется различать следующие градации гигротопы: очень сухой (О), сухой (О-1), суховатый (1), свежаватый (1 – 2), свежий (2), влажноватый (2 – 3), влажный (3), сырой (4), мокрый (5) (Бельгард, 1971).

Таким образом, тип леса определяется в зависимости от плодородия и увлажнения почвы, обозначается соответствующей буквой и цифрой, например, С₂ (свежая судубрава), и оценивается состоянием сообщества в климаксовой стадии сукцессии (Погребняк, 1968; Бельгард, 1971). Однако в момент изучения бор (естественный сосняк) может быть представлен, например, березняком, что весьма затрудняет работу исследователя. Лесоводы, ориентированные, главным образом, на древостой, чаще всего не обращают должного внимания на флористический состав лесного фитоценоза, ограничиваясь лишь учётом индикаторных видов. В то же время детальный биоэкологический анализ видового состава древостоя, кустарникового подлеска, травостоя может оказаться перспективным для всесторонней характеристики биотопа, формирующегося в том или ином лесонасаждении. Этим и продиктовано выполнение данной работы.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводили на Красносамарском биомониторинговом стационаре Самарского государственного университета (функционирует с 1974 г.), который располагается в Красносамарском лесном массиве в долине среднего течения реки Самары (Волжской) в подзоне разнотравно-типчаково-ковыльных степей обыкновенного чернозёма. На пробных площадях (2500 кв. м.) осуществляли общепринятыми методами таксационное обследование древостоя, закладку и описание почвенного разреза с отбором и последующим лабораторным физико-химическим анализом образцов (Авдеева, 2004; Козлов, 2007). Для учёта состава и структуры травостоя в пределах пробной площади случайно-регулярным способом закладывали по 100 учётных площадок (1×1 м), на которых определялось проективное покрытие каждого вида. В камеральной обстановке уточнялись современное систематическое положение и номенклатура видов растений (Черепанов, 1995), рассчитывалось среднеарифметическое значение их проективного покрытия и отношение к соответствующей биоморфе, климатоморфе, экоморфе (Матвеев, 2006). Фитоиндикационная оценка светового режима, трофности и увлажнения почвы осуществлялась с использованием принципов, опубликованных в наших предшествующих работах (Матвеев, 2003, 2006).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Из широколиственных лесов в условиях степного Заволжья наиболее распространены липовые дубравы (Природа..., 1990). В Красносамарском лесном массиве они приурочены к переходному склону от арены к пойме р. Самара, где и была нами заложена пробная площадь, которую мы проанализируем в качестве примера естественных степных лесов. В древесном ярусе здесь доминирует дуб черешчатый (*Quercus robur* L.) с участием липы сердцевидной (*Tilia cordata* Mill.) (табл. 1). Состав древостоя – 8Дч2Лс, сомкнутость – 0.7. Оба эти вида по системе жизнен-

ных форм (климаморф) К. Раункиера относятся к фанерофитам, зимующие почки которых наименее защищены от воздействия неблагоприятных условий зимнего периода. Они располагаются высоко над поверхностью почвы и покрыты только почечными чешуями. Поэтому в особо морозные зимы почки дуба и липы могут повреждаться, что сопровождается уменьшением листовой массы и появлением новых побегов из спящих почек.

Таблица 1

Биоэкологическая характеристика липовой дубравы на склоне от арены к пойме р. Самара

Вид	Среднее проективное покрытие, %	Биоморфы	Климаморфы	Ценоморфы	Трофоморфы	Гигроморфы	Гелиоморфы
Древостой							
<i>Quercus robur</i> L.	60	Дерево	Ph (1)	Sil	MsTr (2)	KsMs (1.5)	ScHe (3)
<i>Tilia cordata</i> Mill.	15	Дерево	Ph (1)	Sil	MsTr (2)	Ms (2)	ScHe (3)
Травостой							
<i>Brachypodium pinnatum</i> (L.) Beauv.	5	кк	Hcr (3)	Sil	MsTr (2)	Ms (2)	Sc (1)
<i>Chelidonium majus</i> L.	16	ст	Hcr (3)	SilRu	MgTr (3)	Ms (2)	ScHe (3)
<i>Convallaria majalis</i> L.	26	дк	Cr (4)	Sil	MsTr (2)	KsMs (1.5)	ScHe (3)
<i>Euphorbia virgata</i> Waldst. et Kit.	1	ко	Hcr (3)	PrRu	MsTr (2)	Ms (2)	He (4)
<i>Falcaria vulgaris</i> Bernh.	8	ст	Hcr (3)	Ru	MgTr (3)	MsKs (1)	He (4)
<i>Galium aparine</i> L.	1	ст	Th (5)	SilRu	MgTr (3)	Ms (2)	HeSc (2)
<i>Geranium sylvaticum</i> L.	3	кк	Hcr (3)	Sil	MsTr (2)	Ms (2)	HeSc (2)
<i>Geum urbanum</i> L.	1	кк	Hcr (3)	SilRu	MgTr (3)	Ms (2)	ScHe (3)
<i>Humulus lupulus</i> L.	11	дк	Hcr (3)	Sil	MsTr (2)	Ms (2)	ScHe (3)
<i>Lathyrus pisiformis</i> L.	1	кк	Hcr (3)	Sil	MsTr (2)	Ms (2)	ScHe (3)
<i>Phlomis tuberosa</i> (L.) Moench	1	кл	Hcr (3)	Pr	MgTr (3)	MsKs (1)	He (4)
<i>Polygonatum odoratum</i> (Mill.) Druce	19	кк	Cr (4)	Sil	MgTr (3)	HgrMs (2.5)	Sc (1)
<i>Rubus caesius</i> L.	1	плк	Ch (2)	Sil	MgTr (3)	MsHgr (3)	HeSc (2)

Примечание. Среднее проективное покрытие древесных видов выражено как «покрытие проекций крон», травянистых – как среднее из 100 учётных (1×1 м) площадок. Биоморфы: кк – короткокорневищные, ко – корнеотпрысковые, кл – клубневые, ст – стержнекорневые, плк – полукустарниковые. Климаморфы: Ph – фанерофиты, Ch – хамефиты, Hcr – гемикриптофиты, Cr – криптофиты, Th – терофиты. Ценоморфы: Sil – сильванты, SilRu – сильванты-рудеранты. Pr – пратанты, PrRu – пратанты-рудеранты, Ru – рудеранты. Трофоморфы: MsTr – мезотрофы, MgTr – мегатрофы. Гигроморфы: MsKs – мезоксерофиты, KsMs – ксеромезофиты, Ms – мезофиты, HgrMs – гигромезофиты, MsHgr – мезогигрофиты. Гелиоморфы: He – гелиофиты, ScHe – сциогелиофиты, HeSc – гелиосциофиты, Sc – сциофиты. Цифры в скобках – баллы.

Основу травостоя (общее проективное покрытие 94%) в исследованном нами сообществе составляют: *Convallaria majalis* L., *Polygonatum odoratum* (Mill.) Druce, *Chelidonium majus* L., *Humulus lupulus* L., *Falcaria vulgaris* Bernh. (суммарное покрытие – до 80%). В составе травостоя (по доле участия в общем проективном по-

крытии) превалируют длиннокорневищные (39.3%) и коротkokорневищные (30.8%) многолетние травы, что способствует формированию дернины и отражает оптимальные условия аэрации перегнойно-аккумулятивного горизонта почвы.

Преобладание длинно- и коротkokорневищных трав, значительная часть подземных органов которых ежегодно отмирает, приводит к накоплению гумуса в корнеобитаемом слое почвы. Этому способствует корневая масса дуба и липы, которая на 70 – 80% сосредоточена в слое почвы 0 – 50 см (Лаврова, 1999). Наличие в травостое существенной примеси (26.6%) стержнекорневых растений обеспечивает поглощение минеральных элементов в глубоких слоях почвы, их подъём и накопление в верхних горизонтах. В этом процессе участвуют и глубокопроникающие корни дуба и липы.

В травостое (по доле участия в общем проективном покрытии) превалируют криптофиты (47.8%) и гемикриптофиты (50.0%), что отражает высокую его устойчивость к перенесению неблагоприятных условий зимнего периода, а также обеспечивает ежегодное отмирание и разложение значительной надземной травянистой фитомассы и обогащение почвы гумусом. По сравнению с травянистыми (остепнённые луга, луговые степи) сообществами (Козлов, 2007) обращает на себя внимание существенно возросшее участие криптофитов, у которых почки в неблагоприятный зимний период, а также характерный для степной зоны засушливый летний «период полупокоя» (Бельгард, 1971) переживают под слоем почвы на многолетних подземных органах (корневища, клубни, луковицы). В летнюю засуху они защищены слоем почвы и опадом, а зимой – ещё и снежным покровом.

Ценоморфный состав травостоя характеризуется значительным преобладанием лесных видов – силвантов и силвантов-рудерантов (доля участия 89.3%). Присутствие рудеральных и луговых (пратанты и пратанты-рудеранты) видов незначительно, что позволяет с учётом «лесного» древостоя отнести данное сообщество к «лесным псевдомоноценозам» (Бельгард, 1971; Матвеев, 2006).

Из трофоморф в составе древостоя представлены только мезотрофы, а в составе травостоя – мегатрофы (50%) и мезотрофы (50%). Это свидетельствует о достаточно большом запасе доступных для растений питательных веществ в корнеобитаемом слое почвы.

Из гигроморф в составе травостоя здесь преобладают мезофиты (41.5%), также велика доля участия ксеромезофитов (27.6%) и гигромезофитов (20.2%), что свидетельствует о достаточно благоприятном для степной зоны водном режиме в фитоценозе. По составу экоморф (Матвеев, 2006) почвенно-грунтовые условия в данном сообществе можно охарактеризовать шифром 2.5П_{1,5} как переходный от среднеплодородного к плодородному свежеватый песок. Состав гелиоморф в исследуемом сообществе отражает переходный от полутеневого к полуосветлённому световой режим (2.5 балла).

Почва, сформированная под данной липовой дубравой, диагностируется (Классификация почв..., 2000) как чернозём оподзоленный насыщенный бескарбонатный среднемощный малогумусированный умеренно насыщенный связнопесчаный с мощным профилем на песке (Козлов, 2007).

Таким образом, на примере исследованной естественной липовой дубравы видно, что применённый нами биоэкологический анализ её флористического со-

става позволяет по-новому оценивать состояние лесного фитоценоза. Однако существует потребность в обобщении полученной информации в какой-то краткой и, одновременно, не только качественной, но и количественной форме, что бывает необходимо для сравнения друг с другом сразу нескольких лесонасаждений.

А. Л. Бельгард (1971) предложил для обобщённой характеристики каждого конкретного лесонасаждения составлять его «типологическую формулу», включающую «тип лесорастительных условий» (гранулометрический состав и градация увлажнения почвы), «тип экологической структуры» (световая структура и возрастная стадия древостоя) и «тип древостоя» (породный состав). Использование такого рода формул позволяет исследователям проследить изменения в развитии видовых ценопопуляций в древостое, травостое, свойств подстилки и почвы в зависимости от типологических особенностей лесонасаждений (Грицан, 2000; Кочетков, 2000; Авдеева, 2004; Цветкова, Якуба, 2006; Козлов, 2007). Принципы составления типологических формул лесонасаждений по А. Л. Бельгарду (1971) детально изложены в нашей предшествующей работе (Матвеев, 2006).

С учётом вышеизложенного мы полагаем целесообразным выявленную посредством всестороннего анализа флористического состава лесонасаждения характеристику представлять в обобщённом виде в форме экологического шифра. Подчеркнём, что лесной фитоценоз обладает по сравнению с травянистыми (степными, луговыми) сообществами повышенным средопреобразующим воздействием и формирует специфический эдафотоп и аэротоп (Бельгард, 1971; Грицан, 2000; Матвеев, 2006). Трансформация эдафотопа зависит от исходного гранулометрического состава, физического и химического состояния материнской породы (Болдырев, 1993, 2005), состава древостоя (Бельгард, 1971; Травлеев, 1972), особенностей микро-, мезо- и макробиоты в подстилке и почве (Пахомов, 1998; Чернобай, 2000). Она во многом определяется также флористическим и экобиоморфным составом конкретного лесонасаждения (Козлов, 2007; Матвеев, Козлов, 2008).

Важнейшими свойствами лесного эдафотопа являются: формирующийся тип и подтип почвы, её трофность (плодородие) и увлажнение (Погребняк, 1968; Бельгард, 1971, Болдырев, 2005). С учётом вышеизложенных результатов обследования липовой дубравы (см. табл. 1) эдафотоп в ней может быть охарактеризован так: чернозём оподзоленный (Чоп), переходный от среднеплодородного к плодородному (2.5 балла) свежаватый (1.5 балла) песчаный (П), или в целом – Чоп 2.5П_{1.5}.

Аэротоп в лесном сообществе, прежде всего, зависит от архитектуры крон лесообразующих пород (ажурная, полуажурная, полуплотнокронная, плотокронная), определяющей световую структуру (осв – осветлённая, п/осв – полусветлённая, п/тен – полутеневая, тен – теневая), и возрастной стадии древостоя (I – до смыкания, II – смыкания, III – изреживания) (Бельгард, 1971). Реальное состояние лесного фитоценоза может быть охарактеризовано и фитоиндикационной оценкой светового режима. В пределах каждой возрастной стадии древостоя следует различать конкретную сомкнутость крон. Если учесть, что древостой в обследованной нами липовой дубраве при сомкнутости 0.7 в стадии изреживания (III) формирует теневую (тен) структуру, а реальный световой режим – переходный от полутеневого к осветлённому (2.5 балла), то аэротоп здесь может быть охарактеризован так: тен (2.5) – III (0.7).

К МЕТОДОЛОГИИ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ФЛОРИСТИЧЕСКОГО СОСТАВА

Необходимы для полной экологической характеристики лесного фитоценоза и сведения о конкретном составе древостоя и (желательно) его (календарном) возрасте. Последний определяется по числу годичных колец на спилах модельных деревьев (Авдеева, 2004; Матвеев, 2006).

Таким образом, обследованная нами липовая дубрава в целом характеризуется следующим экологическим шифром:

$$\frac{\text{Чоп 2.5 П}_{1,5}}{\text{Тен (2.5) - III (0.7)}} \text{8Дч2Лс(68лет).}$$

Изложенные методологические принципы можно использовать и при изучении искусственных лесонасаждений. Рассмотрим это на конкретном примере. На арене (песчаной надпойменной террасе) р. Самара в Красносамарском лесном массиве широко представлены искусственные сосновые лесонасаждения, созданные на участках песчаных степей и остепнённых лугов.

Обследуемая пробная площадь была заложена нами в искусственном сосняке в стадии изреживания на выровненном возвышенном участке арены. Древостой (сомкнутость 0.4) представлен только сосной обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) (табл. 2). Основу слаборазвитого травостоя (общее проективное покрытие до 30%) в исследованном сообществе составляют: *Elytrigia repens* (L.) Nevski, *Berteroa incana* (L.) DC., *Stachys recta* L., *Gypsophila altissima* L., *Melandrium album* (Mill.) Garcke (суммарное покрытие не превышает 20%). В нём преобладают (по доле участия в общем проективном покрытии) стержнекорневые (63.3%), представлены длиннокорневищные (30.0%) и короткокорневищные (6.7) многолетние травы. Роль надземных и подземных органов трав в силу слабого развития травостоя в формировании свойств почвы незначительна. Корневые системы, «корнепад», отпад и опад надземной фитомассы сосны играют первостепенную роль в трансформации эдафотопы.

В травостое (по доле участия в общем проективном покрытии) преобладают гемикриптофиты (60.0%) и криптофиты (33.3%), хорошо приспособленные к неблагоприятным условиям зимы и летнего засушливого «периода полупокоя».

Преобладание луговых (пратанты и пратанты-рудеранты) видов (40.0%) с участием степняков (степанты и степанты-рудеранты) (26.6%) отражает то, что данный эдафотоп соответствует остепнённому лугу, а наличие лесных видов (13.4%) свидетельствует о средообразующем воздействии соснового древостоя в направлении «сильватизации» (по А. Л. Бельгарду, 1971). Заметная примесь рудерантов (20%) – результат антропогенного влияния.

Из трофоморф (по доле участия в общем проективном покрытии) в составе травостоя представлены мезотрофы (80.0%), олиготрофы (10.0%) и мегатрофы (10.0%). Это свидетельствует о среднем запасе доступных для растений питательных веществ в почве.

Из гигроморф в составе травостоя искусственного сосняка преобладают ксерофиты (40.0%) и ксеромезофиты (40.0%) с небольшой долей мезофитов (10.0%), мезоксерофитов (6.7%) и мезогигрофитов (3.3%). По составу экоморф (Матвеев, 2006) почвенно-грунтовые условия в данном сообществе можно охарактеризовать шифром 2П₁ как среднеплодородный (среднебогатый) суховатый песок.

Биоэкологическая характеристика флористического состава искусственного сосняка в стадии изреживания на арене р. Самара

Вид	Среднее проективное покрытие, %	Биоморфы	Климаторфы	Ценоморфы	Трофоморфы	Гигроморфы	Гелиоморфы
Древостой							
<i>Pinus sylvestris</i> L.	30	Дерево	Ph (1)	Sil	OgTr (1)	Ks (0,5)	He (4)
Травостой							
<i>Asparagus officinalis</i> L.	1	кк	Cr (4)	Pr	MsTr (2)	KsMs (1,5)	He (4)
<i>Berteroa incana</i> (L.) DC.	5	ст	Hcr (3)	Ru	MsTr (2)	Ks (0,5)	He (4)
<i>Calamagrostis epigeios</i> (L.) Roth	1	дк	Cr (4)	Pr	OgTr (1)	KsMs (1,5)	He (4)
<i>Chelidonium majus</i> L.	1	ст	Hcr (3)	SilRu	MgTr (3)	Ms (2)	ScHe (3)
<i>Conyza canadensis</i> (L.) Cronq.	1	ст	Th (5)	Ru	MsTr (2)	MsKs (1)	He (4)
<i>Elytrigia repens</i> (L.) Nevski	8	дк	Cr (4)	PrRu	MsTr (2)	KsMs (1,5)	He (4)
<i>Galium aparine</i> L.	1	ст	Th (5)	SilRu	MgTr (3)	Ms (2)	HeSc (2)
<i>Gypsophila altissima</i> L.	2	ст	Hcr (3)	St	OgTr (1)	Ks (0,5)	He (4)
<i>Melandrium album</i> (Mill.) Garcke	2	ст	Hcr (3)	StRu	MsTr (2)	Ks (0,5)	He (4)
<i>Nepeta pannonica</i> L.	1	ст	Hcr (3)	SilRu	MsTr (2)	KsMs (1,5)	ScHe (3)
<i>Rumex crispus</i> L.	1	ст	Hcr (3)	Pr Ru	MsTr (2)	MsHgr (3)	He (4)
<i>Seseli libanotis</i> (L.) Koch.	1	ст	Hcr (3)	Pr Ru	MsTr (2)	KsMs (1,5)	He (4)
<i>Solidago vigaurea</i> L.	1	кк	Hcr (3)	Sil	MsTr (2)	Ms (2)	ScHe (3)
<i>Stachys recta</i> L.	3	ст	Hcr (3)	St	MsTr (2)	Ks (0,5)	He (4)
<i>Viola tricolor</i> L.	1	ст	Hcr (3)	StRu	MgTr (3)	MsKs (1)	He (4)

Примечание. Ценоморфы: St – степанты, StRu – степанты-рудеранты. Трофоморфы: OgTr – олиготрофы. Гигроморфы: Ks – ксерофиты. Остальные условные обозначения см. табл. 1.

Из гелиоморф на данной пробной площади преобладают гелиофиты (86.6%), что отражает высокую степень солнечной инсоляции, а световой режим как осветлённый (4 балла).

Почва, сформировавшаяся под влиянием данного искусственного сосняка, диагностируется (Классификация почв..., 2000) как чернозём выщелоченный слабо-развитый насыщенный бескарбонатный мощный малогумусированный умеренно насыщенный глубококарбонатный песчаный с мощным профилем на песке (Козлов, 2007).

Исходя из принципов, использованных при анализе липовой дубравы обследованный сосняк можно охарактеризовать следующим экологическим шифром:

$$\frac{\text{Ч выщ 2 П}_1}{\text{П/осв (4) - III (0.4)}} 10\text{Co(75лет)}.$$

Пример использования экологических шифров лесонасаждений приведён в табл. 3, из которой видно, что травостой в липовой дубраве состоит почти полно-

К МЕТОДОЛОГИИ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ФЛОРИСТИЧЕСКОГО СОСТАВА

стью из лесных видов, в то время как в искусственном сосняке их участие незначительно. Это свидетельствует о более существенном средообразующем воздействии в условиях степной обстановки липово-дубового древостоя, чем соснового. Одновременно отметим, что под влиянием искусственно созданного соснового древостоя исходный остепнённый луг тем не менее претерпевает трансформацию в направлении лесного сообщества. Появление и развитие в нём лесных видов (см. табл. 2, 3) отражает процесс «сильватизации» (по А. Л. Бельгарду, 1971).

Таблица 3

Сравнительная характеристика некоторых показателей травостоя в липовой дубраве и искусственном сосняке в стадии изреживания

№ пробной площадки	Экологический шифр лесонасаждения	Число видов	Общее проективное покрытие, %	Доля участия в травостое, %			
				Лесные виды	Стержнекорневые	Длиннокорневищные	Короткокорневищные
1	Чоп 2.5 П _{1,5} Тен (2.5) - III (0.7) 8Дч2Лс(68лет)	13	94	89.3	26.6	39.3	30.8
2	Ч выщ 2 П ₁ П/осв (4) - III (0,4) 10Со(75лет)	15	30	13.4	63.3	30.0	6.7

Интенсивное, по сравнению с сосняком, развитие травостоя в липовой дубраве совпадает с несколько большими трофностью и увлажнением почвы. Одновременно здесь уменьшается участие в сложении травостоя стержнекорневых и увеличивается роль длиннокорневищных и, особенно, короткокорневищных видов. Это происходит на фоне большего, чем в сосняке, затенения почвы древесным ярусом.

Таким образом, изучение флористического состава лесных насаждений с учётом проективного покрытия каждого вида и его принадлежности к соответствующим экобиоморфам позволяет не только по-новому оценивать состояние фитоценозов, но и отражать его в краткой и выразительной форме экологического шифра.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Авдеева Н. В. Сравнительная биоэкологическая характеристика липовых дубрав и искусственных сосняков в условиях степного Заволжья : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Самара, 2004. 19 с.

Алексеев В. А. Диагностика жизненного состояния деревьев и древостоев // Лесоведение. 1989. №4. С. 51 – 57.

Бельгард А. Л. Степное лесоведение. М. : Лесн. пром-ть, 1971. 336 с.

Болдырев В. А. Лесные почвы южной части Приволжской возвышенности. Саратов : Изд-во Саратов. ун-та, 1993. 61 с.

Болдырев В. А. Естественные леса Саратовского Правобережья. Эколого-ценотический очерк. Саратов : Изд-во Сарат. ун-та, 2005. 92 с.

Грицан Ю. І. Екологічні основи перетворюючого впливу лісової рослинності на степове середовище. Дніпропетровськ : Вид-во Дніпропетр. нац. ун-ту, 2000. 300 с.

Классификация почв России / Почвенный ин-т им. В. В. Докучаева РАСХН. М., 2000. 235 с.

Козлов А. Н. Влияние флористического и биоэкоморфного состава растительных сообществ степного Заволжья на физико-химические свойства почв (на примере Красносамарского лесного массива) : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Самара, 2007. 20 с.

Кочетков И. А. Влияние экологических факторов на биологическую активность почв в лесных фитоценозах степного Заволжья : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Самара, 2000. 21 с.

Лаврова О. П. Особенности фитогенного поля дуба черешчатого и сосны обыкновенной в условиях степной зоны: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Самара, 1999. 21 с.

Матвеев Н. М. Оптимизация системы экоморф растений А. Л. Бельгарда в целях фитоиндикации экотопа и биотопа // Вісн. Дніпропетр. ун-ту. Біологія, екологія. 2003. Т. 11, вип. 2. С. 105 – 113.

Матвеев Н. М. Биоэкологический анализ флоры и растительности (на примере лесостепной и степной зоны). Самара : Изд-во «Самарский университет», 2006. 311 с.

Матвеев Н. М., Козлов А. Н. О влиянии экоморфного состава фитоценозов на химические свойства почвы // Изв. Самар. науч. центра РАН. 2008. № 2. С. 288 – 292.

Мелехов И. С. Лесоведение. М. : Лесн. пром-ть, 1980. 406 с.

Пахомов А. Е. Биогеоценотическая роль млекопитающих в почвообразовательных процессах степных лесов Украины : в 2 т. Днепропетровск : Изд-во Днепропетр. нац. ун-та, 1998. Т. 1. 231 с.; Т. 2. 216 с.

Погребняк П. С. Общее лесоводство. М. : Колос, 1968. 440 с.

Природа Куйбышевской области. Куйбышев : Куйбыш. кн. изд-во, 1990. 464 с.

Травлев А. П. Взаимодействие растительности с почвами в лесных биогеоценозах настоящих степей Украины и Молдавии : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Днепропетровск, 1972. 49 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб. : Мир и семья-95, 1995. 992 с.

Чорнобай Ю. М. Трансформація рослинного детриту в природних екосистемах / Держ. природознавчий музей НАН України. Львів, 2000. 352 с.

Цветкова Н. М., Якуба М. С. Ретроспективні дослідження стану насаджень білої акації на ділянках рекультивації Західного Донбасу // Питання біоіндикації та екології. Запоріжжя : Вид-во Запор. нац. ун-ту, 2006. Вип. 11, №1. С. 72 – 85.

УДК [598.2+630*231](470.315)

**ПОСТТЕХНОГЕННЫЕ СУКЦЕССИИ ОРНИТОКОМПЛЕКСОВ
ВОСТОЧНОГО ВЕРХНЕВОЛЖЬЯ. Ч. I. ДИНАМИКА ОРНИТОФАУНЫ
НА НАЧАЛЬНЫХ ЭТАПАХ СУКЦЕССИИ ЛЕСНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ
ПОСЛЕ СПЛОШНОЛЕСОСЕЧНЫХ РУБОК**

В. Н. Мельников, В. В. Гриднева

*Ивановский государственный университет
Россия, 153002, Иваново, просп. Ленина, 136
E-mail: ivanovobirds@mail.ru*

Поступила в редакцию 10.09.09 г.

Посттехногенные сукцессии орнитокомплексов Восточного Верхневолжья. Ч. I. Динамика орнитофауны на начальных этапах сукцессии лесной растительности после сплошнолесосечных рубок. – Мельников В. Н., Гриднева В. В. – Рассмотрены закономерности динамики населения птиц в ходе зарастания вырубов после сплошнолесосечных рубок в условиях Восточного Верхневолжья. На основе площадочных учетов проанализированы разные типы динамики отдельных видов и групп птиц в ходе сукцессии, влияние пирогенного фактора, значение вырубов для редких и расселяющихся видов региона.

Ключевые слова: авифауна, население птиц, динамика, сукцессия, экологический факторы.

Post-technogenic successions of the ornithocomplexes of the Eastern Upper-Volga region. Part I. Avifauna dynamics at initial succession stages of forest vegetation after continuous wood-cutting-area felling. – Melnikov V. N. and Gridneva V. V. – Regularities of the bird population dynamics in overgrown felling areas of the Eastern Upper-Volga region are considered. Several types of the dynamics of sole species and bird groups in the process of ecological succession, the influence of a pyrogenic factor, the meaning of forest felling for rare and dispersed species of the region are analyzed on the basis of square counts.

Key words: avifauna, bird population, dynamics, ecological succession, ecological factor.

ВВЕДЕНИЕ

Трансформация лесных экосистем в результате ведения лесного хозяйства наблюдается повсеместно – исключение составляют только заповедники. Этот процесс продолжается длительное историческое время и на многих территориях вызвал смену породного состава лесов. Авифауна реагирует перестройками на изменения в лесном сообществе (Керзина, 1956; Шептуховский, 1981 и др.). Оценка влияния лесохозяйственной детальности на орнитофауну, различные экологические группы птиц и отдельные виды необходима для рационального подхода к ведению лесного хозяйства, особенно на охраняемых территориях.

Цель работы состояла в выявлении динамики орнитофауны на территориях, подверженных начальным этапам сукцессионных изменений после сплошнолесосечных рубок.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Лесами занято 47% территории региона (Лесной план, 2008), широко распространены хвойные леса, среди которых чаще встречаются еловые, реже – сосняки.

Большие площади занимают мелколиственные леса, в которых преобладает осина, ольха, часто с примесью хвойных пород (Шалыганова, 1976).

Обследовались четыре основных типа лесов Восточного Верхневолжья: смешанные елово-мелколиственные леса, ельники, сосняки и пироженные боры-беломошники. Лесозаготовки там ведутся в основном методом концентрированных сплошнолесосечных рубок небольшой площади, а боры-беломошники, произрастающие на песчаных почвах, часто выгорают и на месте пожаров, после расчистки, образуются большие по площади, медленно восстанавливающиеся гари.

Исследование охватывало начальные этапы сукцессии – открытые вырубки до смыкания древесного подроста. Было обследовано 4 сукцессионных ряда по 3 стадии каждый: 1 – свежая вырубка, 2 – закустаренная вырубка с распространением мелколиственных пород, 3 – несомкнутый жердняк с поднявшейся посадкой ели или сосны. Площадь обследованных вырубок варьировала от 1.75 до 6 га, площадок на горях – 30 га. Ряды подбирались в пределах одного лесного массива с учетом направления сукцессионного процесса и размера вырубленной площади для наиболее полного выявления возможных особенностей динамики авифауны.

Материалом для данной работы являются данные учетов методом картирования гнездовых территорий (Гудина, 1999), проведенных с апреля по июнь 2006 – 2008 гг. на вырубках Восточного Верхневолжья. Всего было обследовано 18 площадок, общая площадь всех обследованных биотопов составила 159 га. В ходе работы выявлено 348 гнездовых участков 64 видов птиц, найдено 35 гнезд.

Для оценки разнообразия населения птиц использовали индекс разнообразия Шеннона (H_s) и соответствующий показатель равномерности распределения (выравниваемости) (E_h):

$$H_s = -\sum P_i \ln P_i, \quad E_h = \frac{H_s}{\ln P_i},$$

где P_i — доминирование, выраженное в долях единицы (Бигон и др., 1989).

Для сравнения населения птиц на разных участках рассчитывался индекс сходства Жаккара, расширенный по численности, $I_{j(N_i)}$, и по доминированию, $I_{j(P_i)}$:

$$I_{j(N_i)} = \frac{\sum \min(N_{i_1}; N_{i_2})}{\sum \max(N_{i_1}; N_{i_2})}, \quad I_{j(P_i)} = \frac{\sum \min(P_{i_1}; P_{i_2})}{\sum \max(P_{i_1}; P_{i_2})}.$$

Индекс рассчитывался как отношение суммы минимальных значений численности либо доминирования каждого вида из двух, отмеченных в сравниваемых системах, к сумме максимальных значений (Песенко, 1982).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Видовой состав всех обследованных биотопов насчитывает 64 вида, относящихся к 11 отрядам (табл. 1).

Количество гнездящихся на вырубке видов больше в период развития кустарниковой растительности – 11 – 12, на начальных стадиях восстановления растительности вырубок гнездится 5 – 9 видов, в жердняках – 4 – 9. На вырубках площадью 6 га и менее намечается тенденция увеличения общей плотности гнездования. В посадках сосны разного возраста на месте расчищенных гарей площадью по

ПОСТТЕХНОГЕННЫЕ СУКЦЕССИИ ОРНИТОКОМПЛЕКСОВ

30 га суммарная плотность, наоборот, снижается по мере зарастания, что объясняется слабым распространением в районе исследования больших открытых пространств и, следовательно, повышенной их заселенностью птицами. Также, объясняя эту тенденцию, следует отметить увеличение монотонности сообщества в ходе начальных этапов сукцессии сосновых посадок и их невыраженную ярусность.

Таблица 1

Статус пребывания видов, отмеченных на различных вырубках

№ п/п	Вид	Вырубки ельника	Вырубки смешанного леса	Вырубки сосняка	Гари сосняков
1	2	3	4	5	6
1	Обыкновенный осоед – <i>Pernis apivorus</i>	Корм.: 1	Корм.: 1	–	–
2	Чёрный коршун – <i>Milvus migrans</i>	–	–	–	Корм.: 1
3	Лунь полевой – <i>Circus cyaneus</i>	Гн.: 1,2	Гн.: 1,2	–	Сп.гн.: 2
4	Болотный лунь – <i>Circus aeruginosus</i>	–	–	–	Сп.гн.: э.
5	Тетеревятник – <i>Accipiter gentilis</i>	–	Корм.: 1	Корм.: 2	–
6	Перепелятник – <i>Accipiter nisus</i>	–	Корм.: 1	Корм.: 1,2,3	Корм.: 2
7	Обыкновенный канюк – <i>Buteo buteo</i>	Корм.: 1,2,	Корм.: 1	Корм.: 1	Корм.: 1
8	Змееяд – <i>Circaetus gallicus</i>	–	–	–	Корм.: 1
9	Орел-карлик – <i>Hieraetus pennatus</i>	–	–	–	Корм.: 1
10	Беркут – <i>Aquila chrysaetos</i>	–	–	–	Корм.: 1
11	Чеглок – <i>Falco subbuteo</i>	–	–	–	Сп.гн.: э.
12	Тетерев – <i>Lirurus tetrix</i>	Корм.: 1	Корм.: 1	Сп.гн.: 1,2	Гн.: э, токующий
13	Глухарь – <i>Tetrao urogallus</i>	Корм.: 1	Корм.: 1,2	Корм.: 1,2,3	Корм.: 1,2,3
14	Перепел – <i>Coturnix coturnix</i>	Сп.гн.: 1	–	Сп.гн.: 1	Гн.: 1
15	Погоныш – <i>Porzana porzana</i>	–	–	–	Сп.гн.: э.
16	Черныш – <i>Tringa ochropus</i>	–	Сп.гн.: э.	Корм.: 1	Корм.: 1
17	Большой улит – <i>Tringa nebularia</i>	–	–	Гн.: 1	Гн.: 1
18	Бекас – <i>Gallinago gallinago</i>	–	–	–	Гн.: э.
19	Вальдшнеп – <i>Scolopax rusticola</i>	Гн.: э, токующий	Гн.: э, токующий	Гн.: э, токующий	Гн.: э, токующий
20	Вяхирь – <i>Columba palumbus</i>	Сп.гн.: э	–	–	–
21	Кукушка обыкновенная – <i>Cuculus canorus</i>	Корм.: 2,3	Корм.: 3	Корм.: 1,2,3	Корм.: 2,3
22	Сплюшка – <i>Otus scops</i>	–	–	Корм.: 2,3	Корм.: 2,3
23	Обыкновенный козодой – <i>Caprimulgus euro-paeus</i>	–	Гн.: 3, токующий	Гн.: 3, токующий	Гн.: э, токующий
24	Удод – <i>Upupa epops</i>	–	–	Сп.гн.: 1(м.м)	Сп.гн.: 2(м.м)
25	Вертишейка – <i>Junx torquilla</i>	–	–	–	Гн.: э.
26	Пёстрый дятел – <i>Dendrocopus major</i>	Гн.: э.	Гн.: э.	Гн.: э.	Гн.: э.
27	Трёхпалый дятел – <i>Picoides tridactylus</i>	Корм.: 1	–	Сп.гн.: э.	Сп.гн.: э.
28	Жаворонок полевой – <i>Alauda arvensis</i>	–	–	–	Гн.: 1
29	Юла – <i>Lullula arborea</i>	–	–	Гн.: 1,2	Гн.: 1,2
30	Лесной конёк – <i>Anthus trivialis</i>	Гн.: 1,2,3	Гн.: 1,2,3	Гн.: 1,2,3	Гн.: 1,2,3
31	Жёлтая трясогузка – <i>Motacilla flava</i>	–	–	–	Сп.гн.: э.
32	Белая трясогузка – <i>Motacilla alba</i>	Гн.: 1,2(м.м)	Гн.: 1,2(м.м)	Гн.: 1,2,3(м.м)	Гн.: 1,2(м.м)
33	Серый сорокопут – <i>Lanius excubitor</i>	–	–	Сп.гн.: 1,2	Гн.: 1,2
34	Обыкновенный жулан – <i>Lanius collurio</i>	Гн.: 1,2	Гн.: 1	Гн.: 1,2	Гн.: 1,2
35	Иволга – <i>Oriolus oriolus</i>	Гн.: э.	Гн.: э.	–	–
36	Крапивник – <i>Troglodytes troglodytes</i>	Гн.: 1,2(м.м)	Гн.: 1,2(м.м)	–	–

Окончание табл. 1

1	2	3	4	5	6
37	Сойка – <i>Garullus glandarius</i>	Гн.: 9	Гн.: 3	–	Корм.: 2,3
38	Кедровка – <i>Nucifraga caryocatactes</i>	Сп.гн.: 3	Сп.гн.: 3	Корм.: 2,3	–
39	Лесная завирушка – <i>Prunella modularis</i>	Гн.: 3	Гн.: 2, 3	–	–
40	Обыкновенный сверчок – <i>Locustella naevia</i>	Гн.: 1	Гн.: 2	–	–
41	Садовая камышевка – <i>Acrocephalus dumetorum</i>	Гн.: 1,2	Гн.: 1,2	–	–
42	Черноголовая славка – <i>Sylvia arcticapilla</i>	Гн.: 3	Гн.: 3	–	–
43	Садовая славка – <i>Sylvia borin</i>	Гн.: 2	Гн.: 2	Гн.: 2	Гн.: 2
44	Серая славка – <i>Sylvia communis</i>	Гн.: 1,2	Гн.: 2	–	–
45	Пеночка-весничка – <i>Phylloscopus trochilus</i>	Гн.: 2, 3	Гн.: 3	Гн.: 3	Гн.: 2, 3
46	Пеночка-теньковка – <i>Phylloscopus collybita</i>	Гн.: 9	Гн.: 9	–	–
47	Желтоголовый королёк – <i>Regulus regulus</i>	Гн.: 9	Гн.: 9	–	–
48	Мухоловка-пеструшка – <i>Ficedula hypoleuca</i>	Гн.: 9	–	Гн.: 9	–
49	Серая мухоловка – <i>Muscicapa striata</i>	Гн.: 3	Гн.: 3	–	Гн.: 3
50	Луговой чекан – <i>Saxicola rubetra</i>	–	–	–	Гн.: 1,2
51	Обыкновенная каменка – <i>Oenanthe oenanthe</i>	–	–	Гн.: 1,2(м.м)	Гн.: 1,2(м.м)
52	Обыкновенная горихвостка – <i>Phoenicurus phoenicurus</i>	Гн.: 1,2	–	Гн.: 2(м.м)	–
53	Зарянка – <i>Erithacus rubecula</i>	Гн.: 3	Гн.: 3	–	–
54	Обыкновенный соловей – <i>Luscinia luscinia</i>	Гн.: 2	Гн.: 2	–	–
55	Дрозд-дереяба – <i>Turdus viscivorus</i>	–	–	Гн.: 3	Гн.: 3
56	Дрозд белобровик – <i>Turdus iliacus</i>	Гн.: 2	Гн.: 3	–	–
57	Певчий дрозд – <i>Turdus philomelos</i>	Гн.: 2, 3	Гн.: 2, 3	Гн.: 2, 3	Гн.: 2, 3
58	Длиннохвостая синица – <i>Aegithalos caudatus</i>	Сп.гн.: 2	–	Корм.: 3	–
59	Буроголовая гаичка – <i>Parus montanus</i>	Гн.: 3	Корм.: 3	Корм.: 2, 3	Корм.: 3
60	Большая синица – <i>Parus major</i>	Гн.: 9	Гн.: 9	Корм.: 3	–
61	Пищуха обыкновенная – <i>Certhia familiaris</i>	Корм.: 2, 3	Гн.: 2(м.м)	–	–
62	Зяблик – <i>Fringilla coelebs</i>	Гн.: 3	Гн.: 3	Гн.: 3	Гн.: 3
63	Чечевица – <i>Carpodacus erithrinus</i>	Гн.: 1,2	Гн.: 1,2	–	Гн.: 2
64	Овсянка обыкновенная – <i>Emberiza citrinella</i>	Гн.: 2	–	Гн.: 1,2	Гн.: 1,2

Примечания. Гн. – гнездящийся; Сп.гн. – спорадично и не ежегодно гнездящийся; Корм. – кормящийся; 1 – свежая вырубка, 2 – зарастающая, 3 – жердняк; э – экотонные местообитания (опушки, недорубы, вымочки); м.м – микроместообитания (пни, кучи порубочных остатков).

Для анализа динамики авифауны в ходе сукцессии вырубок было прослежено изменение суммарной плотности гнездования разных экологических группировок птиц (Белик, 2000). Плотности гнездящихся видов приведены в табл. 2.

Таблица 2

Плотность населения птиц на вырубках лесов различного типа на разных стадиях зарастания (N_t , пар/га)

Вид	Исходный биотоп											
	Еловый лес			Смешанный лес			Сосновый лес			Сосновая гарь		
	Этапы зарастания											
1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Лунь полевой	–	0.22	–	0.46	0.29	–	–	–	–	–	–	–
Перепел	–	–	–	0.22	–	–	–	–	–	0.07	–	–
Большой улит	–	–	–	–	–	–	0.25	–	–	0.03	0.03	–

ПОСТТЕХНОГЕННЫЕ СУКЦЕССИИ ОРНИТОКОМПЛЕКСОВ

Окончание табл. 2

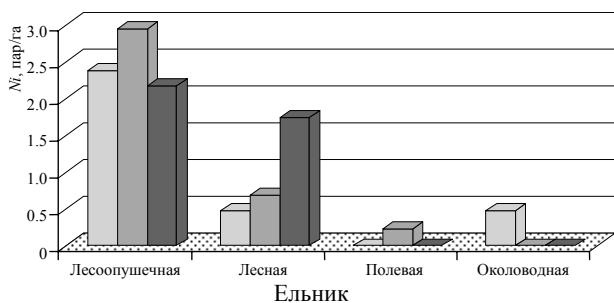
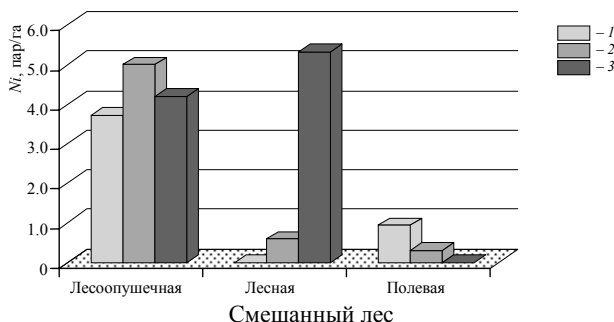
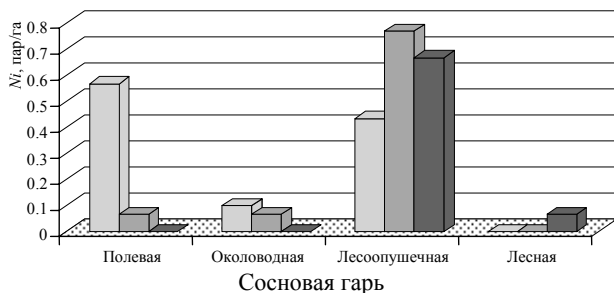
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Бекас	–	–	–	–	–	–	–	–	–	0.07	0.03	–
Пёстрый дятел	–	0.22	–	0.46	–	–	0.25	0.25	–	–	–	0.03
Жаворонок полевой	–	–	–	–	–	–	–	–	–	0.2	0.03	–
Юла	–	–	–	–	–	–	–	0.25	–	0.1	–	–
Лесной конёк	0.95	0.45	–	0.46	0.29	–	0.5	0.5	1	0.23	0.17	0.30
Белая трясогузка	0.47	–	–	–	0.29	–	–	–	–	–	–	0.03
Серый сорокопут	–	–	–	–	–	–	–	0.25	–	–	–	–
Обыкновенный жулан	0.47	0.6	–	0.46	–	–	–	0.25	–	0.1	0.23	–
Крапивник	0.47	0.91	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Лесная завирушка	–	–	–	–	–	1.33	–	–	–	–	–	–
Садовая камышевка	–	0.90	–	1.39	1.47	–	–	–	–	–	–	–
Черноголовая славка	–	–	0.43	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Серая славка	0.47	–	–	0.46	–	–	–	–	–	–	0.07	–
Садовая славка	–	0.45	–	–	1.17	–	–	–	–	–	0.03	–
Пеночка-весничка	–	0.22	1.30	–	0.29	2.66	–	–	–	–	0.23	0.10
Желтоголовый королек	–	–	–	–	–	1.33	–	–	–	–	–	–
Мухоловка-пеструшка	–	–	0.43	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Луговой чекан	–	–	–	–	–	–	–	–	–	0.30	0.03	–
Обыкновенная каменка	–	–	–	–	–	–	0.25	–	–	–	0.03	0.03
Зарянка	–	0.68	0.87	–	0.29	2.66	–	–	–	–	–	–
Соловей обыкновенный	–	0.22	–	–	0.58	–	–	–	–	–	–	–
Дрозд-дербяба	–	–	–	–	–	–	–	–	0.5	–	–	0.1
Дрозд белобровик	–	0.22	–	–	0.29	–	–	–	–	–	–	–
Певчий дрозд	–	0.45	0.87	–	0.29	1.33	–	–	–	–	–	–
Буроголовая гаичка	–	–	–	–	–	1.33	–	–	–	–	–	–
Зяблик	–	–	1.30	–	–	1.33	–	–	0.25	–	–	0.13
Чечвица	–	0.45	–	0.93	0.29	–	–	–	–	0.03	0.20	–
Обыкновенная овсянка	–	–	–	–	–	–	–	0.25	–	–	–	–

Примечание. 1 – открытая вырубка, 2 – закустаренная; 3 – жердняк.

Динамика численности (плотности гнездования) отдельных экологических групп разнонаправлена (рисунок). Околоводная группировка снижает численность с восстановлением естественного дренирования. Виды открытых пространств имеют максимальную плотность на начальных этапах зарастания, для промежуточного этапа характерно большее количество лесоопушечных видов, при развитии древостоя появляется лесная авифауна. Причем на всех этапах зарастания почти всех типов леса лесоопушечная группа видов доминирует по численности. А орнитофауна плановых вырубок соснового леса площадью 4 га на всех этапах зарастания представлена почти исключительно видами этой группировки.

При анализе изменения плотности населения отдельных видов в ходе сукцессионного зарастания вырубок было выделено несколько типов динамики. Тип динамики «лик – спад» демонстрируют виды, способные гнездиться на вырубках в самом начале сукцессионного зарастания. Это обычные для луго-полевых экосистем полевой жаворонок, луговой чекан, гнездящиеся ввиду своей толерантности к более суровым по сравнению с лесными микроклиматическими условиями преимущественно на начальных этапах зарастания обширных гарей соснового леса, снижающие свою численность при появлении древесной поросли и исчезающие в поднимающихся посадках. Для полевого луны сочетание микроклиматических ус-

ловий открытого пространства и защитных условий лесной территории является оптимальным, и в Восточном Верхневолжье он практически полностью перешел от гнездования на полях к гнездованию на вырубках. Численность куликов снижается из-за снижения по мере зарастания увлажненности территории. В еловых и смешанных лесах такой тип динамики демонстрируют характерные для ранних этапов зарастания опушечные виды, для которых оптимально наличие мозаики из открытых и закустаренных участков (чечевица), либо открытых участков и древесных присад для токования (лесной конёк). При разрастании кустарника количество таких участков уменьшается, а с появлением древостоя – исчезает. Крайним вариантом этого типа динамики является **пик** численности вида на начальном этапе зарастания и его отсутствие на следующих – это характерно для перепела, лесного жаворонка, серой славки.



Динамика плотности разных экологических групп при зарастании: 1 – открытая вырубка, 2 – закустаренная, 3 – жердняк

чечевицы на сосновых гарях. И если численность крапивника зависит не от строения фитоценоза, а от наличия на территории подходящих укрытий для гнезда – куч веточного мусора, которые исчезают на последнем этапе зарастания, то остальные виды напрямую связаны с распространением кустарника (камышевка и чечевица) или наличием березового подростка необходимой высоты (весничка). **Пик** на промежуточной стадии зарастания при отсутствии гнездовых территорий на двух других характерен для приуроченных к кустарниковой растительности

Численность куликов снижается из-за снижения по мере зарастания увлажненности территории. В еловых и смешанных лесах такой тип динамики демонстрируют характерные для ранних этапов зарастания опушечные виды, для которых оптимально наличие мозаики из открытых и закустаренных участков (чечевица), либо открытых участков и древесных присад для токования (лесной конёк). При разрастании кустарника количество таких участков уменьшается, а с появлением древостоя – исчезает. Крайним вариантом этого типа динамики является **пик** численности вида на начальном этапе зарастания и его отсутствие на следующих – это характерно для перепела, лесного жаворонка, серой славки.

Тип динамики «**подъем – пик – спад**» характерен для садовой камышевки и крапивника в елово-мелколиственных лесах и для пеночки-веснички, обыкновенного жулана и

ПОСТТЕХНОГЕННЫЕ СУКЦЕССИИ ОРНИТОКОМПЛЕКСОВ

обыкновенного соловья и садовой славки, а также белобровика, располагающего свои гнезда на пнях под укрытием кустарника.

Динамика «*подъем – пик*» характерна для большого количества видов. В еловых и смешанных лесах в ходе зарастания вырубок увеличивают свою численность пеночка-весничка, зарянка, певчий дрозд. Для веснички уже упоминалось предпочтительное гнездование под стволами молодых берез, зарянка на вырубках располагает гнезда под пнями и, предположительно, в завалах сучьев, певчий дрозд появляется с развитием еловой посадки выше метра высотой. Лесной конёк на вырубках в сосняке также показывает подобную динамику. *Пик* на завершающем этапе зарастания вырубок при отсутствии на предыдущих характерен для типичных лесных видов – лесной завирушки, черноголовой славки, желтоголового короля, мухоловки-пеструшки, дерябы, буроголовой гаички, зяблика. При смыкании древостоя и переходе вырубки в лес-молодняк численность этих видов, несомненно, также будет подвержена определенной динамике.

Для лесного конька на сосновых гарях характерен своеобразный тип динамики – «*спад – подъем*», вызванный появлением на промежуточном этапе гнездящейся с высокой плотностью чечевицы, очевидно, вытесняющей его со своих участков, что ведет к снижению плотности, а также наличием на следующем этапе большого количества деревьев-присад, привлекающих конька на гнездование.

Некоторые виды гнездятся спорадично на любых этапах зарастания вырубок. Белая трясогузка и каменка при наличии участков почвы, лишенных растительности и укрытий для гнезд, – в кучах порубочных остатков (данные характеристики позволяют им гнездиться на вырубках и гарях вдали от сооружений человека). Пёстрый дятел гнездится в недорубах и семенных деревьях, имеющих на любом этапе зарастания вырубок.

Видовое разнообразие максимально на промежуточном этапе сукцессионного зарастания вырубок, выравненность населения по Шеннону на этой стадии минимальна (табл. 3). Индекс разнообразия Симпсона и соответствующий показатель выравненности населения также отражают данную закономерность. В расчет не брались сосновые вырубки малой площади, так как авифауна каждого этапа насчитывает всего 2 – 5 видов и оценивать ее разнообразие некорректно.

Таблица 3

Разнообразие и выравненность населения на вырубках

Показатель	Еловый лес			Смешанный лес			Сосновая гарь		
	1	2	3	1	2	3	1	2	3
<i>Hs</i>	1.75	2.27	1.9	1.83	2.25	2.02	1.90	2.0800	1.750
<i>Es</i>	0.98	0.95	0.98	0.94	0.90	0.97	0.86	0.8674	0.796
<i>Ds</i>	5.44	8.67	5.14	5.55	7.40	7.14	2.06	2.0844	2.258
<i>Ed</i>	0.91	0.79	0.86	0.79	0.62	0.89	0.23	0.1895	0.251

Примечание. *Hs* – индекс разнообразия Шеннона; *Es* – выравненность населения по Шеннону; *Ds* – индекс разнообразия населения Симпсона; *Ed* – равномерность населения по Симпсону.

В целом уровень сходства обследованных биотопов довольно низкий – показатели индекса Жаккара, расширенного по численности, не превышают 45%, мак-

симальное значение индекса сходства Жаккара, расширенного по доминированию – 61% (табл. 4). Это говорит о существенных отличиях в населении птиц как на вырубках лесов различного типа, так и на разных этапах зарастания вырубок одного типа леса, а также при различиях в технологии заготовки леса.

Таблица 4
Значения индекса сходства Жаккара для обследованных вырубок, %

Расширение по численности ($I_d(N_i)$)												
	ЕЛ 1	ЕЛ 2	ЕЛ 3	СМ 1	СМ 2	СМ 3	СГ 1	СГ 2	СГ 3	С 1	С 2	С 3
ЕЛ 1	///	12	0	23	07	0	6	6	9	13	13	24
ЕЛ 2	14	///	16	28	45	8	4	11	7	8	8	7
ЕЛ 3	0	15	///	0	5	34	0	4	4	0	0	4
СМ 1	2	24	0	///	29	0	5	9	6	1	9	8
СМ 2	5	47	8	25	///	5	4	7	7	5	4	4
СМ 3	0	7	61	0	8	///	0	2	2	0	0	2
СГ 1	14	6	0	8	4	0	///	21	17	13	18	09
СГ 2	14	14	14	25	10	13	21	///	22	12	8	6
СГ 3	17	7	19	6	8	14	0	22	///	27	2	27
С 1	17	5	0	6	3	0	14	12	33	///	5	22
С 2	17	5	0	6	3	0	21	10	2	5	///	2
С 3	17	4	8	6	2	5	13	9	52	33	25	///

Расширение по доминированию ($I_d(P_i)$)

Примечание. ЕЛ – Ельник, СМ – смешанный, СГ – сосновая гарь, С – сосняк, 1, 2, 3 – этапы сукцессии.

Анализируя сходство вырубок по численности, можно выделить несколько кластеров – это последние этапы зарастания вырубок в смешанном лесу и в ельнике; промежуточные этапы зарастания в этих же типах леса и последний этап зарастания на основных вырубках и основных гарях. Начальные этапы зарастания вырубок всех типов леса и промежуточные на основных гарях и вырубках сходны на приблизительно равном низком уровне. При анализе сходства вырубок по доминированию общая картина остается такой же.

Довольно высокий уровень сходства на некоторых, казалось бы, не связанных этапах зарастания вырубок в различных типах леса объясняется наличием одинаковых элементов фитоценоза, появляющихся там из-за особенностей хода сукцессии.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На сплошных вырубках влияние хозяйственной деятельности человека на сообщества лесных птиц проявляется наиболее заметно. В результате почти полного удаления основного древостоя среди лесной территории появляется биотоп, отличающийся от леса и несущий на себе следы направленного антропогенного воздействия, вследствие чего он заселяется нетипичными для лесных сообществ видами. Это, во-первых, виды птиц, типичные для луго-полевых сообществ, которых привлекает не только специфичность растительности, но и защитные условия, опосредованные окружающим лесным сообществом. Во-вторых, виды водноболотного комплекса, для которых изменение естественного стока и заболачивание нарушенных участков почвенного покрова создает благоприятные условия. В-третьих, виды экотонных участков, в естественных условиях реже проникающие

ПОСТТЕХНОГЕННЫЕ СУКЦЕССИИ ОРНИТОКОМПЛЕКСОВ

в глубину леса. В-четвертых, синантропные виды, способные заселять лесные территории из-за наличия скоплений порубочного мусора и пней, трелевочных волоков, дорог, заменяющих им сооружения человека.

В силу динамичности и кратковременности существования вырубок, а также постоянного появления новых подобных сообществ на протяжении длительного времени динамика численности и смена видов на них являются исторически сложившимися и закономерными. Динамика населения птиц вырубок сходна с изменениями населения в сообществах, подверженных и другим восстановительным сукцессиям – набор видов практически полностью обновляется за время существования вырубки, общая плотность возрастает с увеличением количества ярусов, а видовое разнообразие и количество видов максимальны на более мозаичных промежуточных этапах.

Влияние пирогенного воздействия в сравнении с типичными рубками проявляется в замедленности хода сукцессионного процесса и более четких различиях в видовом составе птиц разных стадий, вызванных полным, а не частичным уничтожением растительности и, следовательно, отсутствием своеобразных микроместообитаний, оставшихся от предшествующего сообщества. Большая площадь образовавшихся после гарей открытых биотопов приводит к снижению влияния окружающего сообщества, что позволяет поселяться на них с высокой плотностью даже избегающим лесных территорий видам. Вырубленные гари являются характерными местообитаниями редких для исследуемого региона большого улита и серого сорокопута, заселяющих гари, вероятно, из-за их сходства с естественными биотопами – часто выгорающими верховыми болотами. Открытые гари, расположенные в самых малопосещаемых районах с неразвитым сельским хозяйством, являются важным кормовым биотопом для многих видов хищных птиц – в течение ряда лет регулярно кормящимися на гарях отмечаются змеяед, беркут.

Вырубки и гари являются коридором для заселения птицами новых территорий, причем как в северном (сплюшка, удод), так и в южном (трехпалый дятел, кедровка) направлении.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Белик В. П.* Птицы степного Придонья : формирование фауны, ее антропогенная трансформация и вопросы охраны. Ростов н/Д : Изд-во Ростов. гос. пед. ун-та, 2000. 376 с.
- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К.* Экология. Особи, популяции и сообщества : в 2 т. М. : Мир, 1989. Т. 2. 477 с.
- Гудина А. И.* Методы учета гнездящихся птиц : картирование территорий. Запорожье : Дикое поле, 1999. 241 с.
- Керзина М. Н.* Влияние вырубок и гарей на формирование лесной фауны // Роль животных в жизни леса. М. : Изд-во МГУ, 1956. С. 217 – 297.
- Лесной план Ивановской области. Кн. 1. М., 2008. 50 с.
- Песенко Ю. А.* Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М. : Наука, 1982. 288 с.
- Шалыганова О. Н.* Растительный мир Ивановской области // Природа Ивановской области. Ярославль : Верх.-Волж. кн. изд-во, 1976. С. 59 - 97.
- Шентуховский М. В.* О структуре населения птиц на участках смешанного леса различного возраста // География и экология наземных позвоночных Нечерноземья (птицы). Владимир : Изд-во Владимир. гос. пед. ин-та, 1981. С. 93 – 101.

УДК [599.323.45:591.5](470.322)

**К ЭКОЛОГИИ ПОЛЕВОЙ МЫШИ (*APODEMUS AGRARIUS* PALL.)
В ЛЕСОСТЕПНОМ ЧЕРНОЗЕМЬЕ. II. БИОТОПЫ И ПИТАНИЕ**

**Н. М. Окулова¹, Е. В. Калининна², Т. А. Миронова¹, С. Ф. Сапельников³,
С. В. Егоров⁴, А. А. Власов⁵, А. Д. Майорова⁶**

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

² *ФГУЗ «Центр гигиены и эпидемиологии Тамбовской области»
Россия, 392000, Тамбов, Рахманинова, 5а
E-mail: el-kalinkina@yandex.ru*

³ *Воронежский государственный природный биосферный заповедник
Россия, 394080, Воронежская обл., пос. Краснолесный
E-mail: sapelnikov@reserve.vrn.ru*

⁴ *Ивановская сельскохозяйственная академия
Россия, 153012, Иваново, Советская, 45
E-mail: yegorovs@mail.ru*

⁵ *Центрально-Чернозёмный государственный природный биосферный заповедник
Россия, Курская обл., пос. Заповедный
E-mail: vlasov@zapoved.kursk.ru*

⁶ *Ивановский государственный университет
Россия, 153004, Иваново, просп. Ленина, 136.
E-mail: adm100@rambler.ru*

Поступила в редакцию 31.05.10 г.

К экологии полевой мыши (*Apodemus agrarius* Pall.) в лесостепном Черноземье. II. Биотопы и питание. – Окулова Н. М., Калининна Е. В., Миронова Т. А., Сапельников С. Ф., Егоров С. В., Власов А. А., Майорова А. Д. – Полевая мышь в Центральном Черноземье приурочена к полям, залежам, садам, огородам, берегам водоёмов. В годы депрессий чаще встречается в бурьянниках, садах, огородах, а в годы пиков расселяется шире на поля и залежи. Южнее она больше приурочена к берегам водоёмов, а в условиях влажного субтропического (Кавказ) или муссонного (Приморский край) климата часто встречается в широколиственных лесах. В питании, в отличие от лесных мышей *Sylviaetus* велика доля животных кормов. Доля зелёных кормов в питании полевой мыши Черноземья максимальна, а хитина – минимальна по сравнению с другими частями ареала.

Ключевые слова: полевая мышь, биотопическое распределение, питание.

On the ecology of Field Mouse (*Apodemus agrarius* Pall.) in the forest-steppe Black Earth region. II. Biotopes and nutrition. – Okulova N. M., Kalinkina E. V., Mironova T. A., Sapelnikov S. F., Yegorov S. V., Vlasov A. A., and Mayorova A. D. – The field mouse in this country prefers fields, fallow lands, gardens, kitchen-gardens, water side verdures. In the low-number years it is more usual in anthropogenic biotopes, while in the peak-number years it more often inhabits fields and fallow lands. Southerly, it is more and more found in waterside reeds. In the Caucasian lowlands and in Far-East monsoon climate conditions it also inhabits deciduous forests. Unlike other mice species, the role of animal food in the field mouse nutrition is greater. The fraction of green and chitin-containing fodders in the Black Earth region is maximal and minimal, respectively, in comparison with other parts of the habitat.

Key words: field mouse, biotopical distribution, nutrition.

ВВЕДЕНИЕ

В Центральном Черноземье полевая мышь играет значительную роль как вредитель сельскохозяйственных культур и особенно как носитель опасного для человека хантавируса Добrava – возбудителя геморрагической лихорадки с почечным синдромом (Окулова и др., 2011). Биотопическое размещение и питание – важнейшие стороны экологии вида, налагающие свою печать на весь образ жизни животного и на его роль в жизни человека.

Цель данного исследования – осветить особенности биотопических предпочтений и особенности питания полевой мыши в условиях Центрального Черноземья в сравнении с другими частями ареала и близкими видами.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследование полевых мышей проводили в конце лета – осенью 2003 – 2009 гг. в четырёх областях: Воронежской, Липецкой, Курской и Тамбовской. В Тамбовской области работу вели в течение четырёх лет (2006 – 2009 гг.) весной, летом, осенью и в меньшей мере зимой. Учёты численности вели стандартными линиями ловушек Геро. Показатели численности приводятся в числе зверьков, пойманных на 100 ловушко-суток (л-с). Общий объём учётных работ составил 34486 л-с, поймано 4548 зверьков, из них 964 полевых мыши. Для всех зверьков определяли степень половозрелости (половозрелый /неполовозрелый) и приблизительный возраст (зимовавший – сеголеток) на основе размеров тела, состояния тимуса, генеративных органов.

Индекс верности вида биотопам определяется как доля зверьков данного вида, пойманных в данном биотопе, к общему числу пойманных особей данного вида. Расчёт индекса верности биотопам производили по обилию (как отношение численностей зверьков в биотопе к сумме показателей численности на 100 л-с во всех биотопах в процентах).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Биотопическое распределение. Особенности биотопического размещения вида в числе других зверьков в Курской, Липецкой и Воронежской областях были рассмотрены ранее (Окулова и др., 2007). В целом по региону, с учетом последних данных, полевая мышь наиболее многочисленна в полях, залежах (5.49 – 3.43 на 100 л-с в конце лета – осенью), немного реже встречается в садах и огородах (2.62), по берегам озёр, ручьёв и рек (2.19), реже – в лесах (1.93), степях (1.79), по бурьянам (1.75), в населённых пунктах (1.67), на лугах (1.27) (табл. 1).

В Курской области излюбленные биотопы полевой мыши – берега водоёмов, сады, огороды, залежи, реже поля, в степи и на лугах встречается реже. В Воронежской области зверьки также чаще всего встречаются в садах и огородах (до 15 на 100 л-с), которые заселены больше, чем залежные, степные биотопы или бурьянники (2.16 – 4.48); в лесах полевых мышей мало – до 1 на 100 л-с. Кроме Тамбовской области, где их значительно больше по ивнякам и островным осинникам – «осиновым кустам» (2.89). В Липецкой области полевая мышь чаще встречается в степи (3.5), на полях и лугах (2.7), реже отмечается на залежах (0.78) и в лесо-

кустарниковых биотопах (1.19). В Тамбовской области полевые мыши чаще всего обитают на полях и залежах (8.4 – 10.5 на 100 л-с), реже – в лесных биотопах (2.89), ещё реже – на лугах, по берегам водоёмов и в населённых пунктах (до 2).

Таблица 1
Численность полевой мыши в различных биотопах Центрального Черноземья
в конце лета – осенью 2003 – 2009 гг.

Биотоп	Курская область			Воронежская область			Липецкая область			Тамбовская область			Всего		
	л-с	ПМ на 100 л-с	% от всех	л-с	ПМ на 100 л-с	% от всех	л-с	ПМ на 100 л-с	% от всех	л-с	ПМ на 100 л-с	% от всех	л-с	ПМ на 100 л-с	% от всех
Степь	2185	1.6	18.32	75	2.67	28.57	200	3.5	40.9	–	–	–	2460	1.79	20.66
Залежь	830	2.65	17.65	3251	2.77	18.79	1028	0.78	6.3	779	10.53	58.57	5888	3.43	23.09
Поле	800	2.0	25.81	1473	4.61	26.29	594	2.69	13.68	2050	8.39	58.5	4917	5.49	37.29
Луга	635	1.1	23.33	1516	1.25	9.74	525	2.67	22.58	1196	0.75	18.75	3872	1.27	14.6
Огород, сад	50	4.0	(100)	–	–	–	–	–	–	350	1.71	14.29	420	2.62	20.0
Бурьян	–	–	–	185	2.16	(26.67)	44	0	0	–	–	–	229	1.75	26.67
Стога	–	–	–	50	0	0	–	–	–	–	–	–	50	0	0
Берега водоёмов	50	14.0	(41.18)	–	–	–	–	–	–	1000	1.6	29.63	1050	2.19	32.39
Лесо-кустарниковые биотопы	1040	0.38	2.48	2168	0.65	5.0	925	1.19	6.47	5334	2.89	18.12	9467	1.93	12.53
Посёлки	–	–	–	–	–	–	–	–	–	960	1.67	31.45	960	1.67	31.45
Всего	5590	1.59	16.24	8738	2.26	15.9	3316	1.69	11.41	11669	3.90	30.76	29313	3.0	21.24

Таким образом, в Воронежской, Липецкой и Тамбовской областях полевая мышь приурочена к садам, огородам, полям; в Курской области она многочисленнее всего на залежах (по-видимому, потому, что они там наиболее богаты в кормовом и защитном отношениях).

В годы низкой численности или депрессии в Воронежской области (2003, 2005 г.) полевая мышь предпочитает бурьяны (2.9 – 4 на 100 л-с), поля подсолнечника и ржи (4), сырые луга (4), реже встречается на залежах, полях гречихи (1.5 – 2.9), ещё реже – в лесо-кустарниковых биотопах (до 1.8), лугах (до 0.8), полях овса, кукурузы (до 0.4). При более высокой численности там же (2007 г.) часто встречается на некоторых залежах (бурьянистых, с валками навоза и зарослями щирцы). На других залежах – бодяковых, молочайных, злаково-разнотравных – встречается реже, а в лесах и на лугах полевая мышь отсутствует. В год роста численности (2008 г.) полевая мышь придерживалась полей, а на залежах встречалась реже; менее всего этого было зверька на лугах. В год невысокого пика (2004 г.) полевые мыши на севере области были необычно приурочены к лесным биотопам – зарослям кустарников по краю леса, черно-ольшанникам и осинникам, реже встречались на полях ячменя, в старом дубняке, а на залежах были немногочисленны. Возможно, это связано с климатическими условиями года. В год более высокого пика (2009 г.) осенью зверьки были наиболее многочисленны на залежах (19.4), убранных полях (16.3), в садах и огородах (15), гораздо реже встречались на лугах.

Таким образом, в годы сниженной численности в Воронежской области полевая мышь в конце лета – осенью концентрировалась в бурьянах, на сырых лугах,

некоторых видах полей (подсолнечник, рожь). При более высокой плотности мышшей становится много на залежах, иногда – на полях. В годы пиков максимальная численность отмечается на залежах, полях, в садах и огородах.

В Курской области в год депрессии (2005 г.) мышь придерживалась антропогенных биотопов – засорённых полей, огородов, реже встречалась на лугах, в более чистых полях, лесах и на залежах. В годы подъёма и пика численности в этой области (2004, 2006 г.) полевые мыши преобладали на залежах, в степи, поймах рек, т.е. на биотопах бóльшей площади. В год спада или депрессии (2007 г.) отмечена на залежах и в лесных биотопах. В Липецкой области в год невысокой численности (2006 г.) полевая мышь предпочитала луга, степь и залежи. В Тамбовской области в год пика (2006 г.) предпочитала залежи, часто встречалась на полях, в год спада (2007 г.) равно придерживалась и полей, и залежей, реже попадалась в лесо-кустарниковых биотопах; при дальнейшем спаде численности (2008 г.) наблюдалась концентрация мышшей в ивовых зарослях и «осиновых кустах», меньше – в брошенных садах. В год депрессии численности (2009 г.) полевая мышь была приурочена к берёзовым насаждениям, зарослям ореха, садам.

В целом по региону можно сказать, что в годы депрессий численности полевая мышь больше приурочена к антропогенным биотопам – бурьянникам, засорённым полям, садам, огородам. При более высокой плотности она расселяется шире, чаще встречается в зарослях кустарников, по берегам водоёмов, залежам, а в годы пиков чаще всего бывает приурочена к залежам и полям. Оценка перекрытия экологических ниш по биотопам (Окулова и др., 2007) для двух видов мышшей – полевой и малой лесной – в лесостепном Черноземье показала довольно слабое перекрытие – 0.626. Верность биотопам, рассчитанная для этих видов, оказалась разной в разных частях Черноземья (табл. 2).

Таблица 2

Индекс верности двух видов мышшей основным типам биотопов в Центральном Черноземье

Тип биотопа	Воронежская область	Курская область	Липецкая область	Тамбовская область
Полевая мышь				
Поля	35.7	13.4	13.7	33.13
Залежи	48.4	69.74	15.95	31.86
Лесо-кустарниковые биотопы	15.91	5.6	11.8	14.8
Луго-степные биотопы	–	11.5	58.5	1.98
Берега водоёмов	–	–	–	35.0
Населённые пункты	–	–	–	35.0
Малая лесная мышь				
Поля	65.31	27.49	5.49	9.21
Залежи	8.53	33.19	12.26	27.64
Лесо-кустарниковые биотопы	26.16	30.34	61.49	43.91
Луго-степные биотопы	–	8.99	20.75	4.98

Данные, приведенные в табл. 2, свидетельствуют о том, что полевая мышь сильнее, чем малая лесная, приурочена к полям только в Липецкой и особенно в Тамбовской области. В остальных, более южных областях к полям сильнее при-

урочена малая лесная мышь, а полевая чаще встречается на залежах. К лесокустарниковым биотопам во всех случаях малая лесная мышь тяготеет в значительно бóльшей степени, чем полевая. При этом в Тамбовской и Липецкой областях по сравнению с более южными Курской и Воронежской малая лесная мышь в гораздо бóльшей степени, чем полевая, приурочена к лесокустарниковым биотопам и меньшей мере, чем на юге, – к полям. Статистической связи между показателями численности двух видов мышей в различных областях и биотопах не выявлено. Поэтому можно считать, что в данном случае территориальные конкурентные отношения не имеют места, и вытеснения одного вида другим не происходит.

Сравнивая биотопическую приуроченность полевой мыши в лесостепном Черноземье с таковой в других частях ареала, можно сказать, что на юге Русской равнины – в степях бассейна Волги и Дона (Тихонов и др., 2005) и в пойме Днепра на юго-востоке Украины (Окулова, Антоненко, 2002), полевая мышь чаще бывает приурочена к зарослям тростников и камыша возле водоёмов, бурьянам и лугам, а в садах и на полях встречается реже, ещё реже – на залежах и в лесокустарниковых биотопах, наиболее редко – в степи и на пастбищах. Кроме пойменных биотопов, полевая мышь на юго-востоке Украины встречается довольно часто в дубняках надпойменной террасы р. Днепр. На полях и залежах там отловы не проводили.

В Терско-Кумской низменности (Карасёва, 2008) максимальная численность зверька была отмечена также в пойменных лесах по р. Терек. В Среднем Приднепровье Черкасской области Украины (Панченко, 1980) полевая мышь предпочитает тростниковые заросли по берегам водоёмов, рисовые плантации, где составляет 85 – 92% населения зверьков, живёт также в кустарниках, садах, понижениях рельефа. Полевая мышь – фоновый вид мелких грызунов в заповеднике «Дунайские плавни» (Украина, Федорченко, 1988). Особенно многочисленна она на приморских грядах, реже встречается на прирусловых грядах, но сохраняет и там своё доминирование. В Волго-Ахтубинской пойме (Петров, Рожков, 1963; Петров, 1968) в 50-х гг. XX в., до зарегулирования стока, как и в начале XXI в. в нижней дельте (Литвинов, Миловацкая, 2003), полевая мышь была довольно многочисленна в поймах рек и протоков, тростниковых лугах и зарослях, в бурьянах. В предгорьях и на равнинах, прилежащих к Северо-Западному Кавказу (Окулова и др., 2010), полевая мышь в целом малочисленна, чаще встречается на полях, лугах, по берегам водоёмов, в лесополосах, а в низкогорьях Кавказских гор – в широколиственных буково-грабово-каштановых лесах, не поднимаясь высоко в горы.

В Среднем Прииртышье (Западная Сибирь) (Шутеев, Вахрушев, 1980) максимальная численность полевых мышей наблюдалась в лесополосах (3,5 на 100 л-с), реже встречалась в бурьянниках (1,5%), в остальных биотопах была редка. На Дальнем Востоке, в условиях влажного муссонного климата полевая мышь примерно в равном числе живёт и в полях, и в широколиственном лесу (по 4 – 6 экз./100 л-с (Нестеренко, 1980; Окулова и др., 1985)), как и на Северо-Западном Кавказе.

В Тульской области (Мясников, 1977) полевая мышь заселяет в основном влажные овраги, заросли кустарников, поймы рек, поля. В лесополосах обычна, составляет 23,49% в населении мелких зверьков. Осенью полевая мышь становит-

ся довольно многочисленной в скирдах и постройках человека. В крупных лесных массивах практически не обитает, так же как и в Центральном Черноземье.

Таким образом, данные последних лет подтверждают выводы Е. В. Карасёвой (1979) о том, что в южной части своего ареала полевая мышь сильнее, чем в Черноземье, приурочена к более увлажнённым местообитаниям, особенно поймам рек, и в меньшей мере – к полям.

Питание. Питание полевой мыши в лесостепи Центрального Черноземья изучено в 2005 – 2007 гг. по 61 пробе желудков (табл. 3). Из таблицы видно, что семена встречаются в желудках зверька в конце лета – осенью в 68.85%, зелень – в 24.6%, хитин – в 9.84%. Сравнение этих показателей с таковыми в Краснодарском крае, полученными нами в 2001 – 2009 гг., показывает, что на Кавказе и в Западном Предкавказье бо́льшая, чем на Черноземье, доля в осеннем питании принадлежит семенам, а меньшая – зелёным частям растений. В Краснодарском крае полевая мышь чаще питается насекомыми, чем в Черноземье. Весной и летом, по сравнению с осенью, в Краснодарском крае зверьки чаще едят зелень и реже – семена, насекомых и прочие корма, куда входят ягоды и незелёные части растений. Сравнивая эти материалы с литературными данными, отметим, что полевая мышь в Черноземье потребляет в конце лета – осенью семена столь же часто, как и на юго-востоке Украины (Окулова, Антонец, 2002). Это меньше, чем наблюдали в Киргизии (Янушевич и др., 1972), Краснодарском крае (наши данные) или в Горьковской области (Козлов, Тухсанова, 1966). Хитин чаще встречается в желудках полевых мышей на юго-востоке Украины и в Горьковской области, реже – в Краснодарском крае и в Киргизии, а в Черноземье – реже всего. В Киргизии и на юго-востоке Украины в летне-осеннем питании чаще, чем в других местах, встречаются ягоды. В Приморском крае, по нашим данным за 1976 г., доля семян и хитина в питании была близка к таковой в Киргизии, доля зелени оказалась средней между показателями для Центрального Черноземья, Новгородской областью и юго-восточной Украиной, что гораздо больше, чем в Краснодарском крае.

Таблица 3

Питание полевых мышей в летне-осенний период в разных частях ареала (процент встреч в желудках данного типа корма)

Место	Половозрастная группа	<i>n</i>	Семена	Зелёные части растений	Хитин	Ягоды и незелёные части растений
Центральное Черноземье	Самцы зимовавшие	15	100	6.67	13.34	6.67
	Самки зимовавшие	14	78.57	21.42	21.42	21.42
	Самцы сеголетки	22	45.45	36.37	4.55	31.82
	Самки сеголетки	10	60	30	–	20
	Всего	61	68.85	24.59	9.84	21.31
Днепровско-Орельский заповедник, Украина	Всего	29	62.6	13.7	48.2	–
Киргизия *	Всего	291	77	–	11.1	–
Нижегородская область **	Всего	632	84.1	23.7	30.1	–
Краснодарский край	Всего	55	80	1.8	16.4	–
Приморский край	Всего	66	75.7	19.49	11.18	–

* Данные А. И. Янушевича с соавторами (1972); ** данные В. И. Козлова, Н. Г. Тухсановой (1966).

Если рассмотреть питание отдельных половозрастных групп полевой мыши (см. табл. 3), то можно заметить, что взрослые самцы питаются главным образом семенами, встречаемость зелени в их желудках минимальна, тогда как в питании взрослых самок чаще встречаются зелень и насекомые (чаще, чем в других группах). Сеголетки потребляют заметно реже семена (особенно самцы), больше всего – зелени. Насекомых сеголетки почти не едят, особенно самки. Для полевых мышей Приморского края характерно, что самцы привержены к животному корму, а самки чаще потребляют зелёные части растений.

Сравнение характера питания полевой и малой лесной мышью из Центрально-го Черноземья показывает, что доля семян и зелени в желудках обоих видов сходна (у малой лесной мыши 64.24% семян и 25.83% зелени по 151 желудку), тогда как доля насекомых в желудках полевой мыши заметно выше, чем у малой лесной (соответственно 9.84 и 1.99%). Однако приуроченность к разным биотопам, показанная выше, позволяет считать, что растительное питание двух видов мышей в Черноземье различается сильнее, чем о том можно судить по встречаемости кормов разной окраски и консистенции в желудке. Необходимо сравнение по данным микроскопического определения видов растений в желудках.

В работе принимали участие зоологи Е. В. Зубчанинова, Л. А. Хляп, М. Л. Опарин, М. В. Ушаков, Ю. В. Недосекин, Е. Дмитриева, студенты-биологи С. Кувшинова-Рябина и др.

Работа выполнена при финансовой поддержке Программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Биологическое разнообразие» (проект № 2.1.3) и ФЦП «Научные и научно-педагогические кадры инновационной России» (проект № 2009-1.1-141-063-021).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Карасёва Е. В.* Полевая мышь (*Apodemus agrarius* Pall.) // Медицинская териология. М. : Наука, 1979. С. 194 – 203.
- Карасёва Е. В.* Особенности размножения, смертности и динамики возрастного состава в популяции полевых мышей (*Apodemus agrarius* Pall.) Терско-Кумской низменности // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2008. Т. 113, вып. 4. С. 3 – 10.
- Козлов В. И., Тухсанова Н. Г.* Питание мышевидных грызунов // Учён. зап. Горьков. гос. ун-та им. Н. И. Лобачевского. Сер. биол. 1966. Вып. 75. С. 117 – 128.
- Литвинов В. П., Миловацкая Н. В.* Многолетняя динамика численности полевой мыши в низовьях дельты Волги // Териофауна России и сопредельных территорий : материалы Всерос. совещ. / Ин-т проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН. М., 2003. С. 197.
- Мясников Ю. А.* Звери Тульской области. Тула : Приокское кн. изд-во, 1977. 144 с.
- Нестеренко В. А.* Механизмы регуляции плотности населения у полевой мыши в агробиоценозах Приморского края // Материалы 5-го Всесоюз. совещ. по грызунам. М. : Наука, 1980. С. 95 – 96.
- Окулова Н. М., Антонец Н.В.* Сравнительная характеристика экологии мышей рода *Apodemus* (Rodentia, Muridae) Днепровско-Орельского заповедника // Поволж. экол. журн. 2002. № 2. С. 108 – 128.
- Окулова Н. М., Горбатов Н. А., Солдатов Г. М.* Полевая мышь в природных очагах вирусных инфекций лесных ландшафтов Приморского края // Динамика численности грызу-

К ЭКОЛОГИИ ПОЛЕВОЙ МЫШИ (*APODEMUS AGRARIUS* PALL.)

нов на Дальнем Востоке СССР и их роль в естественных сообществах и агроценозах : тез. докл. 2-й регион. науч. конф. Владивосток, 1985. С. 21 – 22.

Окулова Н. М., Сапельников С. Ф., Баскевич М. И., Власов А. А., Майорова А. Д., Опарин М. Л., Егоров С. В., Недосекин В. Ю., Ушаков М. В. Сравнительные данные по видовому составу, численности и размещению мелких млекопитающих лесостепи Центрального Черноземья // Тр. Воронеж. гос. заповедника. Воронеж : Изд-во Воронеж. гос. ун-та, 2007. Вып. 25. С. 45 – 68.

Окулова Н. М., Рябова Т. Е., Василенко Л. Е. К экологии полевой мыши *Apodemus (Apodemus) agrarius* Pall. (Muridae, Rodentia) на Северо-Западном Кавказе // 1-е Международ. Беккеровские чтения : в 2 ч. / Волгогр. гос. ун-т. Волгоград, 2010. Ч. 2. С. 481 – 483.

Окулова Н. М., Дуванова И. А., Калинин Е. В., Миронова Т. А., Недосекин В. Ю., Дроздова В. Ф. К экологии полевой мыши (*Apodemus agrarius* Pall.) в лесостепном Черноземье. I. Численность // Поволж. экол. журн. 2011. № 2. С. 174 – 184.

Панченко В. А. Размещение и численность полевой мыши на территории Черкасской области // Материалы 5-го Всесоюз. совещ. по грызунам. М. : Наука, 1980. С. 258 – 259.

Петров П. А. К экологии полевой мыши в Волго-Ахтубинской пойме // Грызуны и их эктопаразиты (экология, эпидемиологическое значение, борьба). Саратов : Изд-во Саратов. ун-та, 1968. С. 33 – 38.

Петров П. А., Рожков А. А. Опыт стационарного наблюдения за жизнедеятельностью мелких мышевидных грызунов Волго-Ахтубинской поймы // Зоол. журн. 1963. Т. 42, № 3. С. 434 – 440.

Тихонов И. А., Тихонова Г. Н., Суров А. В., Богомолов П. Л., Ковальская Ю. М., Опарин М. Л., Лебедев В. С., Рюриков Г. Б. Видовое разнообразие мелких млекопитающих природных и антропогенных ценозов степной зоны бассейна р. Дон и р. Волга // Биоресурсы и биоразнообразие экосистем Поволжья : материалы Междунар. совещ. Саратов : Изд-во Саратов. ун-та, 2005. С. 190 – 193.

Федорченко А. А. Динамика численности мышевидных грызунов в заповеднике «Дунайские плавни» // Грызуны : тез. докл. 7-го Всесоюз. совещ. / Ин-т экологии растений и животных УрО АН СССР. Свердловск, 1988. Т. 2. С. 135 – 136.

Шутеев М. М., Вахрушев А. В. Биотопические комплексы грызунов лесостепи Среднего Прииртышья // Материалы 5-го Всесоюз. совещ. по грызунам. М. : Наука, 1980. С. 308 – 309.

Янушевич А. И., Айзин Б. М., Кыдыралиев А. К., Умрихина Г. С., Федянина Т. Ф., Шукуров Э. Д., Гребенюк Р. В., Токобаев М. М. Млекопитающие Киргизии. Фрунзе : Илим, 1972. 463 с.

ВЛИЯНИЕ СРЕДОПРЕОБРАЗУЮЩЕЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ РЕЧНОГО БОБРА *CASTOR FIBER L.* НА РЫБНЫЕ АССОЦИАЦИИ МАЛЫХ РЕК ЗАПОВЕДНИКА «ПРИВОЛЖСКАЯ ЛЕСОСТЕПЬ»

В. В. Осипов

*Государственный природный заповедник «Приволжская лесостепь»
Россия, 440031, Пенза, Окружная, 12 а
E-mail: osipovv@mail.ru*

Поступила в редакцию 09.08.10 г.

Влияние средообразующей деятельности речного бобра *Castor fiber L.* на рыбные ассоциации малых рек заповедника «Приволжская лесостепь». – Осипов В. В. – На основе полевых исследований изучено влияние средообразующей деятельности бобра *Castor fiber L.* на рыбное население малых рек в заповеднике «Приволжская лесостепь». Выявлено, что благодаря бобровым плотинам изменился гидрологический режим верховой р. Сура. Это обусловило снижение скорости течения водотоков и уменьшение растворенного кислорода в воде. Влияние этих факторов может оказывать влияние на пространственное распределение и численность окси-реофильных видов рыб.

Ключевые слова: *Castor fiber*, рыбное население, малые реки, особо охраняемые территории.

Influence of environment-transforming activity of river beaver *Castor fiber L.* on the fish associations of small rivers in the Privolzhskaya Lesostep reserve. – Osipov V. V. – The influence of the environment-transforming activity of beaver *Castor fiber L.* on the fish population of small rivers in the Privolzhskaya Lesostep reserve was followed on the basis of our field survey. The hydrological regime of the upper stream of the Sura River has changed because of beaver dams. This caused flow deceleration and a lower level of dissolved oxygen. The influence of these factors may affect the spatial distribution and population abundance of oxy-rheophilic fish species.

Key words: *Castor fiber*, fish population, small river, nature reserve.

ВВЕДЕНИЕ

Ещё с начала XX в. из-за перепромысла бобр на территории России находился под угрозой исчезновения. В 1950 – 1960-х гг., благодаря успешной реинтродукции, численность бобра стала увеличиваться. В результате этот вид не только полностью восстановил свой прежний ареал, но распространился там, где он раньше не отмечался. В настоящее время на территории РФ бобр встречается повсеместно. В европейской части России, густонаселенной и хорошо освоенной человеком, наиболее благоприятные условия для этого зверя создаются на особо охраняемых природных территориях. Не исключение и заповедник «Приволжская лесостепь».

Изучение видов «экосистемных инженеров» в настоящее время приобретает все большее значение. Под «экосистемными инженерами» понимаются виды организмов, способные оказывать влияние на окружающую среду и посредством той или иной деятельности вызывать сукцессии экосистем (Биологические инвазии..., 2004). Как средообразователь, бобр может вызывать существенные изменения

ВЛИЯНИЕ СРЕДОПРЕОБРАЗУЮЩЕЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ РЕЧНОГО БОБРА

состояния экосистем малых рек, сопровождающиеся перераспределением водного стока и структурными перестройками биоценозов (Nummi, 1989; Freiberg et al., 2001). Несмотря на актуальность тематики, в России мало работ, связанных с изучением влияния бобров на водные экосистемы (Дгебуадзе и др., 2001, 2007; Завьялов и др., 2005). Еще меньше информации об изменениях, происходящих в ихтиофауне малых рек в результате деятельности этого вида. Большая часть исследований по изучению влияния бобра на ихтиофауну малых рек проводилась за рубежом (Schlosser, 1995; Hugglund, Sjoberg, 1999; Mitchell, Cunjak, 2007).

Целью нашей работы стало изучение динамики численности, видового состава и пространственного распределения рыбного населения малых рек заповедника «Приволжская лесостепь» под воздействием средообразующей деятельности бобров.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводились на территории и в охранной зоне заповедника «Приволжская лесостепь» на участке «Верховья Суры» (далее ВС) в 2008 – 2009 гг. Участок расположен на востоке Пензенской области, в наиболее высокой части Приволжской возвышенности в междуречье истоков р. Сура и ее первого правого притока р. Час. Протяженность р. Сура на территории заповедника составляет 6,8 км, а вместе с охранной зоной около 10 км (Добролюбова и др., 2002). Истоки реки лежат в нескольких километрах от границы заповедника, в Ульяновской области.

Для отлова рыбы использовались подъемник 1×1 м с ячейкой 3 мм и 10 верш. Из десяти вершей шесть было с ячейей 5 мм, длиной 700 мм, с диаметром входного отверстия 120 мм и четыре с ячейей 2 мм, длиной 350 мм, с диаметром входного отверстия 60 мм. Отловы ловушками производились в июле, августе и октябре 2009 г. Всего выполнено 90 постановок вершей с общим объёмом наблюдений 16 ловушко-суток. Для каждого биотопа определялась относительная численность рыб на единицу промыслового усилия. Всего было поймано 640 экземпляров рыб. Всю пойманную рыбу фиксировали в 4%-ном растворе формалина и подвергали биологическому анализу (Правдин, 1966). Кроме того, проводились замеры скорости течения, температуры воды, растворенного кислорода и рН. Общий учёт бобра проводили по методике Б. П. Борисова (1986). Бобровые плотины принимали в расчет длиной не менее 1,5 м.

Для изучения изменений, происходящих в структуре рыбного населения ВС, было выбрано 5 биотопов, в разной степени подверженных влиянию бобра. По степени воздействия были выделены 3 вида станций отбора проб: станции с сильным воздействием представляли собой крупное давно существующее бобровое поселение (4 – 6 зверьков), уже много лет заселенное грызуном, с развитой строительной инфраструктурой и сильно видоизмененным ландшафтом; станции со слабым воздействием представляли собой или небольшое недавно образованное или находящееся на границе поселение (1 – 3 зверька), строительная деятельность бобра обычна и кормовая база не развита; станции, где воздействие бобра отсутствует.

Биотоп №1 – пруд Скипидарка на ручье, впадающем в р. Час, правый приток р. Сура. Этот пруд был создан для противопожарных целей около 50 лет назад. С 1989 г. пруд находится в охранной зоне заповедника и человеком не используется.

Благодаря бобровой плотине в пруду поддерживается более высокий уровень воды. Площадь пруда около 1 га, дно песчано-илистое. Глубина до 2 м. Выше по течению от этого пруда располагаются многочисленные родники, поэтому температура воды здесь даже в июле не поднимается выше 15°C, а содержание кислорода среди исследованных участков максимально (табл. 1). Здесь постоянно жила одна семья бобров из 2 – 3 особей.

Таблица 1

Число плотин и бобровых поселений на участке «Верховья Суры»

Водоём	Число плотин действующих/заброшенных	Средняя длина плотин, м	Средний перепад уровня воды, см	Всего поселений, шт.
Ручей Пятиямный	11/12	–	–	2
Ручей Скипидарка	3/12	4.6	38.9	1
Ручей Кармала	30/11	–	–	3
Ручей Ручелейка	13/2	2.7	35.5	3
Река Сура	50/3	8.1	34.9	13
Ручей Черный	1/1	2.0	30.0	1
Река Час	14/2	4.1	31.2	2
Среднее по участку	–	4.4	34.8	–
Итого	122/43	–	–	25

Биотоп №2 – бобровый пруд на р. Сура. Водоём представляет собой вытянутый в длину затопленный участок русла реки глубиной до 2.5 м и площадью 0.5 га. Грунт песчано-илистый. Бобровая деятельность на этом участке была выражено очень хорошо. Зверек создал разветвленную систему каналов, соединяющую реку с заболоченной поймой. Поселение довольно большое, насчитывает не менее 4 особей. Пруд используется зверем как зимовальный.

Биотоп №3 находится в 8 км ниже по течению р. Сура. Это участок реки длиной 300 м, с сохранившимся течением (см. табл. 1). Дно преимущественно песчаное и галечно-песчаное, глубина на перекатах 0.1 – 0.2 м, в омутах до 2.0 м, ширина русла до 5 м. Пойма выражена слабо. Бобровые плотины отсутствуют.

Биотоп №4 находится на ручье Черный (правый приток р. Сура, длиной около 3 км). Водоток представляет собой череду спущенных несколько лет назад бобровых прудов, обильно поросших травянистой растительностью, по ложу которых протекает небольшой часто пересыхающий летом ручей. Грунт песчано-илистый, скорость течения 0.2 м/с, глубина 0.1 – 0.2 м, ширина 0.5 – 1 м. Раньше на ручье было большое поселение бобров, в настоящее время зверёк в этом биотопе постоянно не живет. Осенью 2008 г. здесь было небольшое поселение бобра с одной действующей плотиной, в 2009 г. поселение было заброшено.

Биотоп №5 располагался в бобровом пруду на р. Час (правый приток р. Сура, частично протекающий в охранный зоне заповедника). Час – небольшая речка с песчано-илистым дном, длиной в 15 км, шириной до 3 м, глубиной 1.0 – 1.5 м. Пруд представляет собой вытянутый в длину участок русла реки площадью 0.2 га, по краям обильно заросший черной ольхой. К концу лета в пруду обильно разрастается ряска *Lemna minor* L. Бобры здесь довольно активны, часто мигрируют по реке в поисках кормов. Основные гидрологические показатели исследованных биотопов приведены в табл. 2.

Таблица 2

Основные показатели исследованных биотопов

№	Биотоп	Кислород, mg/l ±sd	Скорость течения	pH	Число видов рыб, пойманных вершами	Степень воздей- ствия бобров
1	Скипидарка	8.1±0.25	0.03	8.3	6	Слабое
2	Бобровый пруд на р. Сура	5.5±0.85	0.02	6.6	0	Сильное
3	Русловый участок р. Сура	6.3±0.21	0.3	6.9	7	Слабое
4	Ручей Черный	7.3±0.16	0.2	6.7	3	То же
5	Бобровый пруд на р. Час	6.4±0.42	0.05	6.9	4	Сильное

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

За последние 12 лет в результате строительной деятельности бобров многие водотоки ВС превратились в непрерывный каскад прудов. В 1996 г. по результатам учета на участке было отмечено 7 семей и еще 4 – 5 семей в охранной зоне заповедного участка, а общая численность зверьков не превышала 30 – 35 животных (Добролюбов, Осипов, 2007). По данным учёта бобров, проведенного осенью 2008 – 2009 гг. на участке «Верховья Суры» и в его охранной зоне, обнаружено 22 поселения бобра с 165 бобровыми плотинами (см. табл. 2). Наибольшее число плотин обнаружено на р. Кармала (12.5 шт. на 1 км русла), что является одним из самых высоких показателей среди исследованных плотин.

Так, по данным Н. А. Завьялова (2008), максимальное количество плотин у европейского бобра было зарегистрировано на р. Таденка (Приокско-Террасный заповедник) и составило 7.8 шт. на км русла. Несмотря на такое большое количество, все плотины на р. Карамала имеют небольшие размеры 1.5 – 3.0 м. Большое количество плотин на малых реках связывают с малым уклоном и небольшим расходом воды водотоков (Завьялов, 2008).

Общая численность бобров на участке нами оценивается около 100 особей. По сравнению с 1996 г., численность зверька возросла в 3 раза (Osipov, 2009). Тем не менее, можно с уверенностью говорить, что период экспансии бобров на территории заповедника завершается и в настоящее время происходит стабилизация численности. Об этом свидетельствуют часто встречающиеся «бобровые окна» (луговые комплексы, расположенные на месте брошенных бобровых прудов) и высокий процент заброшенных плотин (в среднем 35.2% от всех плотин). Такие комплексы нами отмечены в верховьях ручьев Чёрный, Кармала, Пятиямный, в верхнем течении ручья Скипидарка. Косвенно подтверждает это и очень бедная кормовая база. Относительно стабильными и наиболее многочисленными остаются лишь бобровые поселения на р. Сура.

Ихтиофауна ВС представлена типичными для верховий рек европейской части России видами. По нашим данным (Осипов, 2008), на территории участка и в его охранной зоне обитают 14 видов рыб: щука – *Esox lucius* (L.), плотва – *Rutilus rutilus* (L.), голянь речной – *Phoxinus phoxinus* (L.), уклейка – *Alburnus alburnus* (L.), верховка – *Leucaspis delinatus* (Heck.), обыкновенный елец – *Leuciscus leuciscus* (L.), обыкновенный пескарь – *Gobio gobio* (L.), карась золотой – *Carassius carassius* (L.), голец усатый – *Barbatula barbatula* (L.), налим – *Lota lota* (L.), окунь – *Perca fluviatilis* (L.), ёрш – *Gymnocephalus cernuus* (L.), подкаменщик обыкновенный – *Cottus gobio* (L.), щиповка обыкновенная – *Cobitis taenia* L.

Основу рыбного населения ВС составляют преимущественно виды бореально-равнинного и понто-каспийского комплексов. По экологическим характеристикам почти половина из них чувствительные к загрязнению водоёмов виды, а обыкновенный подкаменщик занесен в Красную книгу РФ. В общей структуре уловов мальковым подъёмником и вершами в 2008 – 2009 гг. в водотоках всего участка доминировали голяян, голец и верховка, доля остальных видов составляла всего 9.4% (табл. 3).

Таблица 3

Общая структура уловов на участке «Верховья Суры» в 2008 – 2009 гг.

Вид	2008 г.		2009 г.		Всего	
	<i>n</i>	%	<i>n</i>	%	<i>n</i>	%
Ёрш	3	1.1	–	–	3	0.5
Пескарь обыкновенный	2	0.7	2	0.5	4	0.6
Окунь	5	1.9	10	2.7	15	2.3
Усатый голец	105	39	78	21	183	28.6
Щиповка обыкновенная	8	3	10	2.7	18	2.8
Подкаменщик	3	1.1	–	–	3	0.5
Верховка	20	7.4	62	16.7	82	12.8
Щука	1	0.4	4	1.1	5	0.8
Золотой карась	2	0.7	8	2.2	10	1.6
Налим	1	0.4	1	0.3	2	0.3
Голяян	119	44.2	196	52.8	315	49.2
Всего	269	100	371	100	640	100

В настоящее время наибольшее влияние деятельность бобра стала оказывать на оксифильных и реофильных рыб заповедника. Если по данным 2000 г. (Добролюбов и др., 2005) доля реофилов составляла более 90.0% от всего улова с доминированием голяяна, то в 2009 г. доля этих видов снизилась до 50.6%, а доля голяяна в уловах снизилась до 49.2%.

Как показали наши исследования, по относительной численности рыб выделялся биотоп № 1 (табл. 4). Благодаря двум втекающим в него родникам, он выделялся и самым высоким содержанием кислорода среди всех исследованных участков. Здесь же оказалась и самая высокая доля голяяна в уловах (60.3%) (см. табл. 4).

В бобровом пруду на р. Сура (биотоп № 2) с низким содержанием кислорода за весь сезон вершами не поймано ни одного экземпляра рыб.

В уловах на втором бобровом пруду, расположенном на р. Час (биотоп № 3) отмечено 4 вида рыб. Здесь численность рыб составила 8.7 экз. на единицу промыслового усилия. В уловах доминировали голяян и голец, составляя вместе 93.0% от всего улова. Здесь пойман редкий для ВС в настоящее время обыкновенный пескарь. По-видимому, влияние деятельности бобра на ихтиофауну р. Час значительно слабее, чем в р. Сура. Воды ручья Скипидарка обогащают этот участок кислородом. Пруд Скипидарка может выступать своеобразным рефугиумом для голяяна и поддерживает относительно высокую численность вида в реке. На более мелкой по сравнению с р. Сура р. Час бобр строит большое количество плотин, но все они небольшого размера (см. табл. 1), служат не более 2 лет и весной часто смываются.

В русловом участке р. Сура (биотоп №3) плотность рыб была довольно низкой и составила 0.3 экз. на единицу промыслового усилия (см. табл. 4), при этом

ВЛИЯНИЕ СРЕДОПРЕОБРАЗУЮЩЕЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ РЕЧНОГО БОБРА

видовое разнообразие было самым высоким. В 2008 г. разными орудиями лова здесь были пойманы плотва, пескарь, елец, щиповка обыкновенная, налим, ёрш, окунь. В 2009 г. в уловах вершами отмечено только три вида, среди которых преобладали неприхотливые к среде обитания голец и окунь. По видимому, несмотря на сохранившееся течение и средние показатели содержания кислорода в воде, условия обитания, благодаря влиянию верхних участков реки, остаются здесь не слишком благоприятными для большинства реофильных видов. Кроме того, изменились и жизненные циклы реофильных рыб. Например, если до массовой экспансии бобра на верховьях р. Сура налим встречался в уловах круглогодично, то в настоящее время единичные поимки налима отмечены только в холодное время года, когда за счет более низкой температуры вода насыщена кислородом.

Таблица 4

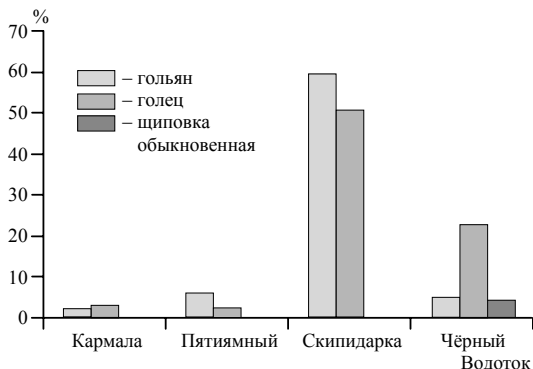
Видовой состав и относительная численность рыб
в исследованных биотопах «Верховий Суры» в 2009 г. (уловы вершами)

Биотоп	Виды рыб	n	Численность	
			на единицу рыболовного усилия в сутки, экз.	%
Биотоп №1 (пруд Скипидарка)	Голец	24	7.2	9.7
	Гольян	149	44.7	60.3
	Верховка	62	18.6	25.1
	Золотой карась	8	2.4	3.2
	Щиповка обыкновенная	4	1.2	1.6
Всего	–	247	27.4*	100
Биотоп № 2	0	0	0	0
Биотоп № 3 (р. Сура)	Голец	5	1.5	55.6
	Налим	1	0.3	11.1
	Окунь	3	0.9	33.3
Всего	–	9	0.3*	100
Биотоп № 5 (р. Час)	Голец	27	8.1	34.2
	Гольян	47	14.1	59.5
	Пескарь обыкновенный	2	0.6	2.5
	Щиповка обыкновенная	3	0.9	3.8
Всего	–	79	8.7*	100

* Средняя численность рыб в исследованном биотопе на единицу промыслового усилия.

Участок, представленный небольшим ручьем Черным (биотоп № 4), оказался бедным в видовом отношении. Из-за мелководности ручья отловы вершами не проводились. В общих уловах мальковым подъёмником присутствовали голец (67.6% от всего улова), гольян (14.7%) и обыкновенная щиповка (11.7%). В других ручьях похожая ситуация, только меняется соотношение видов в уловах. Гольян оказался более многочисленным в ручьях, впадающих в р. Час и менее изменённой деятельностью бобра (р. Пятиямный, р. Скипидарка), голец – в ручьях, впадающих в р. Сура (р. Кармала, р. Черный) (рисунок). Более богатым в видовом отношении оказался наименее подверженный влиянию бобра русловый участок р. Сура. Это вписывается в теорию речного континуума (Залевский, Нейман, 1986), согласно которой видовое разнообразие и продуктивность нижних участков водотоков выше верхних. Нельзя забывать и о том, что бобровые плотины способствуют

физической изоляции рыб. Рыбы преимущественно мигрируют через бобровые плотины вниз по течению, и биотопы, расположенные выше бобровых плотин, оказываются заселенными в меньшей степени (Schlosser, 1995). Продуктивность руслового участка оказалась ниже, чем в бобровом пруду на р. Час и пруду Скипидарка, что обусловлено меньшим влиянием деятельности бобра и более благоприятными абиотическими факторами (в первую очередь, насыщенность воды кислородом). Похожие данные по рыбным ассоциациям получили исследователи на р. Латка (Дгебуадзе и др., 2007). Наиболее чувствительным к преобразованию мест обитания оказался голянь, численность которого резко сократилась.



Локальные популяции вида сохранились только в притоках р. Сура, меньше подверженных строительной деятельности бобра. Наименее подверженным средообразующей деятельности бобра оказался усатый голец, который встречался практически во всех биотопах, и численность которого даже несколько возросла.

Структура уловов в ручьях участка «Верховья Суры», мальковый подъёмник 1×1 м, 2008 г.

Локальные популяции вида сохранились только в притоках р. Сура, меньше подверженных строительной деятельности бобра. Наименее подверженным средообразующей деятельности бобра оказался усатый голец, который встречался практически во всех биотопах, и численность которого даже несколько возросла.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Благодаря средообразующей деятельности бобра поменялся гидрологический режим водотоков заповедника. Произошло снижение скорости течения водотоков и уменьшение растворенного в воде кислорода. Сукцессионные преобразования экосистемы верховий р. Сура снизили видовое разнообразие и численность рыб реофильного комплекса и создали предпосылки для развития рыб лимнофильного комплекса. Исследования носят предварительный характер и требуют более продолжительного и детального изучения.

Автор искренне благодарен за ценные советы и рекомендации Ю. Ю. Дгебуадзе, Н. А. Завьялову, за всестороннюю поддержку – сотрудникам заповедника «Приволжская лесостепь» и особенно А. Н. Добролюбову.

Работа выполнена при финансовой поддержке Программы Президента РФ для поддержки молодых российских учёных (проект № МК-826.2008.4).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах. М. ; СПб. : Т-во науч. изд. КМК, 2004. 436 с.

Борисов Б. П. Методические указания по учёту речного бобра на больших территориях / ВНИЛ Главохоты РСФСР. М., 1986. 19 с.

Дгебуадзе Ю. Ю., Завьялов Н. А., Крылов А. А., Иванов В. К. Сезонное распределение рыб в «бобровых» реках Дарвинского государственного заповедника // Тр. I Евро-американского конгресса по бобру. Казань : Матбугат йорты, 2001. Вып. 4. С. 140 – 151.

ВЛИЯНИЕ СРЕДОПРЕОБРАЗУЮЩЕЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ РЕЧНОГО БОБРА

Дгебуадзе Ю. Ю., Слынько Ю. В., Кияшко В. И. Рыбное население // Экосистема малой реки в изменяющихся условиях среды. М. : Т-во науч. изд. КМК. 2007. С. 267 – 279.

Дгебуадзе Ю. Ю., Скоморохов М. О., Завьялов Н. А. Предварительные материалы по рыбному населению малой «бобровой реки» Новгородской области // Тр. гос. природного заповедника «Рдейский». Великий Новгород, 2009. Вып. 1. С. 173 – 186.

Добролюбов А. Н., Осипов В. В. Динамика пространственного распределения бобра *Castor fiber* и его влияние на экосистемы заповедника «Приволжская лесостепь» // Териофауна России и сопредельных территорий : материалы Междунар. совещ. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2007. С. 132.

Добролюбов А. Н., Осипов В. В., Дергунов В. А. Предварительные итоги инвентаризации икhtiофауны заповедника «Приволжская лесостепь» // Изучение и сохранение природных экосистем заповедников лесостепной зоны : материалы Междунар. науч.-практ. конф., посвященной 70-летию Центрально-Черноземного заповедника / Центрально-Черноземный гос. заповедник. Курск, 2005. С. 299 – 303.

Добролюбова Т. В., Добролюбов А. Н., Кудрявцев А. Ю., Лебяжинская И. П. Государственный природный заповедник «Приволжская лесостепь» (физико-географическая характеристика и биологическое разнообразие природных комплексов) / МПР РФ. Пенза, 2002. 91 с.

Дьяков Ю. В. Бобры Европейской части СССР. М. : Наука, 1975. 480 с.

Завьялов Н. А., Крылов А. В., Бобров А. А., Иванов В. К., Дгебуадзе Ю. Ю. Влияние речного бобра на экосистемы малых рек. М. : Наука. 2005. 186 с.

Завьялов Н. А. Бобры – ключевые виды и экосистемные инженеры // Экосистемы малых рек : биоразнообразие, экология, охрана : лекции и материалы докл. I Всерос. школы-конференции / Ин-т биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН. Ярославль : Принтхаус, 2008. С. 4 – 24.

Залевский М., Нейман Р. Д. Континуум абиотически-биотических факторов как регулятор сообществ рыб в реках // Журн. общ. биологии. Т. 47, № 1. 1986. С. 30 – 41.

Осипов В. В. Предварительные данные о влиянии деятельности бобра на биоразнообразие и численность рыбного населения верховьев р. Суры // Экосистемы малых рек : биоразнообразие, экология, охрана : лекции и материалы докл. I Всерос. школы-конференции / Ин-т биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН. Ярославль : Принтхаус, 2008. С. 206 – 208.

Правдин И. Ф. Руководство по изучению рыб. М. : Пищ. пром-сть, 1966. 226 с.

Hugglund A., Sjöberg G. Effects of beaver dams on the fish fauna of forest stream // Forest Ecology and Management. 1999. Vol. 115. P. 259 – 266.

Freiberg H., Stubbe M., Heidecke D. Das Makrozoobenthos in Zonosestruktur und die Saprobie unter Einfluss des Elbe-Beaver // Saugetierkundliche Informationen. Jena, 2001. H. 25. S. 35 – 56.

Mitchell S., Cunjak R. Stream flow, salmon and beaver dams : roles in the structuring of stream fish communities within an anadromous salmon dominated stream // J. Animal Ecology. 2007. Vol. 76. P. 1062 – 1074.

Nummi P. Stimulated effects of the beaver on vegetation, invertebrates and ducks // Ann Zool. Fennici. 1989. Vol. 26. P. 43 – 52.

Osipov V. Beaver (*Castor fiber* L.) impact on fish of the small rivers of zapovednik «Privolzhskaya lesostep» // 5th Intern. Beaver Symp. Kaunas : Vytauto Didžiojo universiteto leidykla, 2009. P. 45.

Schlosser I. J. Dispersal, boundary processes and trophic-level interaction in streams adjacent to beaver ponds // Ecology. 1995. Vol. 76. P. 908 – 925.

УДК 574.58:639.332

СОСТОЯНИЕ ЗАЛИВОВ ОНЕЖСКОГО ОЗЕРА ПРИ ТОВАРНОМ ВЫРАЩИВАНИИ РАДУЖНОЙ ФОРЕЛИ

О. П. Стерлигова, С. П. Китаев, Н. В. Ильмаст, С. Ф. Комулайнен,
Я. А. Кучко, С. А. Павловский, Е. С. Савосин

*Институт биологии Карельского научного центра РАН
Россия, 185910, Петрозаводск, Пушкинская, 11
E-mail: ilmast@karelia.ru*

Поступила в редакцию 29.03.10 г.

Состояние заливов Онежского озера при товарном выращивании радужной форели. – Стерлигова О. П., Китаев С. П., Ильмаст Н. В., Комулайнен С. Ф., Кучко Я. А., Павловский С. А., Савосин Е. С. – Представлены результаты исследований состояния трех губ Онежского озера при товарном выращивании радужной форели. Анализ исследований показал, что по уровню количественного развития планктона и бентоса Уницкую губу можно охарактеризовать как олиготрофную, губы Святуха и Кефть – как мезотрофные. Расчет биогенной нагрузки показал, что суммарная нагрузка по фосфору и азоту в настоящее время в Уницкой губе не достигает допустимых величин, в губе Святуха приближается к ним, а в губе Кефть их превышает. Выполненные работы свидетельствуют о том, что оптимальные объемы выращивания товарной форели в Уницкой губе должны составлять 600 т, в губе Святуха – 250 – 300 т и губе Кефть – 200 т.

Ключевые слова: пресноводная экосистема, Онежское озеро, форелеводство, биогенная нагрузка.

Status of Onega Lake bays affected by commercial rainbow trout cultivation. – Sterligova O. P., Kitayev S. P., Ilmast N. V., Komulainen S. F., Kuchko Ya. A., Pavlovsky S. A., and Savosin E. S. – The results of our study of the status of three Lake Onega bays used for commercial rainbow trout rearing are presented. Our data analysis has shown that, according to the quantitative plankton and benthos development level, the Unitsa Bay can be characterized as oligotrophic, Svyatuha and Keften Bays as mesotrophic ones. Our calculations of the biogenic loading show that the modern total phosphorus and nitrogen loadings do not reach their MACs in the Unitsa Bay, in the Svyatuha Bay they come nearer to them, and in the Keften Bay they exceed them. We estimate the optimum annual volumes of trout cultivation in the Unitsa, Svyatuha, and Keften Bays as 600, 250 – 300, and 200 tons, respectively.

Key words: freshwater ecosystem, Lake Onega, trout cultivation, biogenic load.

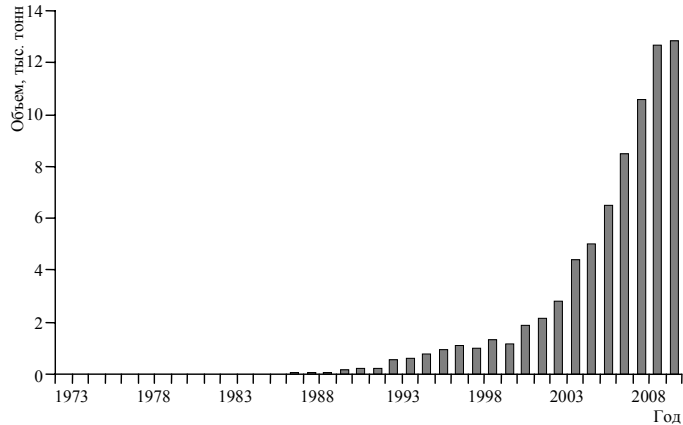
ВВЕДЕНИЕ

Сокращение запасов и резкое падение уловов ценных видов рыб привели к интенсификации работ, направленных на разработку биотехники культивирования различных водных организмов. Одним из таких способов является садковое рыбоводство. В Республике Карелии промышленным выращиванием радужной форели *Parasalmo mykiss* (Walbaum) начали заниматься в 1980-е гг. и к настоящему времени объемы ее производства превысили 12000 т (рисунки) (Государственный доклад..., 2010).

СОСТОЯНИЕ ЗАЛИВОВ ОНЕЖСКОГО ОЗЕРА

В России Карелия является лидером по выращиванию радужной форели в садках. Успешному развитию этого направления способствуют благоприятные климатические условия региона, наличие транспортных сетей и квалифицированные кадры (Рыжков, 2008). В связи с тем, что форелевые садковые хозяйства организуются на внутренних водоёмах, необходимо тщательно определять их производственные мощности и соблюдать все требования к охране окружающей среды.

Целью исследований являлась оценка состояния трех губ Онежского озера при товарном выращивании форели и уточнение предельных объёмов ее производства.



Объёмы выращенной в садках товарной форели в Карелии

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Работа выполнялась в 2005, 2006 и 2008 гг. (июнь, август, октябрь) на Онежском озере в губах Уницкая, Святуха и Кефтень в районе расположения садковых форелевых хозяйств. Проектная мощность хозяйств составляет соответственно 600, 400 и 300 т форели в год. Пробы отбирались на станциях непосредственно около садков и на расстоянии 300 – 500 м от них.

Химический состав воды определялся по стандартным методикам (Абакумов, 1977; Морозов, 1998). При определении качества воды мы пользовались общепринятыми руководствами (Руководство..., 1983). Уровень трофности водоёмов определялся по классификации С. П. Китаева (2007). Сбор и обработка проб водорослевых сообществ, зоопланктона, макрозообентоса и рыбного населения проводились по общепринятым методикам (Методика..., 1956; Правдин, 1966; Макрушин, 1974; Определитель..., 1977; Методические рекомендации..., 1984; Хазов, 2000; Комулайнен, 2003; Sladecek, 1986; Kelly, Whitton, 1995). Расчеты биогенной нагрузки на водоёмы были выполнены с использованием руководства С. П. Китаева с соавторами (2006).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Онежское озеро (60°53' и 62°55' с.ш. и 34°13' и 36°28' в.д.) является самым крупным пресноводным водоёмом Карелии (площадь зеркала 9693 км²). В последние годы озеро широко используется для промышленного выращивания радужной форели в садках, где в настоящее время уже функционирует 14 форелевых хо-

зайств и проектируется еще 3. Общий объем товарной форели по озеру составил в 2008 г. 5300 т, т.е. 50% от всей выращиваемой форели в Карелии. По гидрологическим показателям исследуемые губы пригодны для товарного форелеводства (табл. 1). В настоящее время в них выращивается 1200 т радужной форели в год.

Таблица 1
Основные гидрологические показатели заливов Онежского озера (Лукин и др., 2008)

Показатели	Губа Уницкая	Губа Святуха	Губа Кефтьень
Площадь водной поверхности, км ²	166.0	36.4	8.5
Наибольшая длина, км	50.0	35.0	15.0
Наибольшая ширина, км	5.5	2.0	1.0
Средняя глубина, м	11.0	3.0	3.0
Максимальная глубина, м	33.0	15.0	25.0
Прозрачность, м	4.0	2.5	2.5
Удельный водосбор	1.67	7.70	31.20
Показатель условного водообмена	0.05	0.80	3.30

Результаты гидрохимического анализа трех губ Онежского озера приведены в табл. 2. Анализ воды показал, что содержание общего фосфора и азота характерно для олиготрофных и мезотрофных водоёмов (Хендерсон-Селлерс, Маркленд, 1990). В целом вода в трех губах Онежского озера отвечает всем требованиям (ОСТ 15.372. 87) к ее качеству для выращивания товарной форели.

Анализ материалов по фитопланктону исследуемых заливов выявил различия в видовом составе и количественных показателях. В течение всего периода исследований в губах доминировали диатомовые водоросли. Средняя биомасса фитопланктона в Уницкой губе составляла 1.20 г/м³, что соответствует бета-олиготрофному статусу; в губе Святуха – 2.50 г/м³, в губе Кефтьень – 2.85 г/м³, что соответствует бета-мезотрофному статусу.

Таблица 2
Результаты химического анализа воды в губах Онежского озера в летний период (станция 1 – 200 – 500 м от садков; станция 2 – около садков)

Онежское озеро	Губа Уницкая, 2005 г.		Губа Святуха, 2006 г.		Губа Кефтьень, 2008 г.	
	1	2	1	2	1	2
№ станций	30.0	28.0	30.0	15.0	20.0	15.0
Цветность, град	9.6	7.7	8.5	5.5	11.3	7.2
Окисляемость пер., мгО ₂ /л	7.4	6.6	7.5	6.3	7.5	6.3
pH	0.003	0.002	0.005	0.006	0.002	0.005
Фосфор минер., мгP/л	0.010	0.014	0.021	0.029	0.019	0.047
Аммонийный азот NH ₄	0.03	0.08	0.04	0.07	0.05	0.09
Нитритный азот NO ₂	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001
Нитратный азот NO ₃	0.14	0.19	0.00	0.00	0.13	0.18
Общий азот, мгN/л	0.55	0.63	0.58	0.94	0.56	0.80
Азот органический	0.38	0.43	0.55	0.92	0.48	0.89
Взвешенное вещество, мг/л	0.01	0.10	0.60	3.00	1.50	4.00

Исследования фитоперифитоне были выполнены в губах Уницкой и Святухе. В фитоперифитоне губ определено 56 видов водорослей, среди которых по чис-

ленности доминировали диатомовые водоросли. Биомассу перифитона определяют нитчатые зеленые водоросли: *Mougeotia* sp., *Spirogyra* sp., *Zygnema* sp. и *Oedogonium* sp., большинство из них относится к «повсеместно распространенным» (Рундина, 1998) таксонам, типичным для олиготрофных водоёмов бореальной зоны. Однако их высокое обилие указывает на локальное повышение трофности, особенно в губе Святуха, где они плотно покрывают конструктивные элементы садков, а их многочисленные зигоспоры образуют черный налет. Колебания численности водорослей в период наблюдений на исследованных участках достигали нескольких порядков – от 0.1×10^4 до 5200×10^4 кл/см², а биомасса изменялась от 0.3 до 544 г/м² субстрата, достигая максимума при доминировании нитчатых зеленых водорослей.

В заливах озера вблизи садков отмечено некоторое увеличение в составе фитоперифитона широковалентных видов. Объективным показателем эвтрофирования является также соотношение эколого-географических групп водорослей. Выявлено, что галофобно-ацидофильно-индифферентный комплекс видов обогащается алкалофильными, галофильными формами, предпочитающими повышенное содержание органических веществ. Одновременно наблюдается замещение арктоальпийских видов бореальными и космополитами. Увеличение обилия алкалофильных форм в водоёмах Карелии, как правило, связано с увеличением трофности (Комулайнен и др., 2006). Кроме того, на этих же участках в группировках прикрепленных водорослей отмечено доминирование планктонных синезеленых водорослей, часто вызывающих цветение в водоёмах Европейского Севера. Однако аналогичная динамика в структуре фитоперифитона нами наблюдалась и ранее на исследованных участках, не подвергаемых антропогенному воздействию (Komulaunen, 2002). Поэтому связывать отмеченные изменения только с влиянием оказываемым функционированием форелевых ферм затруднительно. Индексы сапробности в губах изменялись от 0.6 в Уницкой губе до 1.8 в губе Святуха по Сладечку от 2.0 до 2.8 по индексу TDI, что характерно для β-олигосапробной и β-мезосапробной зоны соответственно.

По мнению ряда авторов, видовой состав зоопланктона является одним из консервативных признаков и может сохранять относительную стабильность в условиях эвтрофирования в течение десятилетий (Андроникова, 1996). Анализ полученных нами материалов свидетельствует в пользу этой точки зрения. Общий список организмов зоопланктона, отмеченных за весь период исследований, насчитывает 40 видов: Rotatoria – 16, Cladocera – 16, Calanoida – 4 и Cyclopoida – 4 и является типичным для крупных заливов Онежского озера, отражая общие тенденции изменения планктонной фауны водоёма в последние десятилетия (Куликова, 2007). Из 40 отмеченных видов 19 являются общими для всех исследованных акваторий. К их числу относятся в основном структурообразующие виды. К числу доминирующих видов коловраток (одной из наиболее чувствительных к эвтрофированию групп зоопланктона) относятся *Asplanchna priodonta*, *Kellicottia longispina* и *Polyarthra dolichoptera*, которые являются обычными представителями северного ротаторного планктонного комплекса (Кутикова, 1970). Из индикаторов повышенной трофности в районах размещения форелевых хозяйств можно отметить

Polyarthra luminosa, *Brachionus angularis* и *Euchlanis dilatata*, однако численность их невелика (не более 0.5% от общей). Основу планктонного комплекса ракообразных составляют широко распространенные в больших озерах Карелии представители северной фауны (*Daphnia cristata*, *Bosmina coregoni*, *Eudiaptomus gracilis*), а также ряд эвритопных организмов, отличающихся широкой экологической валентностью (*Bosmina longirostris*, *Chydorus sphaericus*, *Mesocyclops leuckarti*). В составе копепод Уницкой губы и губы Святуха был обнаружен холодноводный стенотермный реликтовый рачок *Limnocalanus grimaldii* var. *macrurus*, который является характерным компонентом пелагиали Онежского озера и индикатором олигосапробных условий (Смирнова, 1975). Из типичных представителей тепловодно-стенотермного комплекса нами был отмечен только один вид *Diaphanosoma brachyurum*.

Анализ количественных показателей зоопланктона показал, что основу биомассы зоопланктона на трех исследованных участках создают ветвистоусые ракообразные (табл. 3). На их долю приходится от 47% в Уницкой губе до 60% в губе Святуха. Копеподы образуют от 16% (Кефтьень губа) до 38% (Уницкая губа). Массовая доля коловраток в Уницкой губе и губе Святуха составляет 12 – 13%, возрастающая до 27% в губе Кефтьень.

Таблица 3

Средние количественные показатели зоопланктона (N – численность, тыс. экз./м³; B – биомасса, г/м³) и макрозообентоса (N – численность, экз./м²; B – биомасса, г/м²) за вегетационный сезон

Группы	Губа Уницкая, 2005 г.		Губа Святуха, 2006 г.		Губа Кефтьень, 2008 г.	
	N	B	N	B	N	B
Зоопланктон						
Rotatoria	5.60	0.12	6.60	0.19	27.10	0.68
Cladocera	5.70	0.41	8.40	0.93	29.30	1.44
Cyclopoida	2.40	0.10	15.20	0.20	18.10	0.38
Calanoida	2.40	0.24	4.90	0.20	0.60	0.05
Nauplii	1.00	0.01	4.40	0.03	1.90	0.01
Всего	17.10	0.88	38.50	1.55	77.00	2.55
Макрозообентос						
Oligochaeta	90.00	0.27	62.00	0.04	18.00	0.07
Amphipoda	10.00	0.07	–	–	–	–
Bivalvia	13.00	0.05	2.00	0.01	–	–
Chironomidae	167.00	0.05	218.00	2.58	215.00	5.06
Другие	17.00	0.01	7.00	0.02	13.00	0.04
Всего	297.00	0.45	289.00	2.65	246.00	5.17

В целом по уровню количественного развития зоопланктона Уницкую губу можно охарактеризовать как β -олиготрофный участок Онежского озера со средним индексом сапробности 1.58, губы Святуха и Кефтьень как α -мезотрофные с индексами сапробности 1.72 и 1.83 соответственно.

Макрозообентос служит удобным объектом для мониторинга пресноводных водоёмов, благодаря способности обитать в самых разных условиях, крупным размерам, приуроченности к конкретному местообитанию и достаточной продолжи-

тельности жизни, которая позволяет его представителям аккумулировать влияющие на водную экосистему вещества (Алимов, 2001). В макрозообентосе заливов главная роль принадлежит хирономидам и олигохетам (см. табл. 3). Фауна хирономид была представлена личинками: *Procladius Skuze*, *Ortocladius pararostratus Tanytarsus gr. gregarius* K., *Cryptochironomus gr. defectus* K. и др. На илах преобладают *Chironomus* sp., *Procladius* sp. и малощетинковые черви. Особый интерес представляют амфиподы *Monoporeia affinis* Lind., которые обнаружены на заиленных глинах и очень чувствительны к снижению содержания растворенного в воде кислорода. В Уницкой губе Онежского озера реликтовые амфиподы *M. affinis* Lind. могут служить индикатором олиготрофии. Общая биомасса макрозообентоса в районе постановки садков в Уницкой губе составила 0.5 г/м², что соответствует по шкале трофности α-олиготрофным водным экосистемам. Губу Сятуха при биомассе бентоса 2.6 г/м² следует характеризовать как β-олиготрофную с чертами α-мезотрофии. Губа Кефтьень с биомассой бентоса 5.17 г/м² и по преобладанию среди хирономид представителей п/с *Chironominae* приобретает черты водоёма с β-мезотрофным статусом.

Ихтиофауна Онежского озера в настоящее время насчитывает 36 видов рыб, относящихся к 15 семействам (Лукин и др., 2008). В Уницкой губе отмечено 16 видов, в губе Сятуха – 10, в губе Кефтьень – 8. По численности и биомассе в районе садковых комплексов доминировали карповые рыбы. Следует отметить, что поступающие биогенные элементы от форелевых хозяйств усиливают процессы эвтрофирования губ, что отрицательно влияет на воспроизводстве обитающих в заливах сиговых видов рыб (сиг, ряпушка).

При выращивании рыбы в форелевых садках основными источниками загрязнения являются корм и продукты метаболизма рыб. Как показали исследования последних лет, лимитирующими факторами загрязнения являются азот и фосфор. В связи с этим сделаны расчеты количества фосфора и азота, поступающих в исследованные водоёмы с форелевых комплексов. Анализ поступления биогенов показал, что суммарная нагрузка по фосфору и азоту в настоящее время при качественных кормах в Уницкой губе не достигает допустимых величин, в губе Сятуха приближается к ним, а в губе Кефтьень их превышает (табл. 4.).

Целесообразно организовать мониторинг на водоёмах с товарным выращиванием радужной форели по ряду базовых гидрохимических параметров среды, а также по количеству и качеству используемых кормов. Все это позволит сохранить водоёмы Карелии с качеством воды, пригодным для водопользователей. Считаем целесообразным сократить производство товарной форели в губе Сятуха до 250 – 300 т/г, в губе Кефтьень – до 200 т/г.

В 2010 г. были определены объёмы выращивания товарной форели, биогенная нагрузка от форелевых ферм – природная, допустимая и опасная для всего Онежского озера. Для Карельской части озера объёмы производства форели равны 9000 – 9500 т, а для всего водоёма – 12000 т. В настоящее время по данным общества форелеводов Республики Карелия на озере выращивается около 7000 т радужной форели, т.е. около 80% от общего объема.

Таблица 4

Объём выращивания форели, биогенная нагрузка (природная, допустимая и опасная) от форелевого хозяйства для разных губ Онежского озера

Показатели	Губа Уницкая	Губа Святуха	Губа Кефтьень
Объём выращивания форели, т/г	600	400	300
Биогенная нагрузка от форелевой фермы, г/м ² г			
Фосфор	0.03	0.09	0.28
Азот	0.28	0.98	2.23
Биогенная нагрузка естественная, г/м ² г			
Фосфор	0.06	0.07	0.31
Азот	2.01	2.31	9.36
Биогенная нагрузка суммарная, г/м ² г			
Фосфор	0.10	0.16	0.59
Азот	2.29	3.30	11.59
Биогенная нагрузка допустимая, г/м ² г			
Фосфор	0.10	0.06	0.06
Азот	1.5	0.90	0.90
Биогенная нагрузка опасная свыше, г/м ² г			
Фосфор	0.20	0.09	0.09
Азот	3.0	1.8	1.8
Удельный вес (%) азота и фосфора форелевой фермы от естественной нагрузки			
Фосфор	35	53	48
Азот	12	23	19
Предлагаемые объёмы выращивания	600	250–300	200

ВЫВОДЫ

1. Качество воды в исследуемых губах Онежского озера отвечает всем требованиям к ее составу для выращивания товарной форели.

2. По уровню количественного развития фито-зоопланктона и макрозообентоса Уницкую губу можно охарактеризовать как олиготрофную, губы Святуха и Кефтьень – как мезотрофные.

3. Суммарная нагрузка по фосфору и азоту в настоящее время для Уницкой губы Онежского озера не превышает критических величин, для губы Святуха приближается к допустимой и для губы Кефтьень их превышает. Полученные данные позволили определить оптимальные объёмы выращивания товарной форели: в Уницкой губе – 600 т, в губе Святуха – 250 – 300 т и губе Кефтьень – 200 т.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абакумов В. А. Контроль качества вод по гидрологическим показателям в системе гидробиологической службе СССР // Научные основы в системе контроля качества поверхностных вод / под ред. М. Б. Ивановой. Л. : Гидрометеиздат, 1977. С. 93 – 99.

Алимов А. Ф. Элементы теории функционирования водных экосистем / под ред. М. Б. Ивановой. СПб. : Наука. С.-Петербург. отд-ние, 2001. 147 с.

Андроникова И. Н. Структурно-функциональная организация зоопланктона озерных экосистем разных трофических типов. СПб. : Наука. С.-Петербург. отд-ние, 1996. 189 с.

Государственный доклад о состоянии окружающей среды Республики Карелия в 2009 году. Петрозаводск : Карелия. 2010. 296 с.

Китаев С. П. Основы лимнологии для гидробиологов и ихтиологов / под ред. Л. В. Карabanовой. Петрозаводск : Изд-во КарНЦ РАН, 2007. 395 с.

СОСТОЯНИЕ ЗАЛИВОВ ОНЕЖСКОГО ОЗЕРА

- Китаев С. П., Ильмаст Н. В., Стерлигова О. П.* Методы оценки биогенной нагрузки от форелевых ферм на водные экосистемы. Петрозаводск : Изд-во КарНЦ РАН, 2006. 40 с.
- Комулайнен С. Ф.* Методические рекомендации по изучению фитоперифитона в малых реках. Петрозаводск : Изд-во КарНЦ РАН, 2003. 43 с.
- Комулайнен С. Ф., Чекрыжева Т. А., Вислянская И. Г.* Альгофлора озер и рек Карелии. Таксономический состав и экология. Петрозаводск : Изд-во КарНЦ РАН, 2006. 78 с.
- Куликова Т. П.* Зоопланктон водных объектов бассейна Онежского озера / под ред. А. А. Лукина. Петрозаводск : Изд-во КарНЦ РАН, 2007. 223 с.
- Кутикова Л. А.* Коловратки фауны СССР (Rotatoria) / под ред. Б. Е. Быховского. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1970. 744 с.
- Лукин А. А., Ивантер Д. Э., Шарова Ю. Н., Щуров И. Л., Широков В. А., Полякова Т. Н., Рябинкин А. В., Бабий А. А., Горбачев С. А., Решетников Ю. С., Сярки М. Т., Теканова Е. В., Тимакова Т. М., Глибко О. Я., Гайда Р. В.* Биоресурсы Онежского озера / под ред. В. И. Кухарева, А. А. Лукина. Петрозаводск : Изд-во КарНЦ РАН, 2008. 273 с.
- Макрушин А. В.* Биологический анализ качества вод. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1974. 60 с.
- Методика изучения донной фауны и экологии донных беспозвоночных // Жизнь пресных вод СССР. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1956. Т. 4, ч. 1. С. 279 – 382.
- Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях. Л. : ГосНИОРХ, 1984. 19 с.
- Морозов А. К.* Химический состав воды // Современное состояние водных объектов Республики Карелия / под ред. Н. Н. Филатова, Т. П. Куликовой, П. А. Лозовика. Петрозаводск : Изд-во КарНЦ РАН, 1998. С.161 – 162.
- Определитель пресноводных беспозвоночных Европейской части СССР. Л. : Гидрометеиздат, 1977. 510 с.
- Правдин И. Ф.* Руководство по изучению рыб / под ред. П. А. Дрягина, В. В. Покровского. М. : Наука, 1966. 376 с.
- Руководство по методам гидробиологического анализа поверхностных вод и донных отложений. Л. : Гидрометиздат, 1983. 50 с.
- Рундина Л. А.* Зигнемовые водоросли России (Chlorophyta: Zygnematomphyceae, Zygnematales) / под ред. К. Л. Виноградовой. СПб. : Наука. С.-Петербург. отд-ние, 1998. 351 с.
- Рыжков Л. П.* Садковая аквакультура – программа действий // Садковое рыбоводство. Технология выращивания. Кормление рыб и сохранение их здоровья : материалы науч. конф. / под ред. Т. А. Каракан. Петрозаводск : Изд-во Петрозавод. гос. ун-та, 2008. С. 3 – 6.
- Смирнова Т. С.* Зоопланктон литоральной зоны Онежского озера // Литоральная зона Онежского озера / под ред. И. И. Николаева. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1975. С. 145 – 159.
- Хазов А. Р.* Анализ гидробиологических данных и его программная реализация / под ред. Л. В. Кабановой. Петрозаводск : Изд-во КарНЦ РАН, 2000. 154 с.
- Хендерсон-Селлерс Б., Маркленд Х.* Умирающие озера. (Причины и контроль антропогенного эвтрофирования) / пер. с англ. под. ред. К. Я. Кондратьева, Н. Н. Филатова. Л. : Гидрометеиздат. 1990. 279 с.
- Kelly M. G., Whitton B. A.* The trophic Diatom index: a new index for monitoring eutrophication in rivers // J. of Applied Phycology. 1995. Vol. 7. P. 433 – 444.
- Komulainen S.* Use of periphyton for monitoring in rivers in Northwest Russia // J. of Applied Phycology. 2002. Vol. 14. P. 57 – 62.
- Sladeczek V.* Diatom as indicators of organic pollution // Acta Hydrochim. Hydrobiol. 1986. Vol. 14. P. 555 – 566.