



СОДЕРЖАНИЕ

Генкал С. И. К морфологии, таксономии, экологии и распространению <i>Cyclo- tella vorticosa</i> (Bacillariophyta)	243
Кулаков Д. В., Крылов А. В., Папченков В. Г., Цветков А. И. Влияние уро- вненного режима и численности колонии водных птиц на зоопланктон литоральной зоны Рыбинского водохранилища	252
Назарова А. Ф., Гурьев И. П., Машуров А. М., Орлов В. Н. Популяционная структура, полиморфизм и иммунофилогенез 10 пород лошадей Европы и Азии	262
Окулова Н. М., Калинин Е. В., Миронова Т. А., Сапельников С. Ф., Его- ров С. В., Майорова А. Д., Власов А. А., Мутных Е. С. К экологии полевой мыши (<i>Apodemus agrarius</i> Pall.) в лесостепном Черноземье. III. Состав популяции и размно- жение	268
Опарин М. Л., Опарина О. С., Кондратенков И. А., Мамаев А. Б., Писку- нов В. В. Факторы, обуславливающие многолетнюю динамику численности Заволж- ской популяции дрофы (<i>Otis tarda</i> L.)	278
Подшивалина В. Н. Особенности биологии и распространения <i>Holopedium gib- berum</i> Zaddach (Crustacea, Cladocera) на территории зоны южной тайги Низменного За- волжья	295
Седалищев В. Т., Однокурцев В. А. К экологии американской норки (<i>Neovison vison</i> Schreber, 1777) Южной Якутии	302
Семенова И. Н., Ильбулова Г. Р., Суюндуков Я. Т. Функциональная актив- ность микробных сообществ чернозёмов Башкирского Зауралья в условиях техноген- ного загрязнения	311
Степанова Н. Ю., Ахметшина А. Д., Латыпова В. З. Сравнение чувстви- тельности тест-объектов при токсикологической оценке донных отложений, загрязненных нефтью разного происхождения	319
Тилаки Хасем Али Дианати, Бехтари Бехзад, Ализаде Мохаммед Али, Джа- фари Али Ашраф. Влияние предпосевной обработки семян на их прорастание, на- чальный рост проростков, урожай и качество продукции зелёной массы у овсяницы тростниковой (<i>Festuca arundinacea</i> Schreb.)	326
Хицова Л. Н., Силина А. Е., Мелашенко М. В. Таксономический состав и тро- фическая структура донных зооценозов пойменных водоёмов в местах обитания боб- ра в Усманском бору	336
Яковлев В. А., Ахметзянова Н. Ш., Яковлева А. В. Сообщества макробеспоз- воночных различных типов биотопов прибрежных мелководий Волжского плёса Куй- бышевского водохранилища	347

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

Бухарин О. В., Немцева Н. В., Яценко-Степанова Т. Н. Ассоциативный симбиоз гидробионтов и его значение в определении экологического состояния во- доёмов	356
--	-----



CONTENTS

Genkal S. I. On the morphology, taxonomy, ecology and distribution of *Cyclotella vorticosa* (Bacillariophyta) 243

Kulakov D. V., Krylov A. V., Papchenkov V. G., and Tsvetkov A. I. Influence of the water level regime and aquatic bird colony size on the intertidal zone zooplankton in the Rybinsk reservoir 252

Nazarova A. F., Guriev I. P., Mashurov A. M., and Orlov V. N. Population structure, polymorphism and immunophylogenesis of 10 horse breeds of Europe and Asia 262

Okulova N. M., Kalinkina E. V., Mironova T. A., Sapelnikov S. F., Yegorov S. V., Majorova A. D., Vlasov A. A., and Mutnykh E. S. On the ecology of the field mouse (*Apodemus agrarius* Pall.) in the forest-steppe Chernozem region. III. Population composition and reproduction 268

Oparin M. L., Oparina O. S., Kondratenkov I. A., Mamayev A. B., and Piskunov V. V. Factors causing the long-term dynamics of the numbers of Trans-Volga bustard population (*Otis tarda* L.) 278

Podshivalina V. N. *Holopedium gibberum* Zaddach (Crustacea, Cladocera) biology and spreading features on the Nizmennoe Trans-Volga region in the Southern Taiga zone 295

Sedalischev V. T. and Odnokurtsev V. A. On the ecology of American mink (*Neovision vison* Schreber, 1777) in Southern Yakutia 302

Semenova I. N., Ilbulova G. R., and Sujundukov J. T. Functional activity of microbial communities of chernozems of the Bashkirian Trans-Ural region under technogenic pollution 311

Stepanova N. Yu., Akhmetshina A. D., and Latypova V. Z. Test-organism sensitivity comparison in toxicological evaluation of bottom sediments polluted with oil of various origin 319

Tilaki Ghasem Ali Dianati, Behtari Behzad, Alizadeh Mohammad Ali, and Jafari Ali Ashraf. Effect of seed priming on the germination, seedling emergence, yield and quality of forage production in tall fescue (*Festuca arundinacea* Schreb) 326

Khitsova L. N., Silina A. E., and Melashenko M. V. Taxonomic composition and trophic structure of the bottom zoocenoses of inundated reservoirs in beaver habitats in the Usman Pine forest 336

Yakoblev V. A., Akhmetzianova N. Sh., and Yakonleva A. V. Macroinvertebrate communities in different types of shallow water biotopes of the Volzhsk reach of the Kuybyshev water reservoir (Russia) 347

SHORT COMMUNICATIONS

Bukharin O. V., Nemtsev N. V., and Yatsenko-Stepanova T. N. Associative symbiosis of hydrobionts and its significance in evaluation of epy ecological status of reservoirs 356

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

**К МОРФОЛОГИИ, ТАКСОНОМИИ, ЭКОЛОГИИ
И РАСПРОСТРАНЕНИЮ *CYCLOTELLA VORTICOSA*
(BACILLARIOPHYTA)**

С. И. Генкал

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

Поступила в редакцию 18.05.10 г.

К морфологии, таксономии, экологии и распространению *Cyclotella vorticos* (Bacillariophyta). – Генкал С. И. – На основании изучения фитопланктона из водоёмов Северо-Запада России и Западной Сибири рассматриваются особенности морфологии створки *Cyclotella vorticos*. Показано, что этот вид проявляет широкую изменчивость диагностических признаков (форма створки и ее диаметр, число штрихов в 10 мкм, число и расположение центральных, краевых и двугубого выростов, количество и расположение шипов и гранул), имеет более широкий ареал и развивается в олиготрофных-мезотрофных водоёмах в течение весеннего, летнего и осеннего периодов. Показаны сходство и различие с близкими по морфологии видами и конспецифичность *C. vorticos* с *C. schumannii*. На основе собственных и литературных данных приводится расширенный диагноз *C. schumannii* с переводом *C. vorticos* в синонимы к последнему.

Ключевые слова: фитопланктон, Bacillariophyta, *Cyclotella vorticos*, *Cyclotella schumannii*, морфология, экология, распространение.

On the morphology, taxonomy, ecology and distribution of *Cyclotella vorticos* (Bacillariophyta). – Genkal S. I. – The valve morphology of *Cyclotella vorticos* is considered on the basis of our phytoplankton studies on several reservoirs in the North-Western Russia and Western Siberia. The species is shown to have a wide variability of diagnostic features (valve diameter, the number of stria per 10 µm, the number and location of central and marginal fulcra and rimoportula, the number and location of spines and granules), a wider habitat, and to develop in oligotrophic–mesotrophic waterbodies during the spring, summer and autumn periods. Similarities and distinctions between morphologically similar species and the conspecificity of *C. vorticos* and *C. schumannii* are shown. On the basis of our own and literature data, an extended diagnosis of *C. schumannii* is presented, and *C. vorticos* is referred to the synonymy of the latter.

Key words: phytoplankton, Bacillariophyta, *Cyclotella vorticos*, *Cyclotella schumannii*, morphology, ecology, distribution.

ВВЕДЕНИЕ

C. vorticos A. Berg была описана по результатам изучения шведских озёр, и в соответствии с кратким диагнозом диаметр створки у этого вида варьирует от 16 до 25 мкм, число штрихов в 10 мкм составляет 12 (Cleve-Euler, 1951). Согласно немногочисленным публикациям, в России этот вид встречается в водоёмах и водотоках Северо-Запада России: озёрах Ладожское, Онежское, Красное и р. Лижма (Карелия) (Давыдова 1969; Вишневская и др., 1967; Давыдова, Петрова, 1968; Ко-мулайнен и др., 2006). Недавно *C. vorticos* была обнаружена в оз. Баунт (Восточная Сибирь) (Генкал, Бондаренко, 2011). Ряд работ, посвященных электронно-мик-

роскопическому изучению этого вида, позволил уточнить некоторые морфологические особенности *C. vorticosa* (Козыренко и др., 1992; Генкал, 1994; Генкал, Бондаренко, 2011).

Цель исследования – на основе изучения новых материалов выявить изменчивость морфологических признаков у *C. vorticosa*, расширить представления по экологии и распространению этого вида на основе оригинальных и литературных данных и уточнить его систематическое положение.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для наших исследований послужили сборы фитопланктона из озёр Карелии, расположенных между 61° и 67° с. ш., относящихся к бассейнам Белого (Паанаярви, Кенто, Койвас) и Балтийского (Ведлозеро, Пертозеро, Пряжинское, Сямозеро, Крошнозеро, Святозеро) морей, а также Ладожское и Онежское озёра, озёра Ужин (Новгородская область) и Делингдэ (Западная Сибирь, бассейн р. Енисей), р. Нева и Невская губа. Пробы фитопланктона были отобраны в 1974–2005 гг. в течение вегетационного периода. Освобождение клеток от органической части проводили методом холодного сжигания (Балонов, 1975). Препараты водорослей исследовали с помощью сканирующего электронного микроскопа (JSM-25S).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В исследованных выборках встречались как круглые, так и овальные створки, и их диаметр варьировал в значительно большей степени в сторону максимальных значений, чем указывается в описании и литературных источниках (табл. 1, рис. 1–3).

Таблица 1

Изменчивость морфологических признаков у *Cyclotella vorticosa*
по данным наших исследований

Водоём	Диаметр створки, мкм	Ширина краевой зоны, радиуса	Число штрихов в 10 мкм	Число центральных выростов	Расположение краевых выростов на межальвеолярных перегородках	Наличие шипов
Ладожское озеро	21.4–45.7	0.45–0.62	12–16	7–9	На каждой – третьей	+
Онежское озеро	24.4–71	0.43–0.65	9–13	5	На каждой – третьей	+
Невская губа	31.1–68.8	0.46–0.64	10–14	6–12	На каждой – четвертой	+
Пертозеро	13.1–17.7	0.52–0.69	11–16	1–6	На второй – шестой	+
Паанаярви	16.3–35.7	0.42–0.48	12–14	2	На второй – четвертой	+
Ведлозеро	19.2–37.1	0.4	12–13	0–4	На второй – четвертой	+
Пряжинское	19.3–38.5	0.38–0.44	11–12	2–7	На второй – седьмой	–
Ужин	18–42.8	0.45–0.76	11–14	1–5	На второй – девятой	±
Делингдэ	12.7–37.7	0.38–0.55	11–16	0–8	На каждой – шестой	±

Лицевая часть створки гладкая или бугорчатая (см. рис. 1). Отношение максимального значения диаметра створки (71) к минимальному (12) (см. табл. 1, 2) составляет 5.9 и значительно превышает таковое для многих представителей рода *Cyclotella*, но вместе с тем целый ряд крупноклеточных видов этого рода имеет

близкие значения: *C. baicalensis* Skvortzow, *C. minuta*, *C. meneghiniana* Kützing, *C. striata* (Krammer, Lange-Bertalot, 1991; Козыренко и др., 1992). Ширина краевой зоны в нашем материале составляет 0.38 – 0.76 (см. табл. 1) и совпадает с опубликованными данными (см. табл. 2). Минимальные значения числа штрихов в 10 мкм в исследованных выборках отличаются в меньшую сторону от известных значений (см. табл. 1, 2), а максимальные значения этого признака (16, см. табл. 1) меньше приведённых в литературе (20, Козыренко и др., 1992). При этом наблюдается определенная закономерность – с увеличением диаметра створки число штрихов в 10 мкм уменьшается (рис. 4). Аналогичная ситуация имеет место и среди других отдельных представителей рода *Cyclotella*: *C. baicalensis* (Genkal, Popovskaya, 2004), *C. hispanica* Kiss, Hegewald et Acs (Kiss et al., 2002), *C. ocellata* Pantocsek (Kiss et al., 1996, 1999) и характерна для рода в целом (Генкал, 1983). Штрихи в нашем материале на створке состояли из двух – трёх рядов ареол, на загибе створки – из трёх – пяти (рис. 5, 4 – 6), что соответствует литературным данным (Козыренко и др., 1992; Генкал, 1994). Число центральных выростов с двумя опорами в исследованных выборках варьирует в значительно большем диапазоне (см. рис. 2, 3; табл. 1), чем известно из немногочисленных литературных источников (см. табл. 2). При этом наблюдается определенная зависимость – с увеличением диаметра створки увеличивается и число центральных выростов (см. рис. 4). Аналогичная зависимость наблюдается и среди других представителей центрических

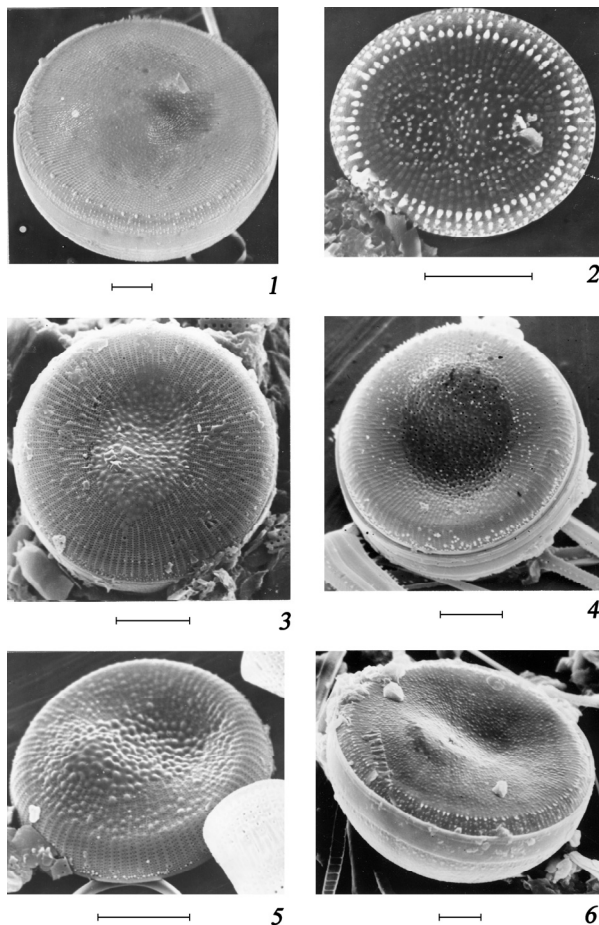


Рис. 1. Электронные микрофотографии *Cyclotella vorticosa* (СЭМ): 1, 4 – Онежское озеро; 2 – Делингдэ; 3 – Святозеро; 5 – Пряжинское; 6 – Невская губа. 1 – 6 – створки с наружной поверхности (вариации формы, расположения шипов и гранул). Масштаб, мкм: 1 – 6 – 10

диатомовых водорослей (Генкал, 1992; Kiss et al., 1996, 1999, 2002; Smucker et al., 2008). Краевые выросты имеют по 2 опоры, расположенные тангентально, и находятся на каждой – девятой межальвеолярной перегородке (см. рис. 5, 1 – 3; табл. 1). На границе лицевой части створки с ее загибом и на последнем имеются небольшие конические шипы и гранулы (см. рис. 1, 1 – 4, 6), редко шипы отсутствуют (см. рис. 1, 5). В прикраевой зоне имеется один двугубый вырост (см. рис. 2, 3; 5, 2, 3), с внутренней поверхности его щель ориентирована радиально (см. рис. 2, 2, 5; 3, 3, 4; 5, 2, 3), реже – под углом (см. рис. 2, 3, 6; 3, 1, 2, 5) или тангентально (см. рис. 2, 4). С наружной поверхности двугубый вырост имеет вид отверстия, расположенного на укороченном штрихе (см. рис. 5, 4).

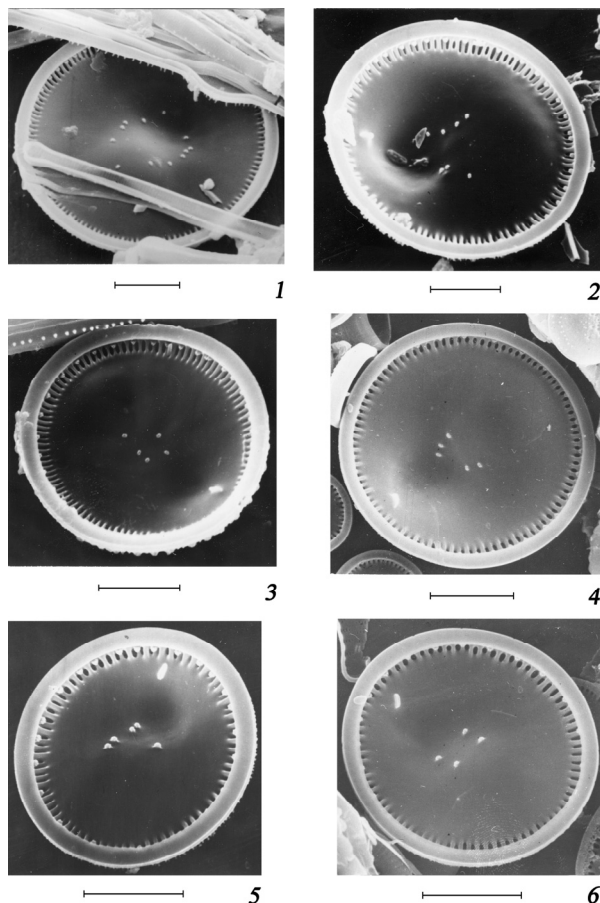


Рис. 2. Электронные микрофотографии *Cyclotella vorticosa* (СЭМ): 1 – Невская губа; 2, 5 – Пряжинское; 3 – Онежское озеро; 4, 6 – Ужин. 1 – 6 – створки с внутренней поверхности (вариации числа и расположения центральных и краевых выростов, ориентации двугубого выроста). Масштаб, мкм: 1 – 6 – 10

относящихся к мезотрофным – Сямозеро (Современное..., 1998), Делингдэ (Щур, 2006), и вегетирует весной, летом и осенью.

C. vorticosa имеет сходство с целым рядом видов рода *Cyclotella* как по общему абрису створки с наружной и внутренней поверхности, так и целому ряду ос-

шие конические шипы и гранулы (см. рис. 1, 1 – 4, 6), редко шипы отсутствуют (см. рис. 1, 5). В прикраевой зоне имеется один двугубый вырост (см. рис. 2, 3; 5, 2, 3), с внутренней поверхности его щель ориентирована радиально (см. рис. 2, 2, 5; 3, 3, 4; 5, 2, 3), реже – под углом (см. рис. 2, 3, 6; 3, 1, 2, 5) или тангентально (см. рис. 2, 4). С наружной поверхности двугубый вырост имеет вид отверстия, расположенного на укороченном штрихе (см. рис. 5, 4).

Согласно литературным данным, ареал *C. vorticosa* ограничен водоёмами Северо-Запада России (Давыдова, 1965; Вишневецкая и др., 1967; Давыдова, Петрова, 1968; Козыренко и др., 1992; Генкал, 1994; Комулайнен и др., 2002), однако наши исследования показали, что он значительно шире и охватывает Восточную (Генкал, Бондаренко, 2011) и Западную Сибирь (оз. Делингдэ). Вид предпочитает олиготрофные и дистрофные озёра (Козыренко и др., 1992). По нашим данным, вид обильно развивается и в водоёмах,

новых диагностических количественных признаков (табл. 3). Вместе с тем *C. vorticosa* отличается от указанных в табл. 3 видов по отдельным признакам. *C. minuta* имеет утолщенные межальвеолярные перегородки (Поповская и др., 2002, табл. 28). У *C. striata* и *C. bal-tica* двугубый вырост располагается в кольце краевых выростов (Håkansson, 2002, figs. 365, 378). Створки *C. michiganiana* имеют меньший диаметр и большее число штрихов в 10 мкм (Skvortzow, 1937; Kling, Håkansson, 1988). У *C. strelnikovae* преобладают створки другой формы – ромбовидно-эллиптические (Генкал, Ярушина, 2004). Наибольшее сходство *C. vorticosa* имеет с *C. schumannii*. По данным Н Håkansson (2002), у *C. schumannii* краевые выросты имеют по три опоры и согласно этому признаку мы рассматривали *C. vorticosa* и *C. schumannii* в качестве самостоятельных таксонов. Недавно было показано, что на самом деле у *C. schumannii* эти выросты имеют по две опоры (Houk et al., 2010). В этом случае по количественным признакам, морфологии наружной и внутренней поверхности створки *C. vorticosa* имеют наибольшее сходство с *C. schumannii* (Houk et al., 2010, Tab. 186, Figs. 1 – 7) и конспецифична с последним видом. По данным V. Houk с соавторами (Houk et al., 2010), вид обитает в олиготрофных субарктических озёрах и зафиксирован в Финляндии.

Наши исследования позволили уточнить наши представления по морфологической изменчивости, экологии и распространению *C. vorticosa*, уточнить система-

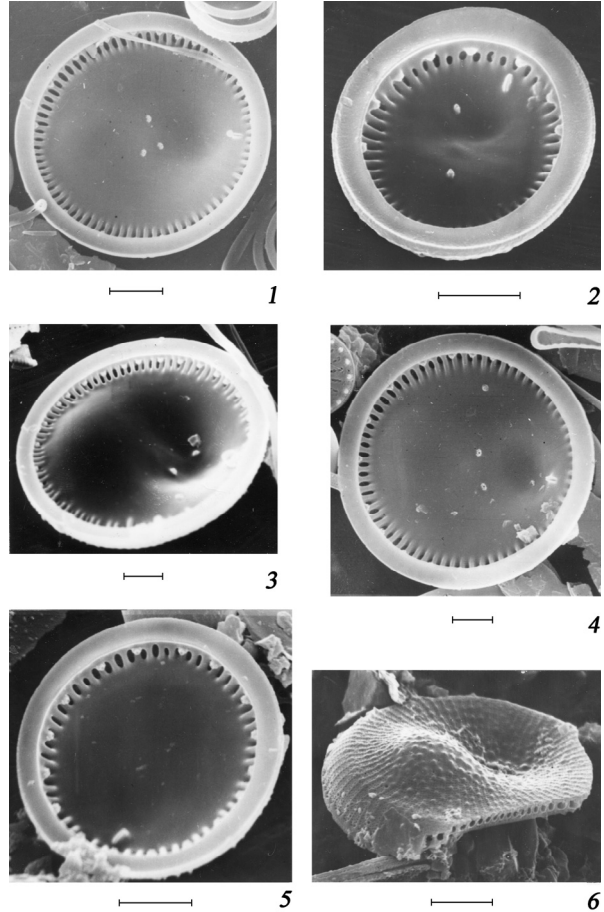


Рис. 3. Электронные микрофотографии *Cyclotella vorticosa* (СЭМ): 1, 4 – Ужин; 2 – Пока-Ярви; 3 – Пряжинское; 5 – Ведлозеро; 6 – Пертозеро. 1 – 5 – створки с внутренней поверхности (вариации числа и расположения центральных, краевых и двугубого выростов); 6 – створка с наружной поверхности (на разломе строение альвеолярных штрихов). Масштаб, мкм: 1 – 6 – 5

тическое положение этого вида и расширить диагноз *C. schumannii* на основе наших и литературных данных.

Таблица 2

Изменчивость морфологических признаков у *Cyclotella vorticosa* по литературным данным

Диаметр створки	Ширина краевой зоны по отношению к радиусу створки	Число штрихов в 10 мкм	Число центральных выростов	Расположение краевых выростов	Источник
16 – 25	–	12	–	–	Cleve Euler, 1951
16 – 45	0.5 – 0.75	12 – 20	3 – 5	–	Козыренко и др., 1992
12 – 44	0.3 – 0.7	11 – 14	1 – 5	На каждой – восьмой межальвеолярной перегородке	Генкал, 1994
10 – 48.9	0.4 – 0.6	11 – 18	1 – 4	На второй – седьмой межальвеолярной перегородке	Генкал, Бондаренко, 2011

Cyclotella schumannii (Grunow) Håkansson emend. Genkal – *C. schumannii* (Grunow) (Håkansson 1990; p. 267, figs 28 – 31).

Basionym: *Cyclotella kuetzingiana* var. ? *schumannii* Grunow 1878: p. 127.

Synonyms: *Cyclotella vorticosa* A. Berg (Козыренко и др., 1992; Генкал, 1994; Генкал, Бондаренко, 2011; Cleve-Euler, 1951).

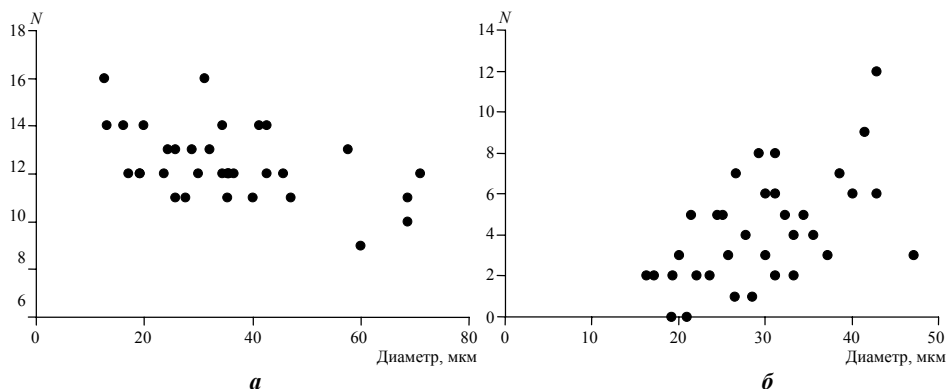


Рис. 4. Зависимость между диаметром створки и числом штрихов в 10 мкм (а) и числом центральных выростов (б)

Панцирь низкоцилиндрический, с вставочными ободками. Створки круглые или эллиптические, с тангентально-волнистой центральной частью, 12 – 71 мкм в диаметре. Лицевая часть створки гладкая или бугорчатая. Периферическая зона шириной 0.30 – 0.76 радиуса створки. Штрихов 9 – 20 в 10 мкм, некоторые из них укорочены и 1 из них заканчивается наружным отверстием двугубого выроста. Штрихи сложные, 2 – 3-рядные: боковые ряды из крупных, равномерно расположенных и противостоящих друг другу пор, средний – из мелких, прерывисто расположенных и часто попарно сближенных пор. На загибе створки штрихи 3 – 5-рядные. Альвеолы простые, узкие, межальвеолярные перегородки различны по высоте. Двугубый вырост располагается в прикраевой зоне, щель ориенти-

рована радиально, реже – под углом или тангентально. Краевые выросты с 2 опорами расположены неравномерно на каждой – девятой межальвеолярной перегородке. Центральная часть створки эллиптическая, с неровным краем. В центре 1–12 центральных выростов с 2 опорами, иногда они отсутствуют. На границе лицевой части створки с ее загибом небольшие конические шипы и гранулы, расположенные неравномерно, иногда гранулы имеются и на самом загибе створки. Аукоспоры имеются (см. рис. 1–3, 5).

Пресноводный планктонный вид, предпочитает олиготрофные-мезотрофные озёра. Развивается в течение всего вегетационного периода.

Распространение в России: озёра Ладожское, Онежское, Красное (Северо-Запад России), Пертозеро, Паанаярви, Кейто, Койвас, Сямозеро, Крошнозеро, Святозеро, Ведлозеро, Пряжинское (Карелия), Ужин (Новгородская область), Делингдэ (Западная Сибирь), Баунт (Восточная Сибирь), р. Нева, Невская губа.

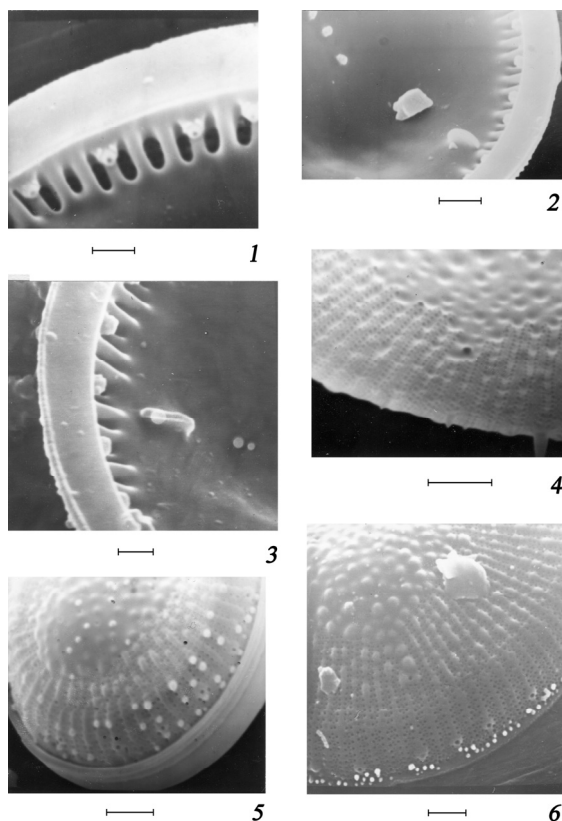


Рис. 5. Электронные микрофотографии *Cyclotella vorticosa* (СЭМ): 1–3, 6 – Пряжинское; 4 – Ладожское; 5 – Делингдэ. 1 – краевые выросты с внутренней поверхности; 2, 3 – двугубый вырост с внутренней поверхности; 4 – наружная часть двугубого выроста; 5, 6 – штрихи и краевые выросты с наружной поверхности. Масштаб, мкм: 1, 3–1; 2, 4–6–2

Таблица 3

Изменчивость морфологических признаков у представителей рода *Cyclotella* сходных с *C. vorticosa*

Вид	Диаметр створки, мкм	Число штрихов, 10 мкм	Рядность штриха на загибе створки	Число центральных выростов	Расположение краевых выростов на межальвеолярных перегородках	Наличие шипов	Источник
1	2	3	4	5	6	7	8
<i>C. minuta</i> (Skvortzov) Antipova	7–60	9–14	3	1–30	На каждой пятой	+	Поповская и др., 2002

Окончание табл. 3

1	2	3	4	5	6	7	8
<i>C. striata</i> (Kütz- ing) Grunow	(20)25– 67	8–10	3 и >	0	На третьей – четвертой	+	Håkansson, 2002
<i>C. striata</i>	до 80	8– 10(12)	3–4	Несколько	На второй – пятой	+	Козыренко и др., 1992
<i>C. baltica</i> (Grunow) Håkansson	11–45	9–12	–	1– несколько	На второй – четвертой	Отсутст- вуют	Håkansson, 2002
<i>C. michiganiana</i> Skvortzow	5–20.4	15–18	–	–	–	–	Skvortzow, 1937
	5–13.5	–	–	5–14	На пятой – девятой	–	Kling, Håkan- sson, 1988
<i>C. strelnikovae</i> Gen- kal et Yarushina	14–48	12–16	3–4	0–7	На второй – восьмой	+	Генкал, Яру- шина, 2004
<i>C. schumannii</i> (Gru- now) Håkansson	8–40	15–18	–	1–5	На второй – третьей (четвертой)	Отсутст- вуют	Håkansson, 2002
	8–40	14–18	–	1–8(10)	На второй – третьей (четвертой)	Отсутст- вуют	Houk et al., 2010

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изучение популяций *C. vorticoso* из водоёмов Северо-Запада и Западной Сибири показало, что этот вид имеет более широкие диапазоны изменчивости морфологических диагностических признаков (форма створки и ее диаметр, число штрихов в 10 мкм, число и расположение центральных, краевых, двугубого выростов, количество и расположение шипов и гранул). Изменчивость числа штрихов и центральных выростов подчиняется определенным закономерностям, характерным для других представителей этого рода. *C. vorticoso* имеет более широкий ареал в России и развивается в олиготрофных-мезотрофных водоёмах в течение всего вегетационного периода. По количественным и качественным признакам *C. vorticoso* имеет наибольшее сходство с *C. schumannii*, конспецифична с последним видом и относится к его синониму.

Выражаем благодарность своим коллегам Е. В. Авинской, И. С. Трифионовой, Т. А. Чекрыжевой, Л. А. Щур.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Балонов И. М. Подготовка диатомовых и золотистых водорослей к электронной микроскопии // Методика изучения биогеоценозов внутренних водоёмов. М. : Наука, 1975. С. 87 – 90.
- Вишневецкая Е. М., Давыдова Н. Н. История озера Красного (Карельский перешеек) по данным диатомового анализа // История озёр Северо-Запада : материалы I симп. по истории озёр Северо-Запада СССР / Геогр. о-во СССР. Л., 1967. С. 161 – 185.
- Генкал С. И. Закономерности изменчивости основных структурных элементов панциря у диатомовых водорослей рода *Cyclotella* Kütz // Биол. внутр. вод. 1983. № 61. С. 14 – 16.
- Генкал С. И. Атлас диатомовых водорослей планктона реки Волги. СПб. : Гидрометеоиздат, 1992. 128 с.
- Генкал С. И. Морфологические особенности панциря *Cyclotella vorticoso* (Bacillariophyta) // Биол. внутр. вод. 1994. № 96. С. 7 – 9.
- Генкал С. И., Бондаренко Н. А. Интересная находка *Cyclotella vorticoso* (Bacillariophyta) в Восточной Сибири // Новости систематики низших растений. 2011. Т. 45. С. 27 – 31.

Генкал С. И., Ярушина М. И. Новый вид *Cyclotella* (Bacillariophyta) из озёр Полярного Урала // Бот. журн. 2004. Т. 89, № 9. С. 1497 – 1502.

Давыдова Н.Н. Диатомовый анализ голоценовых отложений Онежского озера // Предварительные результаты работ Комплексной экспедиции по исследованию Онежского озера. Петрозаводск : Карелия, 1969. Вып. 4. С. 130 – 134.

Давыдова Н. Н., Петрова Н. А. Эколого-систематическая характеристика водорослей Ладожского озера // Тр. лаборатории озероведения ЛГУ. 1968. Т. 21. С. 175 – 199.

Козыренко Т. Ф., Логинова Л. П., Генкал С. И., Хурсевич Г. К., Шешукова-Порецкая В. С. Род *Cyclotella* Kütz. // Диатомовые водоросли СССР (ископаемые и современные). СПб. : Наука. С.-Петербург. отд-ние, 1992. Т. II, вып. 2. С. 24 – 47.

Комулайнен С. Ф., Чекрыжева Т. А., Вислянская И. Г. Альгофлора озёр и рек Карелии. Таксономический состав и экология / Карельск. науч. центр РАН. Петрозаводск, 2006. 81 с.

Поповская Г. И., Генкал С. И., Лихошвай Е. В. Диатомовые водоросли планктона озера Байкал : атлас-определитель. Новосибирск : Наука. Сиб. отд-ние, 2002. 168 с.

Современное состояние водных объектов республики Карелия / Карельск. науч. центр РАН. Петрозаводск, 1998. 188 с.

Щур Л. А. Современное состояние фитопланктона и микрофитобентоса северных водоемов Красноярского края // Изв. Самар. науч. центра РАН. 2006. Т. 8, № 1, вып. 5. С. 163 – 175.

Genkal S. I., Popovskaya G. I. Morphological variability and taxonomy of the Baikal endemics from the genus *Cyclotella* Kütz. (Bacillariophyta) // Intern. J. Algae. 2004. Vol. 6, № 2. P. 101 – 115.

Grunow A. Algen und diatomeen aus dem Kaspischen Meer // Naturwissenschaftliche Beiträge zur Kenntnis der Kaukasusländer. 1878. S. 98 – 132.

Cleve-Euler A. Die diatomeen von Schweden und Finland // Kungl. Svenska Vetenskapsakademien Handlingar. Stockholm : Almqvist and Wiksell, 1951. Bd 2, № 1. S. 1 – 163.

Håkansson H. A comparison of *Cyclotella krammeri* sp.nov. and *C.schmumannii* Håkansson stat. nov. with similar species // Diatom Research. 1990. Vol. 5, № 2. P. 261 – 271.

Håkansson H. A compilation and evaluation of species in the general *Stephanodiscus*, *Cyclostephanos* and *Cyclotella* with a new genus in the family Stephanodiscaceae // Diatom Research. 2002. Vol. 17, № 1. P. 1 – 139.

Houk V., Klee R., Tanaka H. Atlas of freshwater centric diatoms with a brief key and descriptions. Part III. Stephanodiscaceae A. *Cyclotella*, *Tertiarius*, *Discostella* // Fottea. 2010. Vol. 10, Suppl. P. 1 – 498.

Kiss K. T., Rojo C., Cobelas M. A. Morphological variability of a *Cyclotella ocellata* (Bacillariophyceae) population in the Lake Las Madres (Spain) // Algological Studies. 1996. № 82. P. 37 – 55.

Kiss K. T., Klee R., Hegewald E. Reinvestigation of the original material of *Cyclotella ocellata* Pantocsek (Bacillariophyceae) // Algological Studies. 1999. № 93. P. 39 – 53.

Kiss K. T., Hegewald E., Acs E. *Cyclotella hispanica* a new dimorphic centric diatom species (Bacillariophyceae) // Algological Studies. 2002. № 106. P. 1 – 16.

Kling H., Håkansson H. A light and electron microscope study of *Cyclotella* species (Bacillariophyceae) from central and Northern Canadian Lakes // Diatom Research. 1988. Vol. 3, № 1. P. 55 – 82.

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

Skvortzow B. W. Diatoms from Lake Michigan. 1 // American Midland Naturalist. 1937. № 18. P. 652 – 658.

Smucker N. J., Edlund M. B., Vis M. L. The distribution, morphology, and ecology of a non-native species, *Thalassiosira lacustris* (Bacillariophyceae), from benthic stream habitats in North America // Nova Hedwigia. 2008. Vol. 87, № 1-2. P. 201 – 220.

**ВЛИЯНИЕ УРОВЕННОГО РЕЖИМА
И ЧИСЛЕННОСТИ КОЛОНИИ ВОДНЫХ ПТИЦ
НА ЗООПЛАНКТОН ЛИТОРАЛЬНОЙ ЗОНЫ
РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА**

Д. В. Кулаков, А. В. Крылов, В. Г. Папченков, А. И. Цветков

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

Поступила в редакцию 16.06.09 г.

Влияние уровня режима и численности колонии водных птиц на зоопланктон литоральной зоны Рыбинского водохранилища. – Кулаков Д. В., Крылов А. В., Папченков В. Г., Цветков А. И. – Показано, что при резком подъёме уровня водохранилища снижается температура воды и сокращается степень зарастания литорали водохранилища. В зоопланктоне уменьшается разнообразие ракообразных, возрастает коэффициент трофности, в составе доминантов повышается число видов Rotifera, в общей биомассе увеличивается доля Copepoda и снижается доля Cladocera. Увеличение уровня воды также приводит к затоплению гнёзд водных птиц и сокращению численности колонии. В результате по сравнению с периодом, когда численность колонии была выше, количество поступающих в воду продуктов жизнедеятельности водных птиц уменьшается, что приводит к снижению биомассы зоопланктона и кратности увеличения численности и биомассы сообщества в зоне гнездовья относительно фонового участка.

Ключевые слова: водохранилище, литораль, уровень воды, водные птицы, зоопланктон.

Influence of the water level regime and aquatic bird colony size on the intertidal zone zooplankton in the Rybinsk reservoir. – Kulakov D. V., Krylov A. V., Papchenkov V. G. and Tsvetkov A. I. – It is shown that the water temperature decreases and the littoral zone overgrowing reduces when abrupt rising of the water level in the reservoir. In zooplankton, the variety degree of Crustacea decreases, the trophic coefficient increases, the number of Rotifera species rises in the composition of dominants, the fraction of Copepoda increases and that of Cladocera decreases in the total biomass. Any water level increase also leads to drowning of aquatic bird nests and to reduction of the numbers of the colony. As a result, in comparison with the period when the numbers of the colony was higher, the quantity of aquatic bird vital activity products inflowing into water reduces, which entails a decrease in both the zooplankton biomass and the magnification ratio of the zooplankton numbers and biomass in the nesting zone against a background site.

Key words: reservoir, littoral zone, water level, aquatic birds, zooplankton.

ВВЕДЕНИЕ

Колониальные поселения водных птиц способствуют поступлению в пресноводные экосистемы дополнительного количества биогенных и органических веществ (Чуйков, 1981; Hahn et al., 2007, 2008). В результате этого происходит перестройка структуры зоопланктона за счет изменения количества и соотношения таксономических групп (Крылов, Касьянов, 2008; Крылов и др., 2009; Крылов, Акопян, 2009). Авторы статьи предполагают, что степень влияния птиц может определяться количеством продуктов жизнедеятельности птиц, а также колебаниями

ВЛИЯНИЕ УРОВЕННОГО РЕЖИМА И ЧИСЛЕННОСТИ КОЛОНИИ ВОДНЫХ ПТИЦ

уровня воды в литоральной зоне. В свою очередь, изменения численности птиц и уровня воды могут определять межгодовые различия структуры зоопланктона фоновых участков и сообществ в районе гнездовий. Цель настоящей работы – изучение влияния уровня режима и численности колонии водных птиц на показатели структурной организации зоопланктона литоральной зоны Рыбинского водохранилища.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводили в период гнездования птиц (май – июль) в 2007 и 2009 гг. на защищенном зарастающем участке литоральной зоны Волжского плёса Рыбинского водохранилища (58°02' с.ш., 38°15' в.д.). Материал собирали в зоне влияния гнездовий водных птиц и на аналогичной по морфометрическим и гидрологическим характеристикам фоновой станции. Станция отбора проб представляла собой участок ~ 10 – 15 м², в разных точках которого с помощью ведра собирали интегральную пробу, процеживая через газ с размером ячеи 64 мкм 25 л воды. Ежемесячно на каждой станции собирали по 5 – 8 интегральных проб, которые 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 от общей численности и биомассы (%), коэффициенту трофности (*E*) (Мязетс, 1980).

Статистическую обработку полученных данных проводили с использованием программы STATISTICA 6.0.

РЕЗУЛЬТАТЫ

В 2007 г. практически весь апрель и до середины мая – до начала гнездования птиц – наблюдалось стабильное повышение уровня до отметки 101.87 м (рис. 1). Продержавшись в районе этой отметки порядка одной декады, уровень стал постепенно снижаться в среднем по 10 см в декаду. В мае 2009 г. уровень Рыбинского водохранилища резко поднялся на 120 см, причем наибольший подъём пришелся на момент заселения птицами гнезд. В дальнейшем уровень стабилизировался, и весь июнь и начало июля оставался примерно на одной отметке – 101.84, затем наблюдалось его стабильное снижение по 15 см в декаду.

Растительный покров изучаемого защищенного мелководья представлен в основном тростником южным *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. и камышом озёрным *Scirpus lacustris* L., которые доминируют в широкой части протоки, давая при-

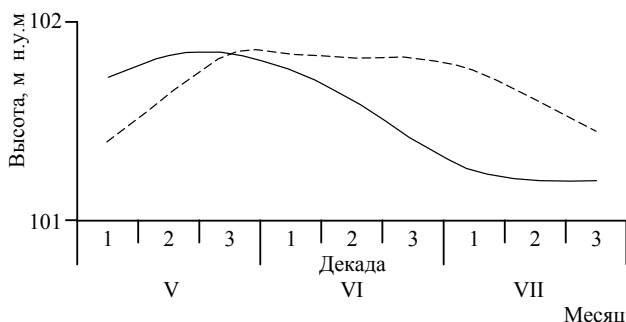


Рис. 1. Уровень воды Рыбинского водохранилища в 2007 (—) и 2009 (----) гг.

мерно по 40% площади зарослей при общей степени зарастания около 60%. Первый сосредоточен у берегов, второй выходит к середине протоки, нередко пятна его зарослей разной плотности бывают разбросаны по всей ее ширине. Занимаемый колонией гнездящихся чайковых птиц большой залив протоки имеет более разнообразную растительность и существенные различия по степени зарастания в годы с разным уровнем стояния воды на водохранилище. В годы со средней степенью обводнения мелководий, как это было в 2007 г., заселенный птицами участок протоки зарастал на 90% (Крылов и др., 2009), и в его покрове господствовал занимающий около 60% акватории манник большой (*Glyceria maxima* (С. Hartm.) Holmb.), который образовывал как обширные чистые, так и сложноустроенные *ценозы* с содоминированием осоки острой (*Carex acuta* L.), хвоща приречного (*Equisetum fluviatile* L.), жерушника земноводного (*Rorippa amphibia* (L.) Bess.), омежника водного (*Oenanthe aquatica* (L.) Poir.), горца земноводного (*Persicaria amphibia* (L.) S.F. Gray) и других растений. За этими полями манника были видны прибрежные пятна и полосы тростника. В узкой наиболее глубокой центральной части залива наблюдалась мозаика сообществ кувшинки северной (*Nymphaea × borealis* E. Camus (*N. alba × candida*)), кувшинки чисто-белой (*N. candida* C. Presl), стрелолита (*Sagittaria sagittifolia* L.), сусака (*Butomus umbellatus* L.), омежника, камыша озёрного, сочетающихся с погруженными в воду пузырчаткой обыкновенной (*Utricularia vulgaris* L.), ряской трехдольной (*Lemna trisulca* L.) и различными рдестами. В годы с высоким уровнем стояния воды, который имел место в 2009 г., манниковые поля практически исчезают. От них на наиболее мелководных местах остаются небольшие пятна-островки, которые и занимают гнездами птиц. В этих пятнах много камыша укореняющегося (*Scirpus radicans* Schkuhr) и ежеголовника всплывшего (*Sparganium emersum* Rehm.). Освободившиеся от манника места заняты, главным образом, погруженной формой омежника водного. Почти неизменными остались сообщества наиболее глубокой центральной части залива – в нем также господствовали заросли кувшинки, пузырчатки, рдестов, сочетающиеся с куртинами камыша, стрелолита и других растений. У берегов стали хорошо заметны местами весьма обширные заросли тростника. В целом степень зарастания снизилась до 70%, при этом наиболее бросающиеся в глаза заросли воздушно-водных растений стали занимать не более 25% (т.е. залив стал выглядеть слабо или умеренно зарастающим). Фоновый участок залива, расположенный в ее нижней части, имел такое же 70%-ное зарастание с господством тростника, перед полями которого расположена редкая полоса пятен камыша озёрного с густыми пятнами горца земноводного и рдеста блестящего *Potamogeton lucens* L. Другие виды макрофитов имели менее существенное значение.

Значительное увеличение уровня воды в мае 2009 г. способствовало снижению среднемесячной температуры воды (табл. 1).

В 2007 г. озерные чайки (*Larus ridibundus* Linnaeus) гнездились в зарослях макрофитов в 40 – 120 м от минерального берега. Глубина под гнездами составляла 0.3 – 0.8 м. Колония занимала участок ~ 250×80 м и насчитывала ~ 250 птиц, количество гнезд с яйцами ~ 150.

ВЛИЯНИЕ УРОВЕННОГО РЕЖИМА И ЧИСЛЕННОСТИ КОЛОНИИ ВОДНЫХ ПТИЦ

В середине мая 2009 г. на том же участке было обнаружено 35 гнёзд озерной чайки. Однако при резком повышении уровня воды гнезда утонули, численность птиц в колонии снизилась до единичных особей. В конце мая на расстоянии 300 м от бывшей колонии озерной чайки образовали колонию малые чайки (*Larus minutus* Pallas) (~ 40 гнезд), в непосредственной близости от них в небольшом количестве гнездились чёрная (3 гнезда) и речная (5 гнезд) крачки. Глубина под гнёздами составляла до 1.5 м.

За период исследований в 2007 г. максимальное число видов зоопланктона было обнаружено на мелководье, заселенном птицами, причем увеличение разнообразия происходило за счет коловраток и ветвистоусых рачков. В 2009 г. наибольшее видовое богатство наблюдалось на фоновом участке (табл. 2). Общее число видов, зафиксированных за период изучения, в 2009 г. было меньше, чем в 2007 г.

Таблица 1
Среднемесячная температура воды на фоновых (I) и находящихся под влиянием птиц (II) участках литоральной зоны Волжского плёса Рыбинского водохранилища

Месяц	Год	Станция	
		I	II
Май	2007	21.0	20.9
	2009	15.2	15.4
Июнь	2007	21.0	21.1
	2009	20.5	20.7
Июль	2007	20.8	21.0
	2009	20.9	20.9

Таблица 2
Число видов и коэффициент трофности зоопланктона фоновых (I) и находящихся под влиянием птиц (II) участков литоральной зоны Волжского плёса Рыбинского водохранилища

Показатель	Год	Таксон	Станция	
			I	II
Число видов	2007	Rotifera	22	28
			2009	21
	2007	Copepoda	12	12
			2009	3
	2007	Cladocera	22	24
			2009	18
	2007	Общее	56	64
			2009	42
Коэффициент трофности	2007	–	2.15	2.07
	2009	–	13.00	5.00

По коэффициенту трофности в 2007 г. и фоновый и испытывающий влияние птиц участки характеризовались как эвтрофные, в 2009 г. – при сокращении разнообразия ракообразных – как гипертрофные. В оба периода исследований в зоне влияния птиц абсолютная величина коэффициента трофности снижалась (см. табл. 2).

Число видов, отмеченных в среднем за одну съёмку, в мае – июне 2009 г. независимо от влияния птиц было достоверно ниже, чем в 2007 г. В зоне влияния

птиц в начале (2007 г.) и конце (2007 и 2009 гг.) периода их гнездования происходило значимое увеличение количества видов (рис. 2, а).

При повышении уровня воды в 2009 г. по сравнению с аналогичным периодом 2007 г. на фоновом и заселенном птицами участке средняя численность зоопланктона

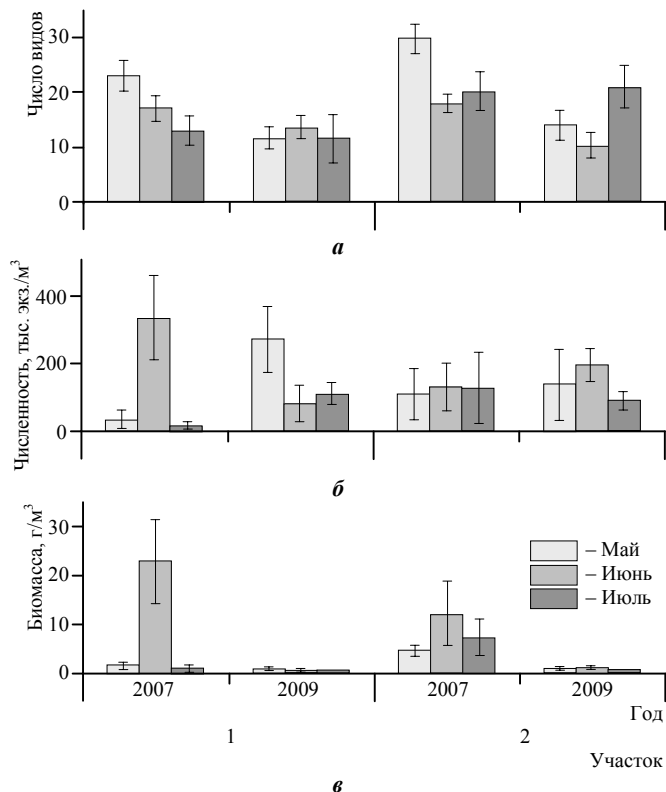


Рис. 2. Число видов (а), численность (б) и биомасса (в) зоопланктона фоновой (1) и испытывающей влияние птиц (2) станции в разные годы изучения ($M \pm m$; $n = 15$; $p < 0.05$)

лоногих ракообразных (в 3.1 и 2.0 раза) и сокращалась доля ветвистоусых рачков (в 11.0 и 3.2 раза) (рис. 3, а – в).

Изменение соотношения таксономических групп зоопланктеров в общей численности сообщества происходило и в зоне влияния продуктов жизнедеятельности птиц. В 2007 г. в июне и июле здесь сокращалась доля коловраток (см. рис. 3, а), в мае и июне – ветвистоусых рачков (см. рис. 3, в), на протяжении всего периода гнездования возрастало обилие веслоногих ракообразных (см. рис. 3, б). В 2009 г. сокращение доли коловраток и увеличение доли веслоногих ракообразных регистрировалось на протяжении всего времени исследований, однако было выражено слабее, чем в 2007 г.: обилие коловраток в 2007 г. снижалось в среднем в 65 раз, в 2009 г. – в 3.5 раза, доля веслоногих увеличивалась соответственно в 2.2 и 1.4 раза.

планктона незначительно увеличивалась (соответственно в 1.2 и 1.1 раз) (рис. 2, б). В 2007 и 2009 гг. лишь в отдельные сроки периода гнездования достоверно большая численность зоопланктона была в зоне влияния птиц (см. рис. 2, б). На фоновом участке в 2009 г. относительно данных 2007 г. в мае и июле регистрировалось значимое увеличение численности зоопланктона, в июне – снижение. В то же время на участке в зоне влияния птиц различия по численности были недостоверны.

В 2009 г. на обоих изученных биотопах в общей численности зоопланктона возрастала доля коловраток (на фоновом в среднем в 66.0, в районе гнездовья – в 3910 раз), вес-

ВЛИЯНИЕ УРОВЕННОГО РЕЖИМА И ЧИСЛЕННОСТИ КОЛОНИИ ВОДНЫХ ПТИЦ

При этом нужно учесть, что в 2009 г. наблюдалось повышение доли ветвистоусых ракообразных в среднем в 4.2 раза, в то время как в 2007 г. она возрастала лишь в июле в 1.5 раза.

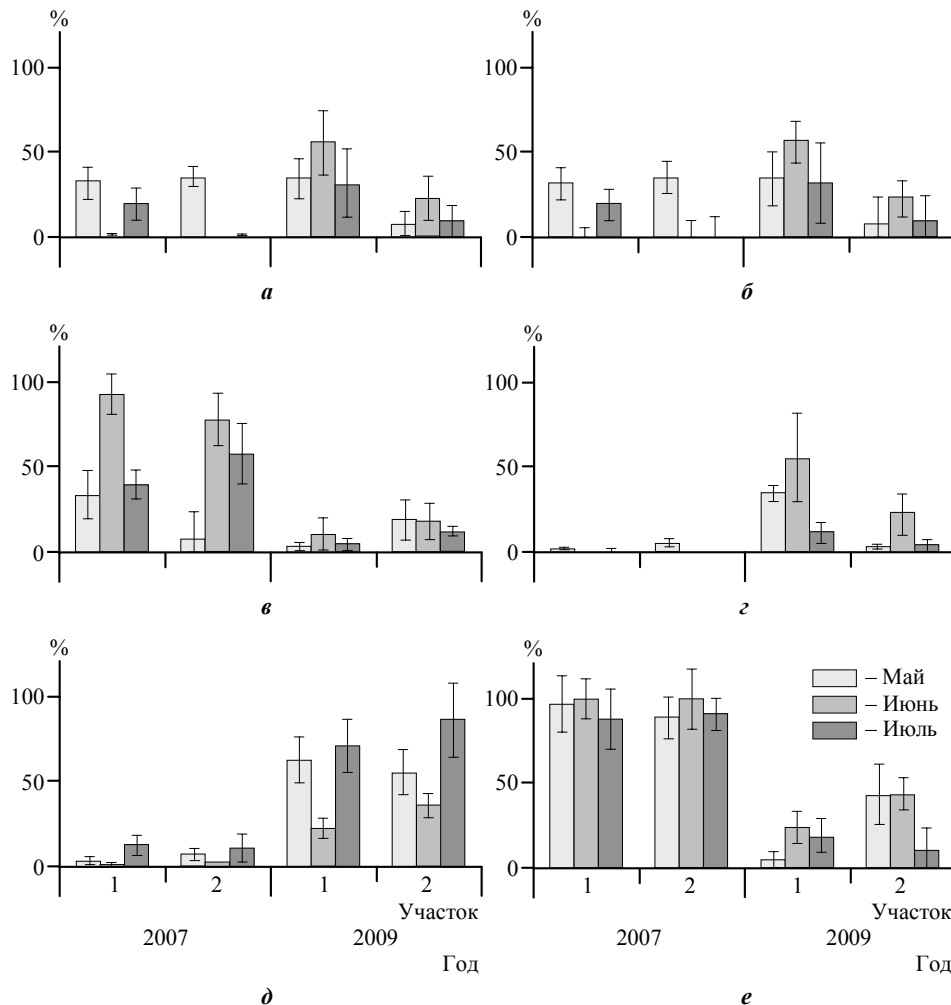


Рис. 3. Доля ($M \pm m$; $n = 15$; $p < 0.05$) таксономических групп в общей численности сообществ: коловратки (а), веслоногие (б) и ветвистоусые ракообразные (в); доля таксономических групп в общей биомассе сообществ: коловратки (z), веслоногие (д) и ветвистоусые ракообразные (е)

Среди доминирующих по численности видов в 2007 г. на фоновом биотопе отмечены *Asplanchna priodonta* Gosse, *Polyphemus pediculus* (L.), *Conochilus unicor-*

nis Rousselet, *Bosmina longirostris* (O. F. Müller), *Acroperus harpae* (Baird), *Ceriodaphnia pulchella* Sars, *Polyarthra vulgaris* Carlin, *Synchaeta pectinata* Ehrenberg, *Brachionus angularis* Gosse, науплиусы и копеподиты Cyclopoidea, на заселенном птицами – *Asplanchna priodonta*, *Polyphemus pediculus*, *Acroperus harpae*, *Chydorus sphaericus* (O. F. Müller), *Ceriodaphnia pulchella*, *Simocephalus vetulus* (O. F. Müller), науплиусы и копеподиты Cyclopoidea. В 2009 г. на обоих биотопах мелководья среди доминирующих по численности видов зарегистрированы науплиусы и копеподиты Cyclopoidea, *Brachionus calyciflorus spinosus* Wierz., *Polyarthra dolichoptera*, *Keratella quadrata*, *Platyas patulus* (Müller), *Chydorus sphaericus* и *Acroperus harpae*, только на фоновом участке – *Keratella cochlearis cochlearis* Carlin, *Mytilina ventralis ventralis* (Ehrenb.), *Euchlanis deflexa*, *Simocephalus vetulus*, только на участке в районе гнездовья – *Asplanchna priodonta*, *Ceriodaphnia pulchella*, *Bosmina longirostris*, *Lecane luna* (Müller). Каких-либо закономерностей в изменении числа доминантов на исследованных участках не обнаружено.

При более высоком уровне воды в 2009 г., как на фоновом участке, так и на мелководье, в районе гнездовья биомасса зоопланктона уменьшалась в среднем за время изучения соответственно в 14.9 и 7.7 раза (см. рис. 2, в). Изменение биомассы сообщества в каждый из исследованных периодов наблюдалось и в зоне влияния продуктов жизнедеятельности птиц: в 2007 г. в начале и конце времени гнездования она была достоверно выше, чем на фоновом участке, а в среднем за период изучения разница составляла 3.6 раза; в 2009 г. лишь в мае не регистрировалось значимого увеличения биомассы сообщества в районе колонии чаек, а в среднем за период изучения она возростала в 2.1 раза (см. рис. 2, в).

При повышении уровня воды в 2009 г. и на фоновом участке и в зоне воздействия птиц относительно данных, полученных в 2007 г., в общей биомассе зоопланктона возрастала доля коловраток и веслоногих ракообразных, а также сокращалось обилие ветвистоусых рачков (см. рис. 3, з – д). При поступлении продуктов жизнедеятельности птиц независимо от межгодовых различий уровня воды доля коловраток снижалась, но увеличивалась доля веслоногих ракообразных (см. рис. 3, з, д). В условиях высокого уровня воды в 2009 г. по сравнению с аналогичным периодом 2007 г. в начале и середине периода гнездования в зоне влияния птиц повышалось обилие ветвистоусых рачков, а в конце, в гораздо меньшей степени, сокращалась доля коловраток (в 3.4 раза в 2009 г. против 53.3 раз в 2007 г.) (см. рис. 3, з, е).

На контрольном участке в 2007 г. доминировали *Polyphemus pediculus*, *Bosmina longirostris*, *Ceriodaphnia pulchella*, *Acroperus harpae*, *Simocephalus vetulus*, *Sida crystallina* (O. F. Müller), науплиусы и копеподиты циклопов, на заселенном птицами – *Simocephalus vetulus*, *Polyphemus pediculus*, *Acroperus harpae*, *Macrocyclops albidus* (Jurine), *Eurycercus lamellatus* (O. F. Müller), *Scapholeberis mucronata* (O. F. Müller), *Biapertura affinis* (Leydig), *Ceriodaphnia dubia* Richard. В 2009 г. доминировали науплии и copepoditae Cyclopoidea, *Brachionus calyciflorus spinosus*, *Polyphemus pediculus*, *Asplanchna priodonta*, *Simocephalus vetulus*, *Acroperus harpae*, *Ceriodaphnia pulchella*, *Cyclops vicinus*, *Bosmina longirostris*, *Daphnia galeata*, *Chydorus sphaericus*, только на фоновом участке – *Cyclops strenuus*, *Eucyclops*

macrurus, *Polyarthra dolichoptera*, *Graptoleberis testudinaria* (Fischer), *Scapholeberis mucronata*, *Euchlanis deflexa*, *Alona rectangula*, *Eurycercus lamellatus*, только в районе гнездового участка – *Daphnia cucullata* Sars, *Sida crystallina*.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Полученные результаты свидетельствуют о том, что нестабильный уровеньный режим водохранилища в начале периода гнездования отрицательно сказывается на успешном воспроизводстве популяции водных птиц, гнезда которых расположены в зоне зарослей макрофитов защищенной литорали. В результате резкого увеличения уровня воды гнёзда могут затапливаться, птицы покидают территорию, которая повторно заселяется пернатыми другого вида, образующих колонию невысокой плотности. В нашем случае численность колонии в 2009 г. была в 6 раз меньше, чем в 2007 г.

При увеличении уровня воды наблюдается сокращение степени зарастания изучаемого участка литорали в среднем на 20%. Повышение уровня воды, в том числе и в результате атмосферных осадков на фоне снижения температуры воздуха, приводило также к уменьшению температуры воды в начале периода гнездования птиц.

Наблюдаемые при увеличении уровня воды изменения среды приводили к модификации показателей зоопланктона. В зоопланктоне обоих участков снижалось общее видовое богатство, причем в наибольшей степени уменьшалось разнообразие Crustacea, благодаря чему возрастала величина коэффициента трофности, а в составе доминантов повышалось число видов Rotifera. Кроме этого, в 2009 г. независимо от приуроченности к гнездовому участку наблюдалось достоверное увеличение доли веслоногих ракообразных и снижение доли ветвистоусых в общей биомассе сообщества (табл. 3).

В данном случае это могло быть связано с сокращением степени зарастания исследуемых участков. Показано, что водные растения

выступают важными агентами резервирования и круговорота биогенных элементов (Лукина, Смирнова, 1988; Wiese et al., 1985). При этом выявлено, что макрофиты накапливают в основном азот, количество которого в их тканях напрямую зависит от биогенной нагрузки, а количество фосфора в тканях растений существенно ниже и в меньшей степени зависит от степени внешней биогенной нагрузки (Клоченко и др., 2006). Как известно, пищу с высоким содержанием азота предпочитают веслоногие ракообразные, в отличие от мирных ветвистоусых, массово развивающихся при употреблении богатой фосфором пищи (Толмеев, 2006; Andersen, Hessen, 1991; Sterner, Schulz, 1998). По всей видимости, уменьшение степе-

Таблица 3
Коэффициенты корреляции между показателями зоопланктона и периодом исследования ($n = 45$; $p < 0.05$)

Показатель	Участки	
	фоновые	в зоне гнездовой
Общая биомасса	–	-0.84
Доля Copepoda в общей биомассе	0.83	0.87
Доля Cladocera в общей биомассе	-0.99	-0.94

Примечание. Прочерк означает отсутствие достоверной связи.

ни зарастания способствовало большему содержанию азота в воде и кормовых объектах зоопланктеров, благодаря чему возрастало обилие веслоногих ракообразных.

Однако только в зоне гнездового участка в 2009 г. достоверно сокращалась биомасса зоопланктона (см. табл. 3). Наряду с этим, если в 2007 г. численность зоопланктона в районе поселения чаек относительно фонового участка за период гнездования увеличивалась в среднем в 3.9 раза, а биомасса – в 3.6 раза, то в 2009 г. всего соответственно в 1.2 и 2.1 раза. Все это могло определяться уменьшением численности колонии птиц и, соответственно, снижением органической и биогенной нагрузки.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Резкий подъём уровня водохранилища способствует снижению температуры воды и сокращению степени зарастания литорали. При этом в зоопланктоне уменьшается разнообразие ракообразных, возрастает коэффициент трофности, в составе доминантов повышается число видов коловраток. Кроме этого, в общей биомассе зоопланктона возрастает доля *Sorperoda* и снижается доля *Cladocera*, что может быть связано с уменьшением степени зарастания участков и, как следствие, увеличением содержания азота в воде и кормовых объектах зоопланктеров.

Увеличение уровня воды также приводит к затоплению гнёзд водных птиц. После этого птицы покидают территорию, которую занимают птицы другого вида, образующие небольшую по численности колонию. В результате по сравнению с периодом, когда численность колонии была выше, количество поступающих в воду продуктов жизнедеятельности водных птиц сокращается, что приводит к снижению биомассы зоопланктона и кратности увеличения численности и биомассы зоопланктона в зоне гнездовья относительно фонового участка.

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Клоченко П. Д., Горбунова З. Н., Пасичная Е. А., Харченко Г. В. Некоторые особенности содержания биогенных элементов в водных макрофитах урбанизированных территорий // Гидробиология 2005 : материалы VI Всерос. шк.-конф. по водным макрофитам. Рыбинск : Рыбинский дом печати, 2006. С. 280 – 282.

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

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

Крылов А. В., Кулаков Д. В., Касьянов Н. А., Цельмович О. Л., Папченков В. Г. Зоопланктон защищенного зарастающего мелководья Рыбинского водохранилища в условиях влияния колониального поселения птиц // Биол. внутр. вод. 2009. № 2. С. 56 – 61.

Лукина Л. Ф., Смирнова Н. Н. Физиология высших водных растений. Киев : Наук. думка, 1988. 186 с.

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

ВЛИЯНИЕ УРОВЕННОГО РЕЖИМА И ЧИСЛЕННОСТИ КОЛОНИИ ВОДНЫХ ПТИЦ

Мязметс А. Х. Изменения зоопланктона // Антропогенное воздействие на малые озера. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1980. С. 54 – 64.

Толмеев А. П. Концепция «экологической стехиометрии» в водных экосистемах : литературный обзор // Сиб. экол. журн. 2006. № 1. С. 13 – 19.

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.

Andersen T., Hessen D.O. Carbon, nitrogen, and phosphorus content of freshwater zooplankton // Limnol. Oceanogr. 1991. Vol. 36. P. 807 – 814.

Hahn S., Bauer S., Klaassen M. Estimating the contribution of carnivorous waterbirds to nutrient loading in freshwater habitats // Freshwater Biology. 2007. Vol. 52. P. 2421 – 2433.

Hahn S., Bauer S., Klaassen M. Quantification of allochthonous nutrient input into freshwater bodies by herbivorous waterbirds // Freshwater Biology. 2008. Vol. 53. P. 181 – 193.

Sturner R. W., Schulz K. L. Zooplankton nutrition : recent progress and a reality check // Aquatic Ecol. 1998. Vol. 32. P. 261 – 279.

Wiece G., Mayer H.-G., Jorda W., Bahr I. Phosphoraufnahme durch Potamogeton natans und submerse Makrophyten in einem Fließgewässer Laboratoriumsmodell // Acta hydrochim. et hydrobiol. 1985. Bd. 13, № 3. S. 307 – 317.

УДК 636.1(4/5)

ПОПУЛЯЦИОННАЯ СТРУКТУРА, ПОЛИМОРФИЗМ И ИММУНОФИЛОГЕНЕЗ 10 ПОРОД ЛОШАДЕЙ ЕВРОПЫ И АЗИИ

А. Ф. Назарова, И. П. Гурьев, А. М. Машуров, В. Н. Орлов

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

Поступила в редакцию 05.06.11 г.

Популяционная структура, полиморфизм и иммунофилогенез 10 пород лошадей Европы и Азии. – Назарова А. Ф., Гурьев И. П., Машуров А. М., Орлов В. Н. – Исследованы 10 пород лошадей, разводимых в Европе и Азии, в отношении частот групп крови локусов *A*, *D* и *K*. Из азиатских пород изучены две группы якутских лошадей, казахская порода Джебе, а также монгольская порода. Вычислены генетические расстояния этих пород друг от друга. Наименьшим оказалось генетическое расстояние между казахской породой Джебе и монгольскими лошадьми, а наибольшим – между ахалтекинской породой и якутской западной породой. Построение дендрограммы родства по генетическим расстояниям показало, что все европейские породы лошадей, а именно арабская, русская тяжеловозная, чистокровная верховая, русская рысистая и донская, входят в один большой кластер, а азиатские породы, т.е. обе якутских, казахская Джебе и монгольская, входят в другой кластер.

Ключевые слова: породы лошадей, частоты групп крови, генетические расстояния, дендрограмма родства.

Population structure, polymorphism and immunophylogenesis of 10 horse breeds of Europe and Asia. – Nazarova A. F., Guriev I. P., Mashurov A. M., and Orlov V. N. – 10 horse breeds cultivated in Europe and Asia were examined on the gene frequencies of the blood groups of loci *A*, *D*, and *K*. Of the Asiatic breeds, two groups of Yakut horses, the Kazakh breed Djebe, and a Mongolian breed were studied. Genetic distances of these breeds from each other were calculated. The genetic distance between the Kazakh breed Djebe and the Mongolian breed was lowest, and that between was between the Achaltekin and Yakut western breeds was highest. Plotting a relationship dendrogram by genetic distances have shown that all the European horse breeds, namely, the Arabic, Russian shire, Thorough-bred, Russian trotter, and Don horse are in one big cluster, while the Asiatic breeds, namely, the two Yakutian breeds, Kazakh breed Djebe, and Mongol breed constitute another cluster.

Key words: horse breeds, blood group frequencies, genetic distances, relationship dendrogram.

ВВЕДЕНИЕ

Лошадь была приручена человеком в доисторическую эпоху: западная порода – путем одомашнивания дикой европейской лошади в дилювиальный период, восточная – несколько раньше, может быть, произошла от дикой монгольской лошади или лошади Пржевальского. Одомашнивание лошади началось несколько позднее, чем многих домашних животных (быка, козы, овцы). Наиболее древние стремени, удила и кости лошадей, по-видимому, впервые одомашненных, обнаружены в Среднем Поднепровье, их датировка – около 8 тысяч лет назад (Reed, 1984). Монгольская лошадь выведена в азиатских степях, отличается отсутствием «каштанчиков» на задних конечностях и строением черепа. К монгольским лошадям относятся забайкальская, минусинская, калмыцкая, киргизская и финская породы.

Вхождение финской породы в группу монгольских пород лошадей, вероятно, обусловлено палеоазиатским происхождением протофиннов (Назарова, 1999, 2002, 2008) и дальнейшей миграцией их из Северной Азии на север Европы вместе с одомашненными (или одомашниваемыми) лошадьми. Ранее мы показали (Машуров и др., 1998), что наличие сходных частот антигена *V* у красной эстонской породы крупного рогатого скота и у коров юго-восточной Азии также обусловлено миграцией предков эстонцев со стадами КРС из восточной части Евразии к местам их нынешней локализации.

Якутская порода до недавнего времени была практически не изучена в генетическом аспекте. Общий объём популяции якутской лошади – 190 тыс. особей. Популяция якутской лошади подразделяется на 7 экотипов: центрально-якутский западный, центрально-якутский восточный, в районе Якутска и р. Лены (100 тыс.), вилюйский – в районе р. Вилюй, г. Вилюйск, верхоянский – на р. Верхоянской (10 тыс. особей), таёжный в верховьях р. Лены (20 тыс. особей), колымский на р. Колыме (5 тыс. особей), оймяконский в Оймяконском районе.

В нашем исследовании мы затронули лишь два экотипа якутской лошади: западный и восточный. Привлекли также еще две азиатские породы: монгольскую и казахскую Джебе. Это было сделано потому, что мы хотели оттенить роль иммуногенетических факторов в иммунофилогенезе европейских и азиатских пород лошадей.

Поэтому цель работы состояла в изучении полиморфизма и взаимосвязей 10 пород лошадей, разводимых в Европе и Азии. Ахалтекинскую верховую породу лошадей мы отнесли к европейской группе пород, потому, что она использовалась европейскими селекционерами при создании новых пород.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом послужили собственные исследования *A*, *D* и *K* систем групп крови у 10 пород лошадей, разводимых в Европе и Азии. Это такие европейские породы, как арабская ($n = 578$), донская ($n = 707$), русская рысистая ($n = 234$), чистокровная верховая ($n = 577$), русская тяжеловозная ($n = 603$), ахалтекинская ($n = 298$), и азиатские породы, такие как якутская западная ($n = 75$), якутская восточная ($n = 93$), казахская Джебе ($n = 79$) и монгольская ($n = 179$).

Группы крови у этих животных были определены определенными общепринятыми серологическими тестами в лаборатории иммуногенетики ВНИИ коневодства. Аллели и генотипы животных по группам крови определяли непосредственно по данным серологических тестов, а также семейного анализа (Машуров и др., 1992). В некоторых случаях использовали метод аллокации Л. Андерссона (Andersson, 1985). Уровень гомозиготности (*Ca*) и гетерозиготности (*H*), а также число эффективных аллелей (*Na*) вычисляли по формуле Робертсона (Назарова, 2008).

Иммуногенетические дистанции между породами определяли по методике Неи (Машуров, Черкащенко, 1987; Машуров и др., 1998). Дендрограмму строили методом невзвешенной парно-групповой кластеризации показателей дистанций с использованием метрики Неи по прописи (Nei, 1972). Картины двухполюсных криволинейных координат получали по собственной методике с приоритетным участием Р. О. Царева. Отличительной особенностью этого метода является то обстоятель-

ство, что он не диктует условия родословных (сущность метода пока нигде не опубликована). Статистическая обработка материала проводилась по программе Distance-System на персональном компьютере. Особенностью алгоритма данной системы является то, что при попарном сравнении популяций учитываются только те пары антигенов (или аллелей), которые были исследованы в обеих сравниваемых популяциях. Алгоритм программы рассчитан на использование 11 метрик сравнения популяций. Формулы этих метрик опубликованы нами ранее (Гурьев, 1992).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты исследования представлены в табл. 1, 2 и на рис. 1, 2. Из табл. 1 видно, что арабская порода выделяется высокой частотой аллелей D^{bsm} , D^{de} , K и отсутствием аллелей A^c , D^d , D^{dhm} . Для чистокровной верховой породы оказалась характерной высокая частота D^{ad} . У ахалтекинской породы сравнительно часто встречаются аллели A и D^{cm} и редко – аллели D^{ad} , D^{de} и D^{dhm} . Донская порода характеризовалась сравнительно высокой частотой аллеля K^c и низкой частотой аллеля K^a . Русская тяжеловозная порода выделяется сравнительно высокой частотой аллелей D^{ad} , D^{dhm} и низкой частотой аллелей A^a , D^{bcm} и D^{cm} . Порода казахская Джебe выделяется самой высокой частотой аллеля D^{cem} , а монгольская порода – самой высокой частотой аллеля A^c . Остальные породы по отдельным антигенам не имели существенных различий.

Таблица 1

Частоты аллелей A , D и K систем групп крови у некоторых европейских и азиатских пород лошадей

Лocus	Аллель	Европейские породы						Азиатские породы			
		Арабская	Чистокровная верховая	Ахалтекинская	Донская	Русская рысистая	Русский тяжеловоз	Якутская западная	Якутская восточная	Казахская Джебe	Монгольская
A	a	0.863	0.757	0.9018	0.642	0.557	0.313	0.4791	0.3341	0.4671	0.4786
	c	0.000	0.030	0.0135	0.160	0.131	0.139	0.1766	0.1662	0.0988	0.1819
	A^c	0.137	0.216	0.0847	0.198	0.312	0.548	0.3362	0.4995	0.4340	0.3395
D	d	0.0000	0.0370	0.0116	0.0145	0.015	0.007	0.1313	0.1398	0.0886	0.1480
	ad	0.0006	0.0000	0.0000	0.1417	0.0769	0.234	0.0467	0.0699	0.0949	0.0838
	bcm	0.1981	0.1229	0.1019	0.1180	0.1944	0.025	0.1067	0.0860	0.1646	0.2067
	cm	0.1100	0.1851	0.4605	0.1879	0.3419	0.062	0.0467	0.1050	0.1139	0.0866
	cem	0.0041	0.1018	0.1181	0.0217	0.0150	0.083	0.2733	0.1665	0.1709	0.1788
	de	0.4281	0.0787	0.0787	0.2602	0.1132	0.155	0.0533	0.0753	0.0949	0.1006
	dk	0.2591	0.4652	0.1574	0.1398	0.2030	0.049	0.3400	0.3548	0.2722	0.1955
	dhm	0.000	0.0003	0.0718	0.1171	0.0406	0.0385	–	–	–	–
K	K^a	0.047	0.0536	0.1082	0.1846	0.1340	0.028	0.0993	0.0725	0.0587	0.0538
	K^c	0.9953	0.9464	0.8918	0.8154	0.8660	0.8972	0.9007	0.9275	0.9413	0.9062

Для получения более интегральной характеристики сравниваемых популяций вычислили генетические расстояния между ними по методу Неи (Nei, 1972) (см. табл. 2).

Таблица 2

Генетические расстояния (D_n) между разными породами лошадей

Коды пород	D_n	Коды пород	D_n	Коды пород	D_n	Коды пород	D_n	Коды пород	D_n
1-2	0.05395	2-3	0.06127	3-5	0.06060	4-8	0.78900	6-8	1.07000
1-3	0.08066	2-4	0.6968	3-6	0.030339	4-9	0.69167	6-9	1.07883
1-4	0.04480	2-5	0.05223	3-7	0.85824	4-10	0.66844	6-10	1.09810
1-5	0.08499	2-6	0.2357	3-8	1.03193	5-6	0.14734	7-8	0.02393
1-6	0.25671	2-7	0.8127	3-9	0.86330	5-7	0.78785	7-9	0.01665
1-7	1.35192	2-8	0.92961	3-10	0.84825	5-8	0.81385	7-10	0.01612
1-8	1.2127	2-9	0.80021	4-5	0.03355	5-9	0.74400	8-9	0.01494
1-9	0.0271	2-10	0.87578	4-6	0.14526	5-10	0.75232	8-10	0.03052
1-10	1.0139	3-4	0.06640	4-7	0.70707	6-10	1.12873	9-10	0.01009

Из табл. 2 видно, что наименьшим расстоянием является такое между казахской породой Джебe и монгольскими лошадьми, а наибольшим (1.35192) – расстояние между арабской и якутской западной. Характеры взаимосвязей других пород приведены на рис. 1, 2 и в табл. 2.

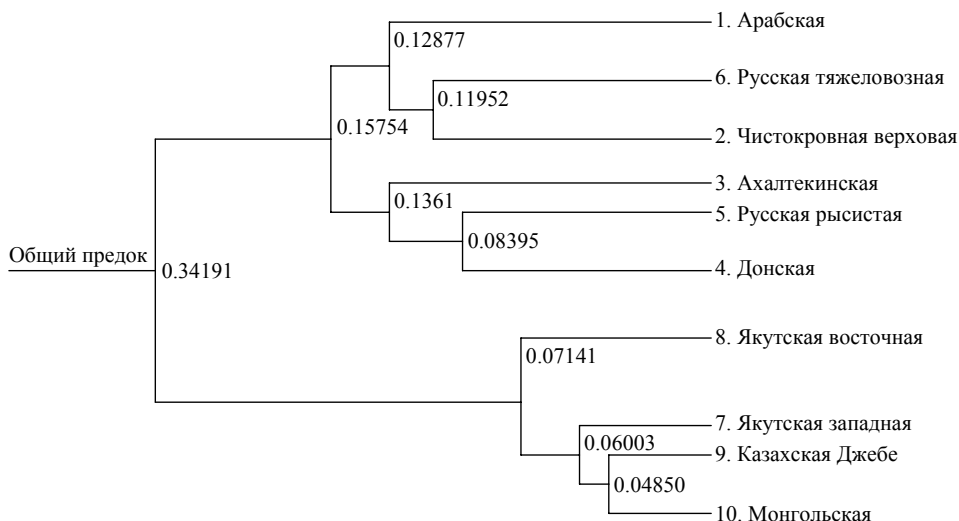


Рис. 1. Дендрограмма иммунофилогенеза шести европейских и четырех азиатских пород лошадей

Из рис. 1 видно, что группа азиатских пород (якутская западная, якутская восточная, монгольская и казахская Джебe) вошли в один кластер, а группа европейских пород, таких как арабская, русская рысистая, донская, чистокровная верховая, ахалтекинская и русская тяжеловозная, вошли в другой кластер. Такая же тенденция видна и на картине криволинейных координат (см. рис. 2). Это свидетельствует о том, что вышеупомянутые два кластера отделились от общего предка очень давно, возможно, от лошади Пржевальского или ее предка. Другим примечательным особенностями генофонда лошадей азиатской группы является то, что на форми-

рование их по иммуногенетическим признакам мало оказали влияние массовые скрещивания этих пород с европейскими лошадьми (Гурьев, 1972). Причиной этого, возможно, явились суровые условия Якутии, которых не выдерживали помесные животные.

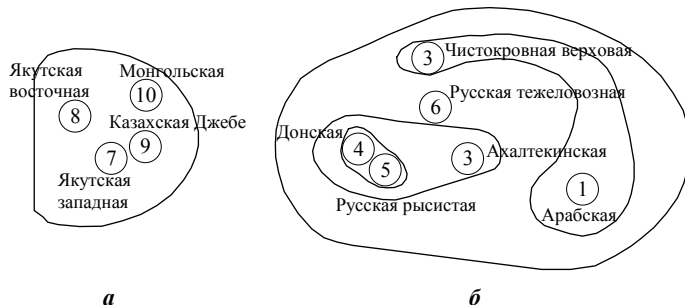


Рис. 2. Картина распределения четырех азиатских и шести европейских пород лошадей

Аналогичная тенденция влияния суровых экологических условий на выживаемость помесных животных отмечалась и на коровах (Andersson, 1985). В работе Р. М. Дубровской с соавторами (1992) вычислены генетические расстояния 27 пород лошадей и построены дендрограммы родства этих пород. Вычислены также оценки внутривидового генетического разнообразия. При этом оказалось, что генетическое разнообразие у аборигенных пород выше, чем у культурных пород лошадей. Генофонд лошади Пржевальского оказался обедненным (Дубровская и др., 1992). Наибольшее генетическое расстояние от остальных пород лошадей оказалось у шотландского пони и лошади Пржевальского. Аборигенные породы, такие как казахская Джебе, башкирская, якутская, монгольская, на дендрограмме выделились в отдельный кластер. Культурные верховые породы, как сформированные давно (арабская лошадь – VII в., чистокровная верховая – XVIII в.), так и созданные уже в советское время – украинская верховая, терская, буденовская – выделились в другой кластер. В этот же кластер вошли немецкие породы ганноверская и траккенская, а также имеющие давнее происхождение карабаирская и донская породы.

В нашей работе аборигенные азиатские породы также объединяются в один кластер, а группа европейских пород, таких как арабская, русская рысистая, донская, чистокровная верховая, ахалтекинская и русская тяжеловозная, входят в другой кластер. В целом можно сказать, что наша работа подтверждает выводы работы Р. М. Дубровской с соавторами (1992). При этом нами исследованы две якутские породы – восточная и западная.

Однако для окончательного ответа на вопрос, как шла микроэволюция лошади и ее пород, необходимо привлечь в исследования еще ряд биохимических маркеров, разных в функциональном отношении. То же самое можно сказать и об ахалтекинской породе, оказавшейся в кластере европейских пород. Это, видимо, связано с тем, что ахалтекинская лошадь была использована в формировании многих европейских пород. Нужно исследовать также полиморфизм митохондриальной ДНК лошадей. При исследовании митохондриальной ДНК лошадей было показано, что лошадь Пржевальского находится в пределах генетических вариаций домашних лошадей (Ishida et al., 1995).

Таким образом, проведенное исследование показало, что по иммуногенетическим признакам – группам крови – породы лошадей азиатские и европейские чет-

ко различаются, и их дивергенция произошла сравнительно недавно, о чем свидетельствует интегрированный показатель генетического расстояния $D_n = 0.3419$ (см. рис. 1). Это означает, что за прошедший с момента разделения азиатских и европейских пород лошадей период произошло 0.3419 аллельных замен на locus.

Полученные результаты можно использовать для создания справочных каталогов по фондам антигенов и аллелей у разных пород лошадей (Andersson, 1985) по тому же принципу, как это было сделано в отношении групп крови у крупного рогатого скота (Robertson, 1956). Такие каталоги позволяют осуществлять генетический мониторинг за исследованными популяциями, а также для решения стратегических вопросов скрещивания изученных пород лошадей с целью получения гетерозиса у гибридов, особенно по признакам, характеризующимся низкой наследуемостью. В настоящее время мы продолжаем исследование пород лошадей современным методом – путем изучения полиморфизма митохондриальной ДНК.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Гурьев И. П.* Зоотехнические и иммуногенетические особенности популяций якутской лошади : автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1992. 19 с.
- Дубровская Р. М., Стародумов И. М., Банникова Л. В.* Генетическая дифференциация пород лошадей по полиморфным локусам белков крови // Генетика. 1992. Т. 28, № 4. С. 152 – 165.
- Машиуров А. М., Черкащенко В.И.* Учитывать генетические дистанции между породами при селекции // Животноводство. 1987. № 4. С. 21 – 23.
- Машиуров А. М., Тхань Х. Х., Царев Р. О., Ыква Т. Я., Лийбуск Т. И., Назарова А. Ф.* Генетические аспекты иммунофилогенеза пород крупного рогатого скота Эстонии, Финляндии и Вьетнама // Докл. РАСХН. 1998. № 3. С. 29 – 30.
- Машиуров А. М., Тхань Х. Х., Зуй Н. С.* Оценка происхождения вьетнамской молочной породы скота по маркерным признакам // Генетика. 1992. Т. 28, № 3. С. 186 – 198.
- Назарова А. Ф.* Популяции, переходные между европеоидами и монголоидами, и возможный путь формирования европеоидов // Генетический портрет народов мира. М. : ПолиМЕдиа, 1999. С. 3 – 16.
- Назарова А. Ф.* К проблеме дифференциации северных монголоидов, европеоидов и америндов на территории Евразии : генетические данные // Цитология и генетика. 2002. Т. 36, № 6. С. 46 – 53.
- Назарова А. Ф.* Биологические и небиологические доказательства палеоазиатского происхождения северных монголоидов, европеоидов и американских индейцев // Докл. АН. 2008. Т. 420, № 3. С. 424 – 429.
- Пути и формы создания и сохранения генофонда ценных локальных пород (метод. рекомендации) / ВНИИ разведения и генетики с.-х. животных. Л., 1979. 160 с.
- Andersson L.* The estimation of blood group gene frequencies: a note on the allocation method // Animal Blood Groups and Biochemical Genetics. 1985. Vol. 16. P. 1 – 7.
- Ishida N., Oyunsuren T., Mashima S., Mukoyama H., Saitou N.* Mitochondrial DNA sequences of various species of the genus Equus with special reference to the phylogenetic relationship between Przewalskii's wild horse and domestic horse // J. of Molecular Evolution. 1995. Vol. 41, № 2. P. 180 – 188.
- Nei M.* Genetic distances between populations // American Naturalist. 1972. Vol. 106. P. 283 – 292.
- Reed C. A.* The beginning of animal domestication // Evolution of domestical animals. London : Longman, 1984. P. 264 – 288.
- Robertson A.* Blood-grouping in dairy improvement // Proc. VII Intern. Congress Animals. Breed. 1956. Vol. 2. P. 79 – 83.

УДК [599.323.45:591.5](470.322)

**К ЭКОЛОГИИ ПОЛЕВОЙ МЫШИ (*APODEMUS AGRARIUS* PALL.)
В ЛЕСОСТЕПНОМ ЧЕРНОЗЕМЬЕ.**

III. СОСТАВ ПОПУЛЯЦИИ И РАЗМНОЖЕНИЕ

**Н. М. Окулова¹, Е. В. Калинкина², Т. А. Миронова¹, С. Ф. Сапельников³,
С. В. Егоров⁴, А. Д. Майорова⁵, А. А. Власов⁶, Е. С. Мутных⁷**

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*

³ *Воронежский государственный природный биосферный заповедник
Россия, 394080, Воронежская обл., пос. Краснолесный*

⁴ *Ивановская сельскохозяйственная академия
Россия, 153012, Иваново, Советская, 45*

⁵ *Ивановский государственный университет
Россия, 153004, Иваново, просп. Ленина, 136*

⁶ *Центрально-Чернозёмный государственный природный биосферный заповедник
Россия, Курская обл., пос. Заповедный*

⁷ *Институт полиомиелита и вирусных энцефалитов им. М. П. Чумакова РАМН
Россия, 142782, Москва, поселение Московский*

Поступила в редакцию 15.05.11 г.

К экологии полевой мыши (*Apodemus agrarius* Pall.) в лесостепном Черноземье. III. Состав популяции и размножение. – Окулова Н. М., Калинкина Е. В., Миронова Т. А., Сапельников С. Ф., Егоров С. В., Майорова А. Д., Власов А. А., Мутных Е. С. – В Центральном Черноземье в популяциях полевой мыши преобладают самцы. В годы пиков численности среди зимовавших мышей отмечается минимальная, а среди сеголеток – максимальная доля самок. Регуляция размножения в основном проявляется в задержке созревания части зимовавших зверьков на 1 – 2 месяца, особенно в годы спада, следующие за пиком; при этом размер выводка минимален в годы пиков.

Ключевые слова: полевая мышь, половая структура, размер выводка, динамика численности.

On the ecology of the field mouse (*Apodemus agrarius* Pall.) in the forest-steppe Chernozem region. III. Population composition and reproduction. – Okulova N. M., Kalinkina E. V., Mironova T. A., Sapelnikov S. F., Yegorov S. V., Majorova A. D., Vlasov A. A., and Mutnykh E. S. – Males prevail in the populations of *Apodemus agrarius* in the Central Chernozem region. During the abundance peaks the portion of females among overwintering animals is minimum and that among this-year ones is maximum. Reproduction regulation is mainly manifested itself in delayed maturation of a part of the overwintering animals for 1 or 2 months, especially during the recession following the peak year.

Key words: field mouse, sexual structure, litter size, abundance dynamics.

Статья представляет собой третье сообщение по экологии полевой мыши Черноземья (см.: Окулова и др., 2011 *а, б*) и посвящена изучению особенностей размножения зверьков и состава популяций.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Изучение полевых мышей проводили в конце лета – осенью 2003 – 2009 гг. в Воронежской, Липецкой и Курской областях, а также весной, летом, осенью и, в меньшей мере, зимой 2006 – 2010 гг. в Тамбовской области. Отловы мышей вели стандартными методами – линиями ловушек Геро. За период исследования на территории работ было изучено 1030 полевых мышей. У каждого зверька определяли массу тела в граммах (*G*) и размеры, состояние органов размножения, размеры семенников и семенных пузырьков у самцов, наличие эмбрионов, жёлтых тел беременности, плацентарных пятен и признаков лактации у самок. На основании полученного комплекса данных делали заключение о ходе размножения. На основании размеров тела, общего габитуса и состояния тимуса устанавливали приблизительный возраст зверьков: взрослые (зимовавшие) и молодые (сеголетки), а также определяли степень половозрелости: половозрелый/неполовозрелый. Зверьки, отловленные с января по июнь, с массой тела более 15 г считались зимовавшими, хотя некоторые из них могли быть рождены в январе – апреле года учёта. В августе – ноябре за зимовавших принимали мышей с массой тела более 25 г и редуцированным тимусом. Статистическую обработку проводили стандартными методами с помощью программного пакета Statistica-6.0. Характеристика района исследования и методики учётов численности приводились ранее (Окулова и др., 2007, 2011 *а*).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В Черноземье за рассматриваемый период (2003 – 2010 гг.) в 2003, 2005 и 2007 гг. отмечалась депрессия численности полевой мыши, тогда как 2004, 2006 и 2009 гг. были годами высокой численности (пика). Для разных частей Черноземья наблюдались некоторые особенности. 2007 г. в Тамбовской области был годом начала спада (спад-1), а 2008 г. – годом продолжения спада (спад-2), в 2009 г. отмечалась депрессия численности. В начале 2010 г. возник небольшой подъём, но во второй половине года из-за засухи и аномальной жары размножение быстро прекратилось, и численность снова упала.

Состав популяции

В целом для изученной территории, а также отдельно для всех областей, кроме Курской, в популяции полевых мышей преобладают самцы (табл. 1). Особенно велика их доля в Липецкой области. Сходное соотношение полов отмечено в пойменных и припойменных ландшафтах Днепроовско-Орельского заповедника (юго-восточная Украина) (Окулова, Антонец, 2002). В низко- и среднегорьях Северо-Западного Кавказа доля самцов немного меньше и составляет 55.5%, ещё меньше она на равнинах, прилежащих к этим горам с севера (Окулова и др., 2010). По-

скольку в Черноземье исследования проводились преимущественно во второй половине лета и осенью, доля сеголеток была велика. По-видимому, зимовавшие самцы сохраняются в Черноземье хуже, чем в других частях ареала. Доля самцов здесь составляет 49.04%, тогда как на Кавказе их в среднем 64.6%, а в Днепроовско-Орельском заповеднике около 68%. Среди самок на долю зимовавших особей в Чернозёмном крае приходится 43.48%. На Кавказе и в Днепроовско-Орельском заповеднике показатели близкие и составляют 43.75 и 40.25% соответственно. Связи между уровнем численности и долей самцов не выявлено как по годам, так и в разных частях Черноземья. В годы с повышенной численностью доля взрослых обычно была меньше, а сеголеток – больше.

Таблица 1
Соотношение половозрастных групп в популяциях полевых мышей (2003 – 2009 гг.)

Область	Всего	Самцы		Сеголетки, %		
		всего	%	всего	самцы	самки
Воронежская	247	127	51.42	62.35	63.78	60.83
Курская	148	68	45.95	68.92	33.24	73,75
Липецкая	56	34	60.71	60.71	64.71	45.45
Тамбовская	579	302	51.89	50.09	48.01	52.35
Всего	1030	531	51.55	56.31	50.96	57.52

Интересно проследить, как проявляется на изучаемом виде эффект Читти – увеличение размеров тела у взрослых особей в годы пика и снижение – в годы депрессий (для сеголеток, согласно этому эффекту, должна проявляться обратная тенденция – увеличение размеров тела в годы депрессий и уменьшение – в годы пиков). Этот эффект был рассмотрен нами на основе данных из Тамбовской области. Согласно табл. 2, для зимовавших зверьков эффект Читти выполняется полностью: в годы пиков зверьки имеют максимальные размеры (27.29 г у самцов и 26.87 г – у самок), а в годы депрессии – минимальные (у самцов до 20.04, у самок – 20.74 г). Сеголетки же весят: самцы – 16.11 и самки – 16.14 г в год пика, 16.26 и 14.57 г – в год спада-1, 15.5 – 15.6 г – в год спада-2, 15.20 и 14.39 г – в год депрессии, 14.94 и 14.32 г – в год подъёма соответственно. В данном случае мы сталкиваемся с противоречием эффекту Читти: сеголетки, наиболее крупные в год пика и спада-1, минимальный вес имеют в год подъёма с неблагоприятными условиями лета и в год депрессии, т.е., по-видимому, годы депрессии для молодых зверьков наименее благоприятны. Из-за аномально высоких температур и малого количества осадков во втором полугодии 2010 г. большая часть зимовавших зверьков погибла.

Доля зимовавших особей в популяции полевых мышей во второй половине года (август – декабрь) даёт представление об их выживаемости (табл. 3). Из данных, приведённых в табл. 3 и на рис. 1, видно, что чем выше среднегодовой уровень численности, тем хуже выживают зимовавшие зверьки обоего пола. Сопоставление доли зимовавших особей в популяции с фазой динамики численности показало, что максимум выживших приходится на годы депрессии численности, а хуже всего выживают зимовавшие зверьки в годы спада или подъёма численности с аномальной погодой летом (рис. 2).

Таблица 2

Масса тела полевых мышей разного возраста и с разным участием в размножении в годы с разными фазами динамики численности (Тамбовская область), г

Год, фаза	Сезон	Самцы				Самки			
		Взрослые		Молодые		Взрослые		Молодые	
		Размн.	Не размн.	Размн.	Не размн.	Размн.	Не размн.	Размн.	Не размн.
2006 пик	I–VI	27.16 (34)	–	–	–	26.58 (15)	21.66 (9)	–	8.5 (1)
	VIII–XI	27.43 (31)	–	21.54 (9)	15.27 (59)	29.20 (22)	–	18.77 (18)	15.21 (43)
	За год	27.29 (65)	–	21.54 (9)	15.27 (59)	28.14 (37)	21.66 (9)	18.77 (18)	15.06 (44)
2007, спад-1	I–VI	15.84 (12)	23.3 (51)	–	–	20.24 (16)	16.68 (34)	–	14.13(1)
	VIII–XI	26.89 (3)	–	21.87 (13)	13.74 (29)	28.97 (7)	–	20.12 (10)	12.28 (24)
	За год	18.05 (15)	23.3 (51)	21.87 (13)	13.74 (29)	23.06 (23)	16.68 (34)	20.12 (10)	12.35 (25)
2008, спад-2	I–VI	24.93 (4)	–	–	11.74 (3)	35.09 (5)	–	–	13.30 (2)
	VIII–XI	31.89 (2)	–	21.84 (1)	15.86 (14)	29.73 (9)	–	23.42 (3)	14.70 (21)
	За год	27.27 (6)	–	21.84 (1)	15.13 (17)	31.64 (14)	–	23.42 (3)	14.58 (23)
2009, депрес- сия	I–VI	21.09 (8)	19.62 (1)	–	12.30 (1)	19.04 (2)	15.92 (1)	14.09 (1)	14.42(6)
	VIII–XI	–	–	–	15.78 (5)	24.76 (2)	–	–	13.22 (4)
	За год	21.09 (8)	19.62 (1)	–	15.20 (6)	21.9 (4)	15.92(1)	14.09 (1)	14.42 (10)
2010	IV–VII	25.20 (10)	–	–	11.11 (2)	24.97 (7)	18.29 (2)	14.65 (1)	10.85 (2)
	VIII–XI	29.25 (1)	–	–	15.79 (9)	24.84 (1)	–	20.08 (1)	14.44 (7)
	За год	25.57 (11)	–	–	14.94 (11)	24.95 (8)	18.29 (2)	17.37 (2)	13.64 (9)
За все годы	I–VI	24.03 (68)	23.24 (52)	–	11.49 (5)	24.69 (45)	17.71 (46)	14.37 (2)	13.52 (12)
	VIII–XI	27.46 (38)	–	21.74 (23)	21.26 (115)	28.95 (41)	–	19.67 (32)	14.26 (99)
	За год	25.26 (106)	23.23 (52)	21.74 (23)	14.85 (122)	26.72 (86)	17.40 (46)	19.36 (34)	14.18 (111)

Примечание. В скобках указано число зверьков. Размн. – размножаются, не размн. – не размножаются.

Размножение

Характер участия самок в размножении приводится в табл. 2 – 4. Ко второй половине года все зимовавшие самки участвуют в размножении. То же отмечается для оптимума ареала полевой мыши в Северной Осетии (Карасёва, 2008) и для других частей ареала (Окулова, Антонец, 2002; Тихонова и др., 2005; Окулова и др., 2009).

Сезонность размножения мы изучали на материале из Тамбовской области, где наблюдения проводились в течение всего года (табл. 5). Размножение возможно в некоторые годы и зимой. Так, в январе 2007 г. из трёх пойманных самок одна

Таблица 3

Процент зимовавших полевых мышей в популяции во второй половине года в годы с разной фазой цикла численности (среднее по региону)

Год	Фаза динамики численности	Самцы		Самки	
		<i>n</i>	%	<i>n</i>	%
2003	Депрессия	15	46.67	11	54.50
2004	Пик	64	23.44	52	15.38
2005	Депрессия	17	35.29	32	40.63
2006	Пик	151	35.1	112	42.86
2007	Спад-1	82	31.71	69	26.09
2008	Спад-2	24	41.67	63	44.44
2009	Депрессия	37	8.11	46	21.74
2010	Подъём	10	10	9	11.11
За все годы		400	28.5	383	32.90

была впервые рожавшая кормящая самка ($G = 17$ г), а в марте того же года из 11 пойманных самок одна ($G = 19.5$ г) также оказалась рожавшей, с 6 свежими плацентарными пятнами. В год пика (2006) мыши размножались и в декабре. Подснежное размножение у полевых мышей отмечалось также Ю. А. Дарманом (1988) в Хинганском заповеднике 1 раз за 9 лет наблюдений.

Напротив, в Волго-Ахтубинской пойме подснежного размножения полевых мышей не отмечалось (Петров, Рожков, 1963).

Из данных, приведённых в табл. 2, 4, видно, что в первом полугодии среди перезимовавших самок отмечаются особи, не участвующие в размножении. Если

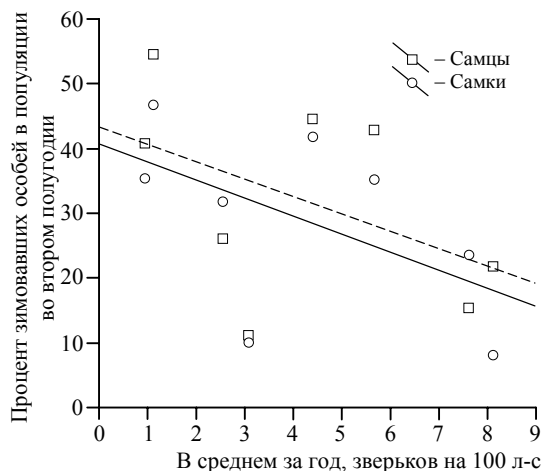


Рис. 1. Зависимость доли зимовавших полевых мышей в популяции во втором полугодии от среднегодового уровня численности

среди 44 зимовавших самок во втором полугодии размножались 100%, то в первой половине года в размножении не принимали участие 37.5% ($n = 24$) в год пика (2006) и 67 – 70% ($n = 86$) в остальные годы. Как правило, не размножаются взрослые самки с небольшим весом. Если обратиться к табл. 2, то можно заметить, что средний вес тела у размножающихся зимовавших самок в 1-й половине года выше, чем у незимующихся: в год пика и спада-1 – на 4 – 5 г, т.е. мелкие самки вступают в размножение

позже, чем более крупные. Возможно, это особи, родившиеся зимой. В итоге продуктивность популяции уменьшается за счёт позднего вступления в размножение части взрослых самок. Во втором полугодии размножающиеся самки-сеголетки тяжелее незимующихся на 3.5 – 3.7 г в годы пика и на 5 – 8 г. в годы спада. Из табл. 5

видно, что размножение происходит во все сезоны года. Максимальный процент размножающихся самок отмечен летом, а минимальный – осенью. Среднее число эмбрионов максимально летом и минимально зимой. Сезонный пик размножения приходился на июнь – август в Центральном Черноземье и Волго-Ахтубинской пойме (Петров, Рожков, 1963), тогда как в Амурской области – на август (Дарман, 1988).

Участие в размножении. В годы подъёма и пика в размножении принимает участие максимальная часть популяции (самцы – 50 – 55.6%, самки – 54.6 – 57.1%), в год депрессии – средняя (29.2 и 58.6%), а в год спада размножается минимальная доля зверьков (25.93 и 39.53%). Участие в размножении сеголеток составляет в среднем по региону 30.9% для самцов и 37.6% для самок. Самки-сеголетки размножались наиболее активно в годы спада и подъёма численности, слабее – в годы максимального пика и депрессии. В лесах Южного Приморья самки-сеголетки полевой мыши гораздо активнее участвовали в размножении – 64.3%, а в целом для всех самок 71.7% (данные Н. М. Окуловой за 1976 г., пик численности). Линейная или гиперболическая зависимость между численностью (x) и долей размножающихся самок-сеголеток (y_1) у полевых мышей не прослеживается. Метод кусочно-линейной регрессии показал, что имеет место нелинейная связь при $r = 0.88$; ею описывается 77.11% дисперсии. Уравнения, описывающие связь, имеют вид:

$$1) y_1 = 21.4610 + 0.9185x; 2) y_1 = 70.9533 - 1.3416x.$$

Точка перелома при $y = 40$ зв./%. Эти уравнения говорят о том, что с началом роста численности доля размножающихся самок-сеголеток возрастает, а затем, с дальнейшим ростом, их доля начинает снижаться.

В годы пика размножалась максимальная доля самцов-сеголеток (29.5%), почти такая же ситуация была в год спада-1 (29.4) и гораздо меньше – при дальнейшем снижении численности (12.5); в год депрессии размножения самцов-сеголеток не наблюдалось.

У полевых мышей не отмечается известная для полёвок схема авторегуляции, когда в годы пиков сеголетки размножаются слабо, а в годы депрессий – максимально, при 100%-ном участии зимовавших самок в размножении с самого начала сезона, и процент размножающихся самок-сеголеток связан с уровнем численности по модели простой гиперболы (Кошкина, 1974; Окулова, Бернштейн, 1995).

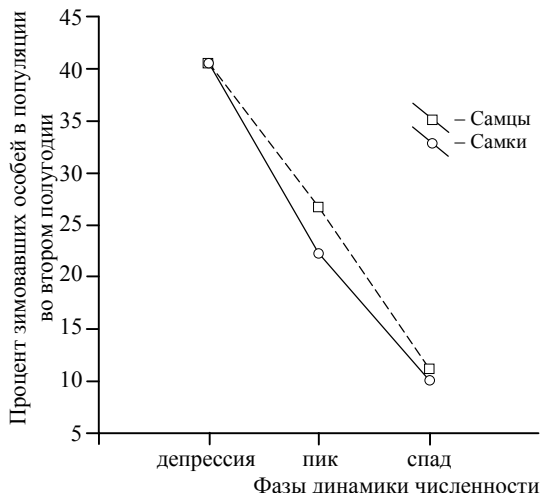


Рис. 2. Зависимость доли зимовавших полевых мышей в популяции во втором полугодии от фазы динамики численности

Размер выводка, как видно из табл. 4, составляет для взрослых особей 5.97, а для молодых – 5.80, в среднем 5.89 для всего региона. При этом средний размер выводка в Воронежской области выше среднего и составляет 6.24, в Курской области ещё выше – 6.67, в Липецкой области близко к средним значениям – 6.0, в Тамбовской области ниже среднего – 5.19. Как и в других частях ареала, имеется зависимость величины выводка от массы тела самок: у крупных самок выводок больше. Выявить достоверную линейную зависимость величины выводка (y_2) от плотности популяции (x) не удалось. Метод кусочно-линейной регрессии показал, что связь имеется, но она криволинейна. Для зимовавших самок связь описывается уравнениями:

$$1) y_2' = 5.5560 - 0.07005x; 2) y_2' = 6.3829 + 0.08930x;$$

точка перелома 5.99. Коэффициент корреляции $r = 0.89$; этой связью описывается 78.4% дисперсии. Аналогичные уравнения для самок-сеголеток имеют вид:

$$1) y_2'' = 5.3348 - 0.0022x; 2) y_2'' = 6.410 + 0.2683x;$$

точка перелома 6.10; $r = 0.91$; описывается 82.47% дисперсии. В обеих возрастных группах самок с ростом численности размер выводка сначала уменьшается, а потом возрастает.

Таблица 4

Размножение полевой мыши в Центральном Черноземье (август – октябрь)

Область	Год	Зверьков 100/л-с	N, всего зверьков	Самки								
				Все				Молодые				
				Все	Взрослые	разм., %	СЧЭ	СЧП	Все	Молодые	разм., %	СЧЭ
Воронежская	2003	1.12	26	11	6	(100)	7 (4)	1.6 (4)	5	20	5 (1)	1(1)
	2004	3.64	67	28	7	(100)	5 (2)	1.67 (3)	21	33.3	7 (2)	1 (2)
	2005	0.76	16	10	6	(100)	5 (1)	1.5 (2)	4	75	6 (3)	1 (3)
	2007	2.0	35	13	8	(100)	5.75 (8)	1.58 (8)	5	60	7 (2)	1.5 (2)
	2008	6.52	39	26	20	100	6.5 (16)	1.8 (20)	6	66.7	5 (2)	1 (3)
	2009	14.8	64	32	–	–	–	–	32	60	нд	1.85 (10)
	итого	4.81	247	120	47	100	6.28 (31)	1.7 (37)	73	54.8	6.1 (10)	1.45 (21)
Курская	2004	11.6	49	24	1	(100)	–	1 (1)	23	39.1	6.8 (5)	1 (5)
	2005	1.16	33	22	7	(100)	7.8 (5)	1.57 (7)	15	40	6 (4)	1 (6)
	2006	3.86	35	18	8	(100)	6.33 (3)	1.33 (3)	10	50	5.67 (3)	1.67 (3)
	2007	1.44	31	16	5	(100)	7 (3)	1.4 (5)	11	27.3	6.33 (3)	1 (3)
	итого	4.52	148	80	21	100	7.18 (11)	1.44 (16)	59	39.98	6.27 (15)	1.12 (17)
Липецкая	2006	2.14	56	22	12	(100)	6.14 (7)	1 (7)	10	10	5 (1)	1 (1)
	2006	11.04	241	108	46	100	4.6 (15)	1.98 (21)	53	9.09	4.75 (4)	1 (6)
Тамбовская	2007	4.25	200	92	57	100	6 (1)	1.01 (1)	35	45.7	6.67 (3)	1 (13)
	2008	2.32	63	40	14	(100)	6.75 (4)	1.3 (10)	26	11.54	–	1.00 (3)
	2009	1.45	27	16	5	(80)	5.0 (3)	1.00 (2)	11	9.1	3(1)	1(1)
	2010	3.10	43	21	10	(80)	5.67 (6)	1.25 (8)	11	81.82	6 (1)	1.0 (1)
	Итого	3.72	579	277	133	98.6	5.14 (29)	1.67 (40)	145	29.69	5.33 (9)	1.03 (24)
	За все годы по региону	3.80	1030	499	212	99.1	5.97 (78)	1.60 (100)	287	38.83	5.80 (35)	1.18 (63)

Примечание. СЧЭ – среднее число эмбрионов; СЧП – среднее число пометов; в скобках – число самок; в случае процентов – расчёт по недостаточному материалу; нд – нет данных.

К ЭКОЛОГИИ ПОЛЕВОЙ МЫШИ (*APODEMUS AGRARIUS* PALL.)

В оптимуме ареала (Северная Осетия) (Карасёва, 2008) размер выводка у зимовавших особей составляет 5.1, что меньше, чем в Черноземье (5.97) и больше, чем на других участках ареала юга Русской равнины (юго-восточная Украина, Волго-Донские степи, Северо-Западный Кавказ и Западное Предкавказье) (Окулова, Антонец, 2002; Тихонова и др., 2005; Окулова и др., 2010). В то же время у сеголеток в районе работ размер выводка меньше, чем в Северной Осетии (5.80 против 5.94), близок к данным по Краснодарскому краю и меньше, чем в Приднестровье. В Волго-Ахтубинской пойме средний для популяции выводок значительно больше и составляет 6.3 (Петров, Рожков, 1963). В лесостепи Черноземья максимальный размер выводка наблюдался нами в обеих возрастных группах на фазах спада, минимальный – на фазе пика. В Хинганском заповеднике (Амурская область) максимальные выводки наблюдали на фазе роста численности, а минимальные – в годы депрессии и спада (Дарман, 1988). В лесах южного Приморья (данные Н. М. Окуловой за 1976 г., пик численности) размер выводка составлял 6.0.

Таблица 5

Участие в размножении самок полевых мышей в различные сезоны года, Тамбовская область, 2006 – 2009 гг.

Сезон	% размножающихся самок по годам					
	2006 пик	2007 спад-1	2008 спад-2	2009 депрессия	2010 подъём	Всего
Весна (III–V)	70±10.25 (20)	27.91±5.81 (43)	нд	30±14.49 (10)	70±14.49 (10)	43.37±3.44 (83)
Лето (VI–VIII)	68.42±10.66 (19)	75±12.50 (12)	71.43±12.07 (14)	100±0 (2)	100±5 (4)	74.51±6.10 (51)
Осень (IX–XI)	43.86±6.57 (57)	27.59±8.30 (29)	26.92±8.7 (26)	0	14.29±4.41 (7)	33.33±4.25 (123)
Зима (XII–II)	–	46.67±12.88 (15)	нд	нд	нд	46.67±12.88 (15)
За год	54.17±4.92	36.36±4.80	42.50±7.82	35.7±1.00	57.14±10.80	45.02±2.56
Всего самок	96	99	40	12	21	268
Среднее число эмбрионов						
Весна (III–V)	5.40±0.34 (10)	3.75±0.37 (8)	нд	5 (2)	5.75± 0.63 (4)	4.87±0.27 (24)
Лето (VI–VIII)	6.57±0.48 (7)	7±0.58 (4)	6.75±0.63 (4)	6 (1)	6.5 (2)	6.67±0.28 (18)
Осень (IX–XI)	5.07±0.51 (14)	6 (1)	нд	нд	нд	5.13±0.48 (15)
Зима (XII–II)	нд	2.0 (5)	нд	нд	нд	2±0 (5)
За год	5.52±0.29	4.11±0.48	6.75±0.63	5.33± 0.33	6±0.58	5.23±0.23
Всего самок	31	18	4	3	6	62

Среднее число помётов, по нашим наблюдениям, не связано с уровнем численности.

На Северо-Западном Кавказе отмечалось снижение интенсивности размножения зимовавших самок подрода *Sylvaemus* – *S. ponticus*, *S. uralensis* f. *ciscaucasicus* в весенний период, следующий после пика численности (Окулова и др., 2009), ранее также отмеченное В. Г. Топилиной (1988).

Для мышей *A. (S.) uralensis* на Северо-Западном Кавказе и в Предкавказье было выявлено авторегуляционное воздействие численности на размер выводка и, в меньшей мере, на интенсивность размножения (Окулова и др., 2009).

По-видимому, разные сроки вступления в весеннее размножение взрослых самок в зависимости от фазы цикла численности свойственны мышам рода *Apodemus* s.l. (подроды *Apodemus*, *Sylvaemus*) и являются одним из путей авторегуляции размножения, тогда как зависимость между характером размножения сеголеток и плотностью популяции, хотя и имеет место, но играет не столь значительную роль у *Apodemus agrarius* по сравнению с другими представителями *Apodemus* s.l. и особенно – полёвками.

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

Дарман Ю. А. Динамика численности мышевидных грызунов в Хинганском заповеднике // Грызуны : материалы 7-го Всесоюз. совещ. : в 2 т. / Ин-т экологии растений и животных УрО АН СССР. Свердловск, 1988. Т. 2. С. 114 – 115.

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.

Кожкина Т. В. Популяционная регуляция численности у грызунов : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Свердловск, 1974. 59 с.

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., Бернштейн А. Д. Доля размножающихся среди самок-сеголеток – гибкий демографический параметр у лесных полёвок // Экология популяций : структура и динамика : материалы Всерос. совещ. : в 2 ч. / Ин-т проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН. М., 1995. Ч. 2. С. 667 – 678.

Окулова Н. М., Беляев В. Г., Солдатов Г. М., Константинов О. К. Факторы цикличности в динамике численности мелких лесных грызунов южного Сихотэ-Алиня // Тез. докл. 5-го Всесоюз. совещ. по грызунам. Саратов : Изд-во Саратов. ун-та, 1980. С. 249 – 250.

Окулова Н. М., Горбатов Н. А., Солдатов Г. М. Полевая мышь в природных очагах вирусных инфекций лесных ландшафтов Приморского края // Динамика численности грызунов 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.

К ЭКОЛОГИИ ПОЛЕВОЙ МЫШИ (*APODEMUS AGRARIUS* PALL.)

Окулова Н. М., Рябова Т. Е., Василенко Л. Е. Размножение и продуктивность популяций лесных мышей подрода *Sylvaemus* (Muridae, Rodentia) на Северо-Западном Кавказе и в Предкавказье // Животный мир горных территорий : материалы науч. конф. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2009. С. 394 – 399.

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 Междунар. 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 г. № 2. С. 174 – 184.

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 (*Apodemus agrarius* Pall.) в лесостепном Черноземье. II. Биотопы и питание // Поволж. экол. журн. 2011 г. № 3. С. 370 – 377.

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.

Тихонова Г. Н., Тихонов И. А., Суров А. В., Богомолов П. Л. Влияние антропогенного фактора на популяции фоновых видов грызунов степной зоны Волжско-Донского бассейна // Биоресурсы и биоразнообразие экосистем Поволжья : прошлое, настоящее, будущее : материалы Междунар. совещ. Саратов : Изд-во Саратов. ун-та, 2005. С. 193 – 195.

Топилина В. Г. Динамика популяций лесных мышей Кавказского заповедника в связи с высотной поясностью // Популяционные исследования животных в заповедниках. М. : Наука, 1988. С. 145 – 163.

УДК 598.241.3(470.44)

**ФАКТОРЫ, ОБУСЛОВЛИВАЮЩИЕ
МНОГОЛЕТНЮЮ ДИНАМИКУ ЧИСЛЕННОСТИ
ЗАВОЛЖСКОЙ ПОПУЛЯЦИИ ДРОФЫ (*OTIS TARDA* L.)**

**М. Л. Опарин¹, О. С. Опарина¹, И. А. Кондратенков²,
А. Б. Мамаев¹, В. В. Пискунов¹**

¹ *Саратовский филиал Института проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН
Россия, 410028, Саратов, Рабочая, 24*

E-mail: oparinml@mail.ru

² *Комитет охотничьего хозяйства и рыболовства Саратовской области
Россия, 410026, Саратов, Степана Разина, 52*

Поступила в редакцию 07.11.11 г.

Факторы, обуславливающие многолетнюю динамику численности Заволжской популяции дрофы (*Otis tarda* L.). – Опарин М. Л., Опарина О. С., Кондратенков И. А., Мамаев А. Б., Пискунов В. В. – Представлены результаты учетов дрофы в южной части саратовского Заволжья на площади 12000 тыс. км² за 1990 – 2010-е гг., проведен анализ динамики численности и выявлены факторы, ее обуславливающие. Исследованы данные по распределению дроф по биотопам в период предмиграционных кочевок, а также выполнен анализ демографической и пространственной структуры популяции.

Ключевые слова: *Otis tarda*, динамика численности, факторы динамики численности, демографическая структура, пространственная структура.

Factors causing the long-term dynamics of the numbers of Trans-Volga bustard population (*Otis tarda* L.). – Oparin M. L., Oparina O. S., Kondratenkov I. A., Mamayev A. B., and Piskunov V. V. – The results of our survey of bustards in the southern part of the Saratov Trans-Volga region over the area of 12,000 thousand sq. km for 1990 – 2010 are presented, analysis of the abundance dynamics was done, and factors causing it were revealed. Data on the distribution of bustards over their biotopes in the period of premigratory roaming were studied, and the demographic and spatial structure of the population was analyzed.

Key words: *Otis tarda*, abundance dynamics, abundance dynamics factors, demographic structure, spatial structure.

ВВЕДЕНИЕ

В настоящее время дрофа в международном аспекте относится к числу глобально угрожаемых видов. Она занесена в Приложение I Директивы Совета Европы, в Приложение II Бернской конвенции, в Приложение I Боннской конвенции, в Приложение II СИТЕС, в Красный Список МСОП-1996 («угрожаемый вид»). Дрофа занесена в Красную книгу Российской Федерации (III категория), в Красную книгу Казахстана (I категория – исчезающий вид), в Красную книгу Украины (I категория – исчезающий вид) и Красную книгу Молдавии (I категория).

Таким образом, сохранение и восстановление популяций дрофы является важной задачей не только в национальном, но и международном масштабе. В саратовском Заволжье, по данным учетов 1998 – 2000 гг. (Опарин и др., 2003), обитало от

4.5 до 6.0 тыс. дроф (*Otis tarda* L.), что составляло не менее 80% от численности этого вида в Центральной и Восточной Европе. В настоящее время саратовское Заволжье является единственным и последним крупным очагом гнездования восточно-европейской популяции дрофы, обеспечивающим ее репродукцию. От состояния Заволжской популяции зависит все дальнейшее существование восточно-европейской группы популяций дрофы. Однако данные, полученные нами в 2000-е гг. при выполнении работ на отдельных наиболее заселенных дрофой ранее токовых участках (Опарина, Опарин, 2006; Опарина и др., 2008) показали тенденцию сокращения численности описываемой популяции. Полномасштабные учетные работы, выполненные нами в 2011 г. по методике, применявшейся в 1998 – 2000 гг., на той же территории и практически тем же составом учетчиков выявили сокращение численности исследуемой популяции дрофы почти на 70%.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Характеристика района исследования. Обследованная территория, составляющая 12000 км², располагалась в южной половине саратовского Заволжья на территориях Ровенского, Энгельского, Советского, Краснокутского, Федоровского, Питерского, Ершовского, Дергачевского и Новоузенского районов области, где отмечается наибольшая плотность особей исследуемого вида. Она входит в Заволжскую провинцию сухостепной зоны, для которой характерны суббореальные умеренно континентальные восточно-европейские южные степные ландшафты. Это низменные аллювиальные равнины, пологоволнистые, плоские и пологонаклонные с покровом лесса, лессовидных суглинков, сыртовых глин (Тарасов, 1968; Юго-Восток Европейской части СССР, 1971; Ландшафтная карта СССР, 1987; Исаченко, Шляпников, 1989).

Климат описываемого района, по данным Краснокутской метеостанции, сухой континентальный. Лето здесь жаркое (средняя температура июля 23 – 24°C), а зима холодная (средняя температура января -13°C). Годовое количество осадков 300 мм. Основное количество осадков выпадает летом, а испаряемость с открытой водной поверхности в 2 – 2.5 раза превосходит количество выпадающих осадков. Годовой коэффициент увлажнения по Высоцкому – Иванову 0.33 – 0.50. Вероятность сухих и засушливых лет более 30%.

Рельеф территории довольно однообразен и представлен сыртовой равниной, сформировавшейся вследствие постепенного перехода высоких сыртов в Прикаспийскую низменность. Абсолютные высоты невелики (30 – 80 м). Превышение водоразделов над долинами балок незначительное, днища балок врезаны лишь на несколько метров, характерны пологие склоны.

В почвенном покрове преобладают зональные каштановые-суглинистые и супесчаные почвы, характерны солонцеватые почвы и солонцовые комплексы. Долевое участие зональных суглинистых почв в сухостепной зоне Поволжья составляет 62%, солонцеватых 24%, супесчаных и песчаных автоморфных почв и песков 6%, лугово-степных почв 5%, аллювиальных почв 3% (Сельскохозяйственное использование..., 1988).

Для обследуемой территории характерна высокая земледельческая освоенность. По официальным данным Саратовского областного управления сельского

хозяйства, пахотные земли занимают 70% общей площади территории (из них 20–25% приходится на залежи и пары). Около 25 – 27% площади занимают природные пастбища, которые имеют существенное значение для животноводства, и 1 – 2% – луговые сенокосы. На пашне преобладают зерновые (озимая и яровая пшеницы, яровой ячмень, просо, озимая рожь), кормовые культуры и однолетние травы (суданка). В хозяйствах представлено также мясо-молочное скотоводство и овцеводство.

В ботанико-географическом отношении изучаемая территория относится к типчаково-ковыльным степям Заволжско-Казахстанской степной провинции (Ергенинско-Заволжской подпровинции) в составе Евроазиатской степной области (Ботанико-географическое районирование..., 1979).

Карта растительности европейской части СССР (1979) характеризует данную территорию как сельскохозяйственные земли (пашни, а также залежи и сбитые полынковые, ромашниково-белополынные, белополынные пастбища) на месте сухих бедноразнотравных типчаково-ковыльных заволжско-казахстанских степей (*Stipa lessingiana*, *S. capillata*, *Festuca valesiaca*, *Tanacetum achilleifolium*). Здесь представлены два варианта степи: а) северные сухие степи на темно-каштановых почвах, часто в комплексе с типчаково-белополынными (*Artemisia lercheana*), типчаково-ромашниковыми и белополынными сообществами на солонцах; б) южные сухие степи на темнокаштановых солонцеватых и каштановых почвах с участием в комплексе также и ксерофитноразнотравно-чернополынных и чернополынно-ромашниковых (*Artemisia pauciflora*, *Kochia prostrata*, *Tanacetum achilleifolium*) сообществ на солонцах.

На фоне этих сообществ встречаются фрагменты гемипсаммофитных и реже псаммофитных степей. Сельскохозяйственные земли (пашни, залежи, сбитые пастбища с господством *Euphorbia seguierana* и др.) расположены на месте гемипсаммофитных разнотравно-типчаково-тырсовых и типчаково-тырсовых (бедноразнотравных) заволжско-казахстанских степей (*Stipa capillata*, *Festuca valesiaca*, иногда *Stipa borystenica*, реже другие виды ковылей, местами *Agropyron fragile* и *Cleistogenes squarrosa*, гемипсаммофильное разнотравье – *Euphorbia seguierana*, *Helichrysum arenarium*, *Artemisia marschalliana*) на супесчаных темнокаштановых и каштановых почвах, преимущественно на надлуговых террасах рек. Реже встречаются псаммофитные разнотравно-типчаково-песчаноковыльные и типчаково-песчаноковыльные степи (*Stipa borystenica*, *Festuca beckeri*, *Agropyron fragile*, гемипсаммофильное и псаммофильное разнотравье (*Euphorbia seguierana*, *Thymus pallasianus*, *Achillea micrantha*, *Artemisia marschalliana*)) на темно-серых песках, а также бугристые пески, более или менее заросшие псаммофилами (*Leymus racemosus*, *Agropyron fragile*, *Artemisia arenaria*).

Низкое степное Заволжье издавна считалось одной из главных зерновых житниц страны. Об этом говорит его высокая земледельческая освоенность, чрезмерные антропогенные нагрузки на степные экосистемы. Однако серьезным препятствием земледелию являются негативные природные процессы. Бедствием для сельского хозяйства Заволжья, имеющего в основном зерновое направление, являются довольно устойчивая суховеино-засушливая погода, большая повторяемость сухих восточных ветров, вызывающих пыльные бури, портящих посевы и особенно гу-

бительных в пору созревания урожая. В этих условиях пахотные земли дают крайне неустойчивые и пониженные урожаи, нередки и совсем неурожайные годы (Юго-Восток европейской части СССР, 1971).

По данным Государственного (национального) доклада о состоянии и использовании земель Российской Федерации (1997), распаханность степной территории превышает экологически допустимые пределы, что усиливает процессы деградации почв, вызывает ухудшение гидрологического режима водосборных бассейнов, снижает способность степных ландшафтов к саморегуляции, уменьшает продуктивность сельскохозяйственных угодий.

В целом экологическая ситуация, складывающаяся на исследуемой территории, оценивается как умеренно острая (Экологическая карта России, 1999). Состояние природных элементов окружающей среды не оказывает негативного влияния на здоровье человека, однако естественные ресурсы территории существенно деградированы. Основные негативные факторы: понижение естественного плодородия почв (дегумификация), ускоренная эрозия почв, вторичное засоление почв, деградация природных пастбищ.

По утверждению В. В. Докучаева (1953, с. 131), сделанному уже более 100 лет назад на основании анализа накопленных к тому времени данных, степные территории подвергаются «хотя и очень медленному, но упорно и неуклонно прогрессирующему иссушению». В настоящее время проблемы, связанные с глобальным потеплением климата, особенно актуальны для регионов, подверженных засухе, поскольку такое потепление может усилить процессы деградации окружающей среды, обострить их социальные и экономические последствия. На территории России за последние 100 лет (1891 – 1998 гг.) зафиксировано повышение температуры воздуха на 0.56°C, хотя в отдельных районах, в том числе и в саратовском Заволжье, повышение температуры существенно (в 2-3 раза) выше. Прогнозируется дальнейшее повышение температур в зонах степи и лесостепи на 1-2°C. В европейской части степи при этом ожидается еще большее иссушение (Глазовский, Орловский, 1996).

На обследованной нами территории в 1990-х гг. местообитания дроф имели следующую структуру: посевы занимали 43.2% от общей площади территории, пары – 8.9%, залежи – 18.0%, целинные земли (пастбища и сенокосы) – 19.6%, непригодные для обитания дрофы земли (населенные пункты, водоёмы, лесные насаждения, дороги и т.п.) – 10.3%. Посевы имели следующую структуру (в процентах от площади района исследования): озимые зерновые – 9.8%, ранние яровые зерновые – 17.4%, многолетние травы – 0.6%, поздние яровые зерновые и суданка – 8.6%, пропашные – 6.8% (Структура посевных площадей..., 2000).

В начале 1900-х гг. пашня занимала 35.7% площади Заволжья, населенные пункты, лесные насаждения, водные объекты – 2.3%, целинные земли – 62.0%. Из-за практиковавшейся переложной структуры севооборота залежи составляли 15.1% от общей площади территории, озимая рожь – 4.6%, ранние яровые – 14.9%, поздние яровые – 0.9%, пропашные – 0.2%, пары практически отсутствовали (Новоузенский уезд..., 1912).

В 1980-х гг. посевные площади занимали 61.2%, пары – 8.9%. Посевы имели следующую структуру в процентах от площади района: озимые зерновые – 12.8%,

ранние яровые зерновые – 22.9%, многолетние травы – 4.4%, поздние яровые и суданка – 11.9%, пропашные – 9.2%. Целинные земли и земли под населенными пунктами, водоёмами, лесными насаждениями, дорогами имели ту же площадь, что и в настоящее время (Структура посевных площадей..., 1986).

Пастбищная нагрузка в те же отрезки времени, когда рассматривалась структура севооборота, имела следующие значения: 10-е годы XX в. – 1.5 условных голов овец на 1 га; 80-е годы XX в. – 7.3 условных голов овец на 1 га; 2000 год – 0.7 условных голов овец на гектар. Для определения уровня пастбищной нагрузки использовались данные статистического сборника «Новоузенский уезд в естественноисторическом и хозяйственном отношении» (1912) и статистические данные Саратовского областного управления сельского хозяйства (1986, 2000). Значительная концентрация скота на естественных пастбищных угодьях, имевшая место с конца 50-х по начало 90-х гг. XX в., по всей вероятности, привела к элиминации потомства тех самок популяции дрофы, которые гнездились на целинных участках. По устному сообщению В. Л. Маркелова (натуралист), который с 1967 по 1993 г. пас скот в окрестностях с. Дьяковка Краснокутского района Саратовской области, он до 1977 г. ежегодно находил 1 – 3 гнезда дрофы на целине. После 1977 г. ни одной находки гнёзд дрофы на пастбищах им сделано не было. Данные факты указывают на верность нашего предположения. Первое сообщение о гнездовании дроф на посевах зерновых находим у В. Левшина (1813), использовавшего данные XVIII – XIX вв. По нашему предположению, в процессе земледельческого освоения степей часть самок дроф начала гнездиться в агроценозах. Резкое сокращение площадей естественных степных участков и значительное увеличение на них пастбищной нагрузки обусловило элиминацию потомства самок, которые в качестве гнездовых стадий выбирали целинные участки. Таким образом, к концу 70-х гг. XX в. в саратовском Заволжье завершился процесс отбора, и популяция дрофы стала состоять лишь из тех птиц, которые гнездятся в агроценозах.

Кроме этого следует указать, что с середины 60-х гг. до конца 80-х гг. XX в. пестицидами (гербициды, инсектициды) обрабатывались практически все посевные площади. Высев производился протравленными гранозаном семенами. Как известно, гранозан обладает выраженным эмбриотаксическим эффектом, то же можно сказать и о гербициде (2,4-Д аминная соль), который использовался в дозах 1.5 – 2.0 кг на га, стоит вспомнить и об инсектицидах, в число которых до конца 60-х гг. входили севин и ДДТ. Все это не могло не влиять на репродукцию и продолжительность жизни дроф. Кроме того, в 60 – 80-е гг. прошедшего столетия применялась масса гранулированных минеральных удобрений, которые часто в нарушение правил хранения и применения могли сваливаться около полей, что вызывало отравление птиц, склевавших гранулы в качестве гастролитов.

С конца 80-х гг. в связи со складывающейся экономической ситуацией резко сократилось применение пестицидов и минеральных удобрений. И в настоящее время негативные факторы, связанные с применением в сельскохозяственном производстве химических препаратов, практически не влияют на Заволжскую популяцию дрофы (если не считать отдаленных последствий их прежнего применения).

Методы. В задачу нашего исследования входило изучение динамики численности дрофы в южной части саратовского Заволжья при изменении сельскохозяй-

ственной нагрузки и структуры севооборота. Работы были проведены с 1998 по 2011 г. Учёты численности дроф выполнялись в осеннее время перед отлетом на зимовку в период с 20 по 29 сентября.

Первая оценка численности дрофы в южной половине саратовского Заволжья, основанная на широкомасштабных полевых учетных работах на значительной по площади территории, была выполнена нами (Опарин и др., 2003). В остальной литературе имеются лишь упоминания о наличии этих птиц на данной территории (Паллас, 1773, 1778; Богданов, 1871; Радищев, 1903; Бостанжогло, 1911; Волчанецкий, Яльцев, 1934; Волчанецкий, 1937; Барабаш-Никифоров, Козловский, 1941; Спангенберг, 1951; Кириков, 1966; Лебедева, 1968). Ряд авторов в период 1970 – 1980 гг. ориентировочно оценивали численность дрофы в саратовском Заволжье в 1.5 – 2.5 тыс. особей (Исаков, 1974; Исаков, Флинт, 1987; Хрустов, 1989; Опарина и др., 1998).

Учётные работы на описанной территории проводились в 1998 – 1999 гг. на площади 12000 км², а в 2000 г. – на площади 11600 км². В 1998 г. учёты проведены в период с 20 по 29 сентября, в 1999 – 2000 гг. – с 15 по 24 сентября. В качестве картографической основы использовалась общегеографическая карта масштаба 1 : 100000. Система стратификации учётной площади сохранялась на протяжении всего периода обследований. В 1998 – 2000 гг. учёты осуществлялись 6 группами учётников на автомобилях. За каждой группой был закреплен фиксированный участок в 2000 км². В 2000 г. на одном участке было обследовано не 10 страт, как обычно, а 8.

Страта 10×20 км являлась дневной учётной площадью каждой группы учётников. Учёт проводился на маршрутах, закладываемых таким образом, чтобы была обследована вся территория. На картографическую основу наносились местообитания дрофы и места обнаружения этих птиц. Данные о количестве птиц, при возможности количество ♀♀, ♂♂ и молодых, времени обнаружения, заносились в учётную карточку.

Статистический анализ полученного материала производился с помощью непараметрических и параметрических критериев (Урбах, 1963; Гублер, 1978; Мардиа, Земроч, 1984; Чибисов, Пагурова, 1990; Джогман и др., 1998). Графический анализ распределения плотности населения дрофы на обследованной территории производился путем построения плоскостной диаграммы методом сглаживания полученных данных при помощи скользящей средней (Виноградов, 1998; Демьянов и др., 1999; Каневский и др., 1999). Единицей области пространства (геометрическим полем) была взята квадратная площадка с величиной стороны 5 км, размеры которой были определены эмпирически по результатам наблюдений за перемещением дроф, а также по результатам спутниковой телеметрии (данные о перемещении в течение лета одной из меченых самок).

В 2011 г. учётные работы были выполнены по той же методике, что и в 1998 – 2000 гг., на той же территории, теми же учетчиками в период с 20.09.2011 по 29.09.2011 гг. Исходя из этого мы можем говорить о тенденциях изменения численности дрофы и структуры ее местообитаний в рассматриваемом районе саратовского Заволжья. Следует отметить, что здесь обитает основная часть Заволжской популяции этого вида.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Современная структура местообитаний Заволжской популяции дрофы. В результате проведенных авторами работ установлено, что структура местообитаний дрофы на обследованной территории осенью 2011 г. была следующей: посевы озимых составляли 2399.3 км² (20.0%), пропашные культуры – 1640.9 км² (13.7%), стерня – 1926.1 км² (16.1%), зябрь – 1109.9 км² (9,3%), залежи – 2186.1 км² (18.2%), целина – 2026.1 км² (16.9%), прочие – 711.6 км² (5.8%), всего – 12000.0 км² (100%). Следует отметить, что яровые культуры в это время занимали всего 5.4%, причем ранние яровые занимали 4.0%, а поздние 1.4%, тогда как озимые – 20% территории. Исходя из представленных цифр, полученных авторами в результате натурных съемок на репрезентативной площади в 12000 км², можно сделать заключение, что пригодными для размножения дроф являются всего 24.0% обследованной территории (посевы озимых и ранних яровых зерновых), условно пригодными – 18.2% (залежи), непригодными – 57.8% обследованной территории (посевы пропашных культур, целинные пастбищные земли, земли поселений, водоёмы, лесонасаждения, дороги и др.). Если сравнить эти цифры с нашими данными 10-летней давности, то видно, что площадь пригодных для гнездования дрофы местообитаний сократилась практически на 8%, а условно пригодных осталась прежней. Однако следует остановиться на том факте, что площади пропашных культур, поздних зерновых и однолетних кормовых культур, на которых дрофы устраивают гнёзда, но кладки заведомо гибнут из-за поздних сроков посева, а также многократных обработок, возросли за десятилетие практически в полтора раза. Естественно, все это не могло не сказаться на успешности размножения исследуемого вида, что в совокупности с неблагоприятными условиями зимовок последних нескольких лет в северо-восточном Причерноморье (устное сообщение старшего научного сотрудника Мелитопольской орнитологической станции, кандидата биологических наук Ю. А. Андрущенко) и привели к результатам, на которых остановимся ниже.

Динамика численности Заволжской популяции дрофы в конце 1990–2010-х гг. Несмотря на абсолютный характер учёта, количество птиц, обнаруживаемых на одной учётной площадке, из-за перемещения последних, являлось, в той или иной степени, случайной величиной. В

Таблица 1
Результаты учётов численности дрофы на территории Саратовской области, особей

Сектор	Годы исследований			
	1998	1999	2000	2011
А	214	176	325	55
Б	193	684	574	324
В	549	653	649	86
Г	267	317	217	24
Д	462	415	427	195
Е	177	230	426	143
Всего	1862	2475	2618	827

связи с чем сравнение результатов учёта дрофы в указанные годы, которые приведены в табл. 1, было проведено методами, основанными на определении различий в средних тенденциях для связанных выборок с последовательным применением критерия знаков и парного критерия Вилкоксона при уровне значимости,

ФАКТОРЫ, ОБУСЛОВЛИВАЮЩИЕ МНОГОЛЕТНЮЮ ДИНАМИКУ

равном 0.05. Для анализа выбирались только те учётные площадки, где птицы были учтены хотя бы в одном из сравниваемых годов, в каждом учётном секторе в 2000 км² таких площадок было 10.

Проведенный анализ говорит о значимости в различиях между данными учёта дрофы в 2011 г., с одной стороны, и данными учета дрофы в 1998, 1999 и 2000 гг., с другой стороны, т.е. имеет место достоверное снижение численности этих птиц на обследованной территории за последнее десятилетие. Изменение численности за период с 2000 по 2011 г. составило 68.6%. Как видно из приведенных данных, численность дрофы в границах полигона учёта за последнее десятилетие сократилась почти на 70%.

Таблица 2

Результаты сравнения данных учёта дрофы в 2011 г.
с данными учёта в 1998, 1999 и 2000 гг.

Показатели	Сравнение результатов учёта 2011 г. с:		
	1998 г.	1999 г.	2000 г.
Всего сравнивалось учётных площадок	54	57	58
Количество учётных площадок с увеличением количества обнаруженных птиц	19	11	7
Сумма их рангов	337.5	226.5	80.5
Количество учётных площадок с уменьшением количества обнаруженных птиц	35	46	51
Сумма их рангов	1147.5	1426.5	1630.5
Значение критерия знаков	20	21	22
Значение критерия Вилкоксона для больших выборок	3.49	4.78	6.01

Примечание. Жирным шрифтом выделены значения критериев, говорящих о значимости различий между данными учетов.

Таким образом, на всей учётной площади в 12000 км² за 10 дней сентября-октября 2011 г. было учтено 827 дроф в 115 стаях, из них стай на посевах озимых – 49, на стерне зерновых – 31, на залежи – 11, на зяби, поросшей падалицей – 11, на целине – 4, на стерне подсолнечника – 4, на парах – 1, на бахче – 1, еще три стаи наблюдались в момент их полета. Самая крупная стая состояла из 47 дроф и была обнаружена на стерне зерновых, а средний размер одной стаи составил всего 7 птиц.

Дисперсионный анализ данных учета дрофы показал, что размер стай птиц не зависит от стадий обнаружения, сектора учета, расстояния и направления их обнаружения.

Анализ плотности распределения. Данные учёта, сгруппированные для сравнения теоретической и фактической плотности распределения количества встреч стай дроф, включая одиночных особей, в зависимости от направления их обнаружения, исходя из предположения о случайном характере размещения птиц относительно маршрута движения, представлены в табл. 3.

Рассчитанный по данным, приведённый в табл. 3, критерий значимости для плотности распределения меньше критического значения распределения χ^2 с 6

степенями свободы при 5%-ном уровне значимости – 12.6, что говорит о случайном характере размещения птиц относительно маршрута движения.

Таблица 3

Сравнение теоретической и фактической частоты встречаемости стай дроф, включая одиночных особей, в зависимости от направления обнаружения птиц

Направление обнаружения, градусов	Частота		Разности частот	Квадрат разности частот
	ожидаемая	наблюдаемая		
-90	15.14	14	-1.14	1.31
-60	15.14	17	1.86	3.45
-30	15.14	13	-2.14	4.59
0	15.14	10	-5.14	26.45
30	15.14	23	7.86	61.73
60	15.14	20	4.86	23.59
90	15.14	9	-6.14	37.73
Сумма	106		158.86	
Критерий значимости для плотности распределения			10.49	

Данные учёта, сгруппированные для сравнения теоретической и фактической плотности распределения количества встреч стай дроф, включая одиночных особей, в зависимости от расстояния их обнаружения, исходя из предположения о равномерном распределении обнаруженных птиц относительно радиуса обнаружения, представлены в табл. 4.

Таблица 4

Сравнение теоретической и фактической частоты встречаемости стай дроф, включая одиночных особей, в зависимости от расстояния обнаружения птиц

Интервалы расстояний обнаружения, м	Частота		Разности частот	Квадрат разности частот
	ожидаемая	наблюдаемая		
1–200	10.4	20	9.6	92.16
201–400	10.4	21	10.6	112.36
401–600	10.4	24	13.6	184.96
601–800	10.4	20	9.6	92.16
801–1000	10.4	14	3.6	12.96
1001–1200	10.4	2	-8.4	70.56
1201–1400	10.4	1	-9.4	88.36
1401–1600	10.4	1	-9.4	88.36
1601–1800	10.4	0	-10.4	108.16
1801–2000	10.4	1	-9.4	88.36
Сумма	106		158.86	
Критерий значимости для плотности распределения			90.23	

Расчитанный по данным, приведённый в табл. 4, критерий значимости для плотности распределения больше критического значения распределения χ^2 с 9 степенями свободы при 5%-ном уровне значимости – 16.9, что говорит о неравномерном распределении обнаруженных птиц относительно радиуса обнаружения. Вид-

ФАКТОРЫ, ОБУСЛОВЛИВАЮЩИЕ МНОГОЛЕТНЮЮ ДИНАМИКУ

но, что количество обнаружений стай птиц резко сокращается с увеличением расстояния обнаружения более 1000 м. Поэтому дополнительно был проведен анализ встречаемости стай птиц на расстояниях до 1000 м включительно.

Критерий значимости, рассчитанный для стай птиц, обнаруженных на расстояниях до 1000 м включительно, равняется 2.67, что меньше критического значения распределения χ^2 с 4 степенями свободы при 5%-ном уровне значимости – 9.49. Это свидетельствует о равномерном характере распределения отмеченных птиц относительно радиуса обнаружения на дистанциях до 1000 м включительно.

Рассчитанный по данным, приведённым в табл. 5, критерий значимости для плотности распределения больше критического значения распределения χ^2 с 6 степенями свободы при 5%-ном уровне значимости – 12.6, что говорит о зависимости распределения наблюдаемых птиц от стаций обнаружения.

Таблица 5

Сравнение теоретической и фактической частоты встречаемости стай дроф, включая одиночных особей, в зависимости от стаций обнаружения птиц

Стации обнаружения	Частота		Разности частот	Квадрат разности частот
	ожидаемая	наблюдаемая		
Зябрь	11	11	0	0
Пары	2	1	-1	1
Озимь	22	49	27	729
Стерня	17	35	18	324
Залежь	22	11	-11	121
Целина	20	4	-16	256
Прочие	18	1	-17	289
Сумма		112		1720
Критерий значимости для плотности распределения			87.05	

При сравнении различных стаций обитания дрофы между собой попарно были выделены следующие группы:

наиболее предпочитаемые стации: озимь и стерня;

умеренно предпочитаемые стации: зябрь, пары и залежь;

наименее предпочитаемые стации: целина и прочие.

Демографическая структура Заволжской популяции дрофы в 1990 – 2010-х гг.

В период предмиграционных кочёвок Заволжская популяция дроф состоит из отдельных стай самцов, самок и самок с сеголетками. В силу понятных обстоятельств при изучении данного вида невозможно получить полноценный материал для анализа демографической структуры популяции. Для приведенного ниже небольшого материала по половой и возрастной структуре описываемой популяции авторы использовали данные 2000 г., полученные во время учётных работ тремя наиболее опытными учётчиками. Ими было зарегистрировано 147 групп исследуемых птиц, у которых был определен половой состав и дифференцированы сеголетки. В упомянутых группах дроф подсчитано 906 особей. Из них самцы составляли 41.2%, самки – 36.1%, сеголетки – 22.7%.

Соотношение полов среди сеголеток было близко 1:1 (99 самцов на 107 самок). Соотношение полов в целом по всем возрастным группам в исследуемой популяции также близко 1:1 (52.1% составляют самцы и 47.9% – самки).

Преобладания в группе взрослых (перезимовавших) птиц самцов согласуется с данными других авторов, полученных на других видах (Паевский, 1993). Самки с выводками составили 32.1% от всех учтенных самок за исключением сеголеток. Всего этими учётчиками было зарегистрировано 55 групп самцов, 35 групп самок, 57 групп самок с птенцами. Таким образом, после завершения репродуктивной фазы годового цикла в период предмиграционных кочёвок и подготовки к отлету Заволжская популяция дрофы на 20% состоит из птиц, появившихся на свет в текущем году. Мы не знаем выживаемости птиц в различных половозрастных группах. Однако, если предположить, что до следующего года доживают практически все прибылые, поднявшиеся на крыло, а половая зрелость у самок наступает в среднем в 3 года, то путем несложных расчётов можно сделать заключение, что в 2000 г. в исследованной популяции дроф приблизительно 37% половозрелых самок имели поднявшееся на крыло потомство (32% всех самок, переживших хотя бы одну зиму).

В 2011 г. были использованы данные двух наиболее опытных учётчиков, обследовавших два наиболее заселенных дрофами сектора. Из посчитанных ими 420 птиц с определением возраста самцы составили 53%, самки – 28.2%, сеголетки – 18.8%, причем в группе сеголеток соотношение самцов и самок следующее: 46.0% к 54.0%. Самки с выводками составляли 32.2% от всех зарегистрированных взрослых самок. Изменение соотношения самцов и самок среди сеголеток в пользу самок является, видимо, ответом популяции на сокращение численности.

Из приведенных цифр следует, что в начале 2010-х гг. количество самок в Заволжской популяции дрофы, по сравнению с концом 1990-х гг., сократилось практически на 8%, как следствие этого уменьшилось на 4% количество сеголеток. По нашему мнению, это является следствием тяжелых зимовок, о которых мы говорили выше, так как практически в два раза более крупные, чем самки, самцы легче переносят низкие температуры и могут легче добывать себе корм. Кроме этого к моменту зимовки организм самок более истощен за время репродуктивного периода в результате насиживания и длительного выращивания потомства. Самцы же после окончания периода токования с начала июня месяца имеют гораздо больше времени для восстановления сил, так как не несут заботы о потомстве. Все их участие в репродуктивном процессе сводится к демонстрационному поведению и копуляции.

Следует отметить, что все европейские популяционные группировки этого вида являются осёдлыми. Описываемая нами популяция дрофы – перелетная и ежегодно дважды совершает миграцию протяженностью свыше 1000 км от мест гнездования в саратовском Заволжье к местам зимовки в Восточном Причерноморье и обратно (Watzke et al., 2001), следовательно, показатели ее смертности могут значительно отличаться от подобных показателей осёдлых популяций.

Пространственная структура Заволжской популяции дрофы в 1990 – 2010-х гг.
При оценке пространственной структуры населения дроф на исследуемой терри-

тории мы исходили из предположений, высказанных нами в предыдущей статье (Опарин и др., 2003).

Оценка математического ожидания плотности населения дроф рассчитывалась по формуле:

$$\bar{n}_a = \frac{\sum_{i=a}^e n_i v_i}{\sum_{i=a}^e v_i},$$

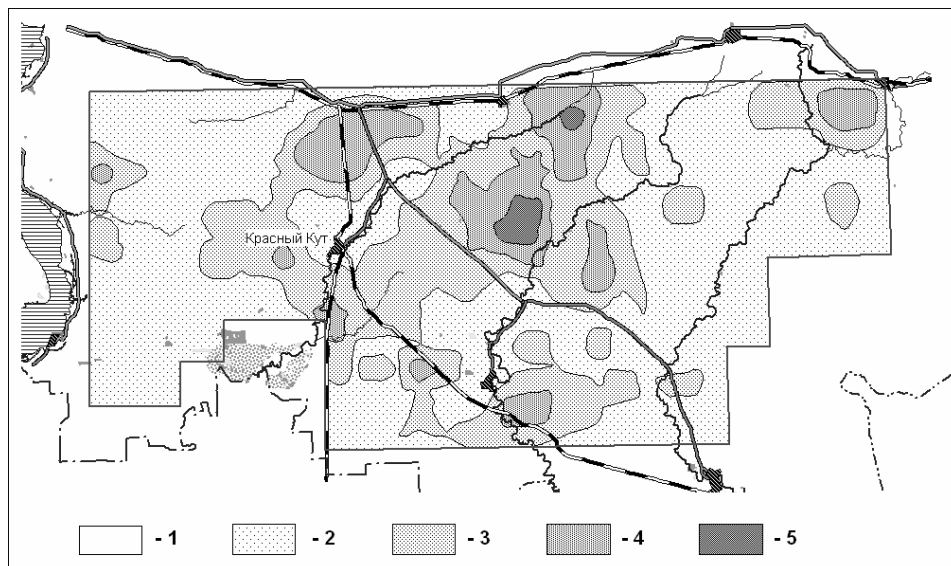
где \bar{n}_a – сглаженная оценка средней численности дроф на площадке a , n_i – учтённое число птиц на i -й площадке, v_i – весовые коэффициенты.

При определении весовых коэффициентов мы исходили из предположения о том, что вероятность удаления птиц от места встречи обратно пропорциональна квадрату расстояния. За единицу расстояния была принята длина стороны геометрического поля (5 км).

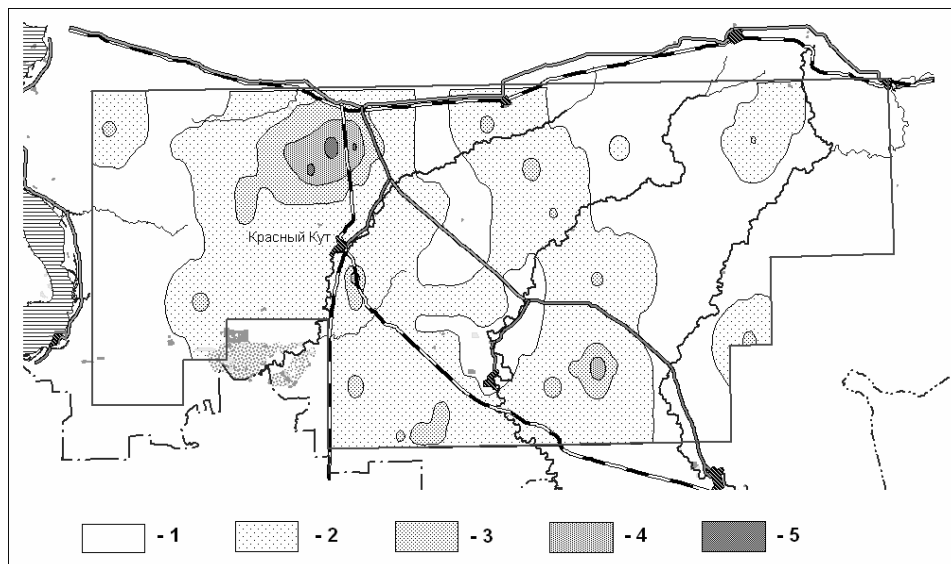
Результаты, получаемые путем сглаживания, начинают обладать признаками пространственной непрерывности, что позволило построить плоскостную диаграмму распределения плотности населения дрофы на обследованной территории.

На основании отсутствия достоверных различий в оценках численности дрофы за период с 1998 по 2000 годы, с целью исключения нетипичных отклонений было проведено усреднение численности птиц в пределах геометрических полей по трем годам. На тех территориях, которые в отдельные годы по разным причинам выпадали из наблюдений, усреднение проводилось по двум годам. По полученным данным была построена плоскостная диаграмма плотности распределения птиц в среднем за три года на обследованной территории, которая затем была нанесена на карту (рисунок).

Население дрофы неравномерно распределено на изученной территории. Хотя мы анализируем распределение усредненной за три года плотности населения вида на части ареала Заволжской популяции дрофы, можно отметить, что по годам картина распределения в общих чертах постоянна. Нами для анализа пространственной структуры распределения плотности населения дрофы было выделено 5 интервалов этого показателя численности. На большей части обследованной территории плотность ниже 0.2 особи на 1 км². Участки с повышенной плотностью приурочены к плакорам, долины рек имеют, как правило, очень низкую плотность населения вида. По нашему мнению, это объясняется следующим образом: к плакорам приурочены лучшие, используемые в сельскохозяйственном обороте, пахотные земли. Расположенные здесь поля сельскохозяйственных культур имеют наибольшую плотность населения дрофы. Долины рек и надпойменные террасы из-за засоления перестали распахиваться и перешли в залежь. Распаханность этих территорий изначально была невысокой: здесь сосредоточены пастбища – малопривлекательные для дроф уголья. Именно по долинам рек сосредоточена основная масса населенных пунктов, проходит основная часть автомобильных дорог, их связывающих, т.е. интенсивность воздействия на исследуемый вид факторов беспокойства значительно выше. В количественном выражении пространственное распре-



a



b

Распределение плотности населения дрофы на учётной площади в 12000 км²: *a* – учёт 1998 – 2000 гг., *b* – учёт 2011 г.; плотность: 1 – менее 0.04 особ./км², 2 – от 0.04 до 0.2 особ./км², 3 – от 0.2 до 0.4 особ./км², 4 – от 0.4 до 0.8 особ./км², 5 – более 0.8 особ./км²

деление населения Заволжской популяции дрофы в 1998 – 2000 гг. на обследованной территории характеризуется следующими цифрами: плотности свыше 0.8 особей на 1 км² представлены на площади 106 км²; плотности от 0.4 до 0.8 особей – на 1155 км²; плотности от 0.2 до 0.4 особей – на 3676 км²; плотности от 0.04 до 0.2 особей – на 7063 км²; плотности менее 0.04 особей – на обследованной территории не были представлены (см. рисунок, а). Для площадей, занятых населением дрофы с выделенными градациями плотности по нижеприведенной формуле, были рассчитаны коэффициенты консолидации S_{ss} :

$$S_{ss} = \sum_{i=1}^n S_i / S_{est},$$

где S_i – площадь i -го контура, n – их число; S_{est} – суммарная площадь обследованной территории.

Для приведенных выше площадей коэффициенты консолидации составили соответственно: 1 – 0.009, 2 – 0.096, 3 – 0.306, 4 – 0.589, 5 – 0.000. Данные показатели наглядно демонстрируют «удельный вес» описанных пространственных структур обследованной части ареала Заволжской популяции дрофы.

Та же процедура была выполнена нами при изучении пространственной структуры Заволжской популяции дрофы по учётным данным 2011 г. По полученным данным была построена плоскостная диаграмма плотности распределения птиц за 2011 г. на обследованной территории, которая затем была нанесена на карту (см. рисунок, б).

В количественном выражении пространственное распределение населения Заволжской популяции дрофы на обследованной территории характеризуется следующими цифрами: плотности свыше 0.8 особей на 1 км² представлены на площади 15 км²; плотности от 0.4 до 0.8 особей – на 188 км²; плотности от 0.2 до 0.4 особей – на 610 км²; плотности от 0.04 до 0.2 особей – на 5861 км²; площади с плотностью менее 0.04 особей на 5326 км². Для площадей, занятых населением дрофы с выделенными градациями плотности по вышеприведенной формуле, были рассчитаны коэффициенты консолидации S_{ss} .

Для представленных выше площадей коэффициенты консолидации составили соответственно 0.001, 0.016, 0.051, 0.488, 0.444. Эти показатели наглядно демонстрируют «удельный вес» описанных пространственных структур обследованной в 2011 г. части ареала Заволжской популяции дрофы и разительные перемены, связанные с резким сокращением площадей с повышенной плотностью населения этих птиц.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Выполненные широкомасштабные исследования по изучению численности, пространственной и демографической структуры Заволжской популяции дрофы и структуры ее местообитаний на репрезентативной площади 12000 км², составляющей 24% от всего саратовского Заволжья, позволили установить, что за период, прошедший с момента проведения подобных работ в конце 1990-х гг., численность исследованной популяции сократилась практически на 70%, а положение популяции становится критическим. Одним из основных объяснений этого явle-

ния авторы считают стихийное землепользование и несоблюдение правил севооборота сельхозпроизводителями. Выяснено, что из-за чрезвычайно широкого распространения пропашных, в основном подсолнечника, кладки дрофы элиминируются на большей части полей, являющихся гнездовыми местообитаниями, что, видимо, и послужило причиной столь резкого снижения численности популяции. Поля с посевами озимых и ранних яровых зерновых, на которых дрофы могут нормально гнездиться и выводить потомство, занимают всего 24% площади ареала Заволжской популяции дрофы. По сравнению с 1990-ми гг. их площадь сократилась практически на 8%. Возможно, что негативную роль в изменении численности Заволжской популяции дрофы сыграли и необычно суровые зимы, имевшие место в последние три года в местах зимовки в северо-восточном Причерноморье.

Заволжская популяция дрофы еще 10 лет назад являлась крупнейшей в Центральной и Восточной Европе, такой она остается пока и до настоящего времени. Изменения численности, демографической структуры, интенсивности репродуктивного процесса Заволжской популяции дрофы с конца 1990 до начала 2020-х гг. указывают на дестабилизацию, которая в достаточно короткие сроки может привести популяцию к полному исчезновению. Население дрофы распределено в пределах обследованной части ареала неравномерно. Большая часть территории заселена с низкой плотностью. Участки с повышенной плотностью населения дрофы приурочены к нормально эксплуатируемым пахотным сельскохозяйственным угодьям. Картина пространственной структуры Заволжской популяции дрофы оставалась в общих чертах постоянной в течение всего периода наблюдений, но за последнее десятилетие произошло резкое сокращение удельного веса площадей с повышенной плотностью населения этого вида.

Работы проводились в рамках Российско-Британского проекта «Разработка научных основ реинтродукции дрофы в природу» при содействии Комитета охотничьего хозяйства и рыболовства Саратовской области. В проведении этих работ кроме авторов принимали участие научные сотрудники ИПЭЭ РАН и СФ ИПЭЭ РАН: П. Л. Богомолов, Т. А. Капранова, О. А. Рубан, В. Г. Табачишин; руководитель группы «Большой Дрофы» Великобритании Д. Вотерс. Всем им авторы выражают глубокую благодарность. Работа выполнена также при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 05-10-0049) и Программ ОБН РАН «Биологические ресурсы России: динамика в условиях глобальных климатических и антропогенных воздействий» и фундаментальных исследований Президиума РАН «Живая природа: современное состояние и проблемы развития» (подпрограмма «Биоразнообразие: состояние и динамика»).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

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

Ботанико-географическое районирование европейской части СССР, м 1 : 12 000 000. М. : ГУГК, 1979. 1 л.

Барабаш-Никифоров И. И., Козловский П. Н. Материалы по авифауне Нижнего Поволжья // Учён. зап. Сарат. гос. пед. ин-та, фак. естествознания. 1941. Вып. 7. С. 162 – 173.

ФАКТОРЫ, ОБУСЛОВЛИВАЮЩИЕ МНОГОЛЕТНЮЮ ДИНАМИКУ

- Виноградов Б. В.* Основы ландшафтной экологии. М. : Геос, 1998. 418 с.
- Волчанецкий И. Б.* К орнитофауне Волжско-Уральской степи // Праці науково-дослідного зоологічного ін-ту Харків. держ. ун-ту. Сектор екології. 1937. Т. 4. С. 21 – 78.
- Волчанецкий И. Б., Яльцев Н. П.* К орнитофауне Приерусланской степи АССР НП // Учен. зап. Саратов. ун-та. 1934. Т. 11, вып. 1. С. 63 – 93.
- Глазовский Н. Ф., Орловский Н. С.* Проблемы опустынивания и засух в СНГ. Пути их решения // Проблемы освоения пустынь. 1996. С. 13 – 24.
- Государственный (национальный) доклад о состоянии и использовании земель Российской Федерации за 1996 год. М. : РУССЛИТ, 1997. 88с.
- Гублер Е. В.* Вычислительные методы анализа и распознавания патологических процессов. М. : Медицина, 1978. 294 с.
- Демьянов В. В., Каневский М. Ф., Савельева Е. А., Чернов С. Ю.* Вариография : исследование и моделирование пространственных корреляционных структур // Проблемы окружающей среды и природных ресурсов. М. : ВИНТИ, 1999. Вып. 11. С. 33 – 55.
- Джозман Р. Г. Г., Тер Браак С. Дж. С., Ван Тонгерен О. Ф. Р.* Анализ данных в экологии сообществ и ландшафтов. М. : Изд-во Россельхозакадемии, 1998. С. 306 с.
- Джочаев В. В.* Наши степи прежде и теперь М. : 1953. 152 с.
- Исаков Ю. А.* Современное распространение и численность дрофы // Охрана природы и рациональное использование диких животных. М., 1974. Т. 72. С. 143 – 163.
- Исаков Ю. А., Флинт В. Е.* Семейство дрофиные // Птицы СССР : Курообразные и журавлеобразные. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1987. С. 465 – 502.
- Исаченко А. Г., Шляпников А. А.* Природа мира: Ландшафты. М. : Мысль, 1989. 504 с.
- Каневский М. Ф., Демьянов В. В., Савельева Е. А., Чернов С. Ю., Тимонин В. А.* Кригинг и базовые модели геостатистики // Проблемы окружающей среды и природных ресурсов. М. : ВИНТИ, 1999. Вып. 11. С. 55 – 68.
- Карта растительности европейской части СССР, м 1 : 2500000. М. : ГУГК, 1979. 6 л.
- Кириков С. В.* Промысловые животные, природная среда и человек. М. : Наука, 1966. 348 с.
- Ландшафтная карта СССР, м 1 : 2 500 000. М. : ВСЕГЕИ, 1987. 12 л.
- Лебедева Л. А.* Видовой состав и распространение птиц // Вопросы биогеографии Среднего и Нижнего Поволжья. Саратов : Изд-во Саратов. ун-та, 1968. С. 141 – 159.
- Левшин В.* Книга для охотников до звериной и птичьей ловли, также до ружейной стрельбы и содержания певчих птиц. М., 1813. С. 1 – 265.
- Мардиа К., Земроч П.* Таблицы F-распределений и распределений, связанных с ними. М. : Наука, 1984. 255 с.
- Новоузенский уезд в естественноисторическом и хозяйственном отношении. Новоузенск : Тип. Новоузен. уездного Земства, 1912. Т. 1. 257 с.; Т. 2. 302 с.
- Опарин М. Л., Кондратенков И. А., Опарина О. С.* Численность заволжской популяции дрофы (*Otis tarda*) // Изв. АН. Сер. биол. 2003. № 6. С. 675 – 682.
- Опарина О. С., Опарин М. Л.* Динамика населения наземногнездящихся птиц в ходе залежной сукцессии растительности в дерновинно-злаковых степях Заволжья // Поволж. экол. журн. 2006. №2/3. С. 154 – 163.
- Опарина О. С., Хрустов А. В., Опарин М. Л., Земляной В. Л., Боровская Л. Ф., Боровский А. Н.* Ревизия численности дрофы в Саратовской области по данным весеннего учета 1997 г. // Проблемы сохранения биоразнообразия аридных регионов России. Волгоград : Изд-во Волгогр. гос. ун-та, 1998. С. 142 – 144.
- Опарина О. С., Опарин М. Л., Хрустов А. В.* Современные тенденции изменения численности дроф на токовых участках Заволжья // Поволж. экол. журн. 2008. № 4. С. 317 – 324.
- Отчет отдела животноводства Саратовского областного управления сельского хозяйства. Саратов, 1986. 48 с.

М. Л. Опарин, О. С. Опарина, И. А. Кондратенков, А. Б. Мамаев, В. В. Пискунов

Отчет управления животноводства Министерства сельского хозяйства и продовольствия Саратовской области. Саратов, 2000. 34 с.

Паевский В. А. Половая структура популяций птиц и ее изменчивость // Зоол. журн. 1993. Т. 72, № 1. С. 85 – 97.

Паллас П. С. Путешествие по разным провинциям Российской империи. СПб. : Изд-во Академии наук, 1773. Т. 1. 447 с.

Паллас П. С. Путешествие по разным провинциям Российской империи. СПб.: Изд-во Академии наук, 1778. Т. 3. 345 с.

Радищев М. А. Материалы к познанию орнитофауны Саратовской губернии // Тр. Саратов. о-ва естествоиспытателей и любителей естествознания. 1903 Т. 4. С. 1 – 129.

Сельскохозяйственное использование и структура почвенного покрова : карта, м 1 : 15 000 000. М. : ГУГК, 1988. 1 л.

Спангенберг Е. П. Отряд дрофы // Птицы Советского Союза. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1951. Т. 2. С. 139 – 166.

Структура посевных площадей. Отчет Саратовского областного управления сельского хозяйства. Саратов, 1986. 59 с.

Структура посевных площадей Саратовской области: отчет Министерства сельского хозяйства и продовольствия Саратовской области. Саратов, 2000. 65 с.

Тарасов А. О. Растительность, зоны, геоботанические районы // Вопросы биогеографии Среднего и Нижнего Поволжья. Саратов : Изд-во Саратов. ун-та, 1968. С. 7 – 56.

Урбах В. Ю. Математическая статистика для биологов и медиков. М. : Наука, 1963. 324 с.

Хрустов А. В. Дрофа (*Otis tarda* L.) в Саратовской области (численность, биология, охрана) : автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1989. 21 с.

Чибисов Д. М., Пагурова В. И. Задачи по математической статистике. М. : Изд-во МГУ, 1990. 172 с.

Экологическая карта России Состояние окружающей природной среды, м 1 : 8 000 000 / Ин-т географии РАН. М. : Картография, 1999. 1 л.

Юго-Восток Европейской части СССР. (Природные условия и естественные ресурсы СССР). М. : Наука, 1971. 458 с.

Watzke H., Litzbarski H., Oparina O. S., Oparin M. L. Der Zug Großtrappen *Otis tarda* aus der Region Saratov (Russland) – erste Ergebnisse der Satellitentelemetrie im Rahmen eines Schutzprojectes // Die Vogelwelt. 2001. Bd. 122, № 2. S. 89 – 94.

УДК 595.3(470.343+470.344)

**ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИИ И РАСПРОСТРАНЕНИЯ
HOLOPEDIUM GIBBERUM ZADDACH (CRUSTACEA, CLADOCERA)
НА ТЕРРИТОРИИ ЗОНЫ ЮЖНОЙ ТАЙГИ НИЗМЕННОГО ЗАВОЛЖЬЯ**

В. Н. Подшивалина

*Чувашский государственный педагогический университет им. И. Я. Яковлева
Россия, 428000, Чебоксары, К. Маркса, 38
E-mail: vpodsh@newmail.ru*

Поступила в редакцию 12.05.10 г.

Особенности биологии и распространения *Holopedium gibberum* Zaddach (Crustacea, Cladocera) на территории зоны южной тайги Низменного Заволжья. – Подшивалина В. Н. – Исследована фауна зоопланктона 27 озёр на территории зоны южной тайги Низменного Заволжья. Только в шести из них обнаружен *Holopedium gibberum* Zaddach. Их изучение позволило получить данные об особенностях распространения и жизненного цикла *H. gibberum* на южной границе ареала. В данных широтах стареющие озёра междюнного происхождения являются наиболее привлекательными местообитаниями для этого вида ветвистоусых рачков. Вероятно, это связано с уменьшением минерализации вод и приобретением ими черт вторичной олиготрофности в ходе старения водоёмов. В составе зоопланктона хорошо прогреваемых крайне мелководных озёр вид отмечался только в мае–июне, в относительно более глубоководных – весь сезон.

Ключевые слова: *Holopedium gibberum*, зоопланктон, ареал вида, стареющие озёра.

***Holopedium gibberum* Zaddach (Crustacea, Cladocera) biology and spreading features on the Nizmennoe Trans-Volga region in the Southern Taiga zone.** – Podshivalina V. N. – The zooplankton fauna in 27 lakes of the Southern Taiga zone on the Nizmennoe Trans-Volga region was analyzed. *Holopedium gibberum* Zaddach inhabited six of them only. Studying these lakes let us get data on the *H. gibberum* spreading and life cycle features on the southern edge of its natural habitat. Aeolian originated senescent lakes are the most attractive places for this species in the mentioned zone. This may be probably caused by water salinity decreasing and getting secondary oligotrophic features during the lake ageing. The species is present in the zooplankton communities in April-May in extremely shallow well-warmed lakes and during the whole vegetation season in comparatively deeper ones.

Key words: *Holopedium gibberum*, zooplankton, species habitat, ageing lakes.

ВВЕДЕНИЕ

В настоящее время в связи с изменением под влиянием глобальных климатических преобразований границ ареалов видов становится актуальным вопрос о распространении таксонов, традиционно считающихся северными. Несмотря на то, что многие представители фауны зоопланктона занимают широкий ареал, среди них достаточно видов, чутко реагирующих на сочетание климатических и региональных факторов и имеющих ограниченное распространение. Одним из таких является планктонный ветвистоусый рачок *Holopedium gibberum* Zaddach, 1855. В связи с редкой встречаемостью и реликтовостью вид внесен в региональные «Красные книги» Московской (Красная книга..., 1998) и Нижегородской (Баянов,

2002 а) областей, Республик Марий Эл (Красная книга..., 2002) и Чувашия (Общий систематический список..., 2008) и приобрел статус охраняемого объекта.

Holopedium gibberum распространен преимущественно на севере Голарктики. Сплошной ареал вида ограничен таёжной зоной. Южнее расположены только локальные местообитания – озёра, сохранившиеся со времен оледенения (Коровчинский, 2004). В настоящем исследовании приводятся данные об особенностях распространения и жизненного цикла *H. gibberum* на южной границе ареала, на территории зоны южной тайги Низменного Заволжья. Здесь *H. gibberum* отмечен еще в исследованиях 1906 г. в озёрах Карась, Шордоер, Шарское-Лисье (Марий Эл) (Рузский, 1916).

Изучение зоопланктона в 1989 – 1999 гг. на 73 озёрах, расположенных на территориях республик Татарстан, Марий Эл, Чувашия и Ульяновской области, показало, что *H. gibberum* встречается в них чрезвычайно редко (Деревенская, Мингазова, 1999), в частности, отмечен для оз. Кошаер в пределах заповедника «Большая Кокшага» (Деревенская, 2000). Вид также выявлен в водоёмах Нижегородского Заволжья (Баянов, 2002 б, в).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

С 2000 г. на территории зоны южной тайги Низменного Заволжья, в самой ее южной части, нами ведутся фаунистические исследования зоопланктона озёр карстового, междунного и старичного происхождения, находящихся на разных этапах своего развития. Сбор и обработка проб осуществлялись согласно общепринятым методикам (Методические рекомендации..., 1982). Всего проанализировано около 680 проб, отобранных из литоральной и пелагической зон 27 водоёмов. Статистическая обработка данных производилась с использованием стандартных подходов (Зайцев, 1984). Корреляционные зависимости определялись с помощью коэффициента ранговой корреляции Спирмена (Зайцев, 1984).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В фауне большинства изученных озёр помимо видов, характерных для зоны смешанных лесов, выявлены также представители северного фаунистического комплекса. При этом *H. gibberum* отмечен только в шести озёрах: Безымянное (Е 47°18'18.87", N 56°14'32.28"), Большое Лебединое (Е 47°18'12.07", N 56°16'18.01"), Малое Лебединое (Е 47°18'55.30", N 56°15'52.79") (Чувашская Республика) (Подшивалина, 2006), Большой Юлуксьер (Е 47°26'33.56", N 56°11'42.88"), Малый Юлуксьер (Е 47°26'27.38", N 56°11'56.29"), Большой Мартын (Е 47°45'24.77", N 56°21'23.41") (Республика Марий Эл). Перечисленные водные объекты расположены в окружении хвойного леса, имеют котловину выдувания, отличаются относительной мелководностью (максимальная глубина в самых глубоких из них – озёрах М. Юлуксьер и Б. Мартын – не превышает 2.5 м, средняя глубина в летний период колеблется в пределах 0.3 – 1.2 м) и небольшой площадью, что позволяет отнести их к категории малых озёр. Берега водоёмов заболочены, зарастание идет с берегов, в оз. М. Юлуксьер и Б. Юлуксьер путем нарастания сплавин.

В относительно более северных районах – на территории заповедников «Большая Кокшага» (Республика Марий Эл) и «Керженский» (Нижегородская область) – *H. gibberum* присутствовал в озёрах карстового, междюнного (Шордоер, Шарское-Лисье) происхождения и, по всей видимости (Фридман, Кораблева, 2001), в водоёмах, образовавшихся в результате эоловых процессов на месте карстовых проседаний. Перечисленные факты позволяют предположить, что в данных широтах озёра междюнного происхождения являются наиболее привлекательными местообитаниями для вида. Это может быть обусловлено следующими причинами. Как известно, *H. gibberum* населяет мелкие и крупные озера с низким содержанием кальция (обычно не более 25 мг/л), низкой проводимостью и максимальной температурой до +25°C (Tessier, 1983), предпочитает относительно низкую минерализацию и кислые воды (Пидгайко, 1984). Перечисленные свойства присущи преимущественно междюнным озёрам, имеющим в основном дождевое питание. Минерализация вод оз. Безымянное составляет 33.3 – 39.4 мг/л, М. Лебединое – 24.0 мг/л, Б. Лебединое – 32.2 мг/л, содержание кальция 6.0, 2.0 и 6.0 мг/л соответственно (Подшивалина и др., 2006). Следует особо подчеркнуть, что исследования 1906 г. не позволили выявить присутствие *H. gibberum* в планктоне данных озёр (Рузский, 1916). В частности, это могло быть следствием повышенного по сравнению с нынешним уровнем содержания ионов кальция в воде. Такой гидрохимический статус можно предположить исходя из превосходящего в 6 – 10 раз его содержания в 60-е гг. XX в. по отношению к нынешнему (было 27.1 и 36.1 мг/л в М. и Б. Лебединых соответственно (Озёра..., 1976)).

Озёра, расположенные на территории зоны южной тайги Низменного Заволжья, где другими авторами также отмечался *H. gibberum*, характеризуются невысокой минерализацией воды. Так, оз. Кошаер, несмотря на свое карстовое происхождение, характеризуется относительно невысокой минерализацией (19.53 мг/л) (Лаптева, 1968). Это же относится к оз. Пустынное (20.8 – 22.4 мг/л) (Баянов, Юлова, 2002). Имея междюнное происхождение, озёра Шордоер, Шарское-Лисье, вероятно, также характеризуются невысокими показателями минерализованности вод.

В таёжной зоне в планктоне озёр *H. gibberum* появляется в мае – начале июня, имеет максимум развития в июне – июле, цикл заканчивает в сентябре – октябре (Баянов, 2002 а). В исследуемом нами районе, на территории южной тайги Низменного Заволжья, отмечены некоторые особенности жизненного цикла вида. В составе зоопланктона озёр Безымянное, М. Лебединое и Б. Лебединое в течение четырех лет исследований вид отмечался только в мае – июне, становясь доминантом по численности среди других планктонных животных в оз. М. Лебединое. Вероятно, крайняя мелководность данных озёр способствует быстрой прогреваемости их вод (в июле температура в озёрах М. Лебединое и Б. Лебединое поднимается выше +30°C), что становится непригодным для обитания представителя холодноводного комплекса. Особо примечательно, что по окончании теплого летнего сезона вплоть до ледостава (середина ноября) вид в составе планктона не появлялся. В относительно более глубоководных М. Юлуксьере и Б. Мартыне *H. gibberum* встречался и в августовских сборах, а в июне был также обнаружен в придонном слое на глубине около 2 м (М. Юлуксьер).

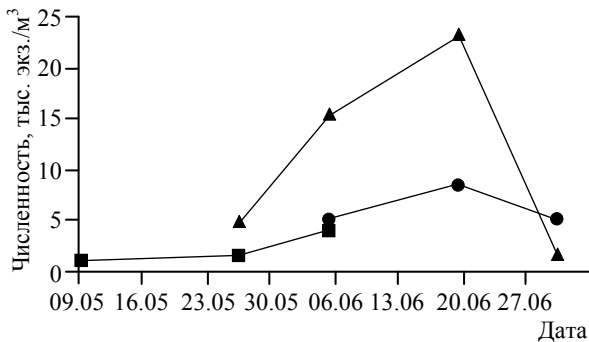
В период присутствия *H. gibberum* в планктоне исследованных водоемов его доля в суммарной биомассе и численности зоопланктоценоза существенно изменяется. Так, относительное обилие вида по численности в оз. М. Лебединое составляет 1 – 46%, в оз. М. Юлуксьер – 1 – 68%. В среднем данный показатель относительно высок для обоих упомянутых водоёмов и низок для остальных, причем в озёрах М. Юлуксьер и Б. Мартын отмечены самые крупные особи (таблица).

Средние структурные и количественные характеристики популяций *H. gibberum* за 2000 – 2009 гг.

Озеро	Биомасса, мг/м ³	Численность, экз./м ³	Доля в суммарной биомассе, %	Доля в суммарной численности, %	Средняя индивидуальная масса, мг·10 ⁻³
Большое Лебединое	2.2±0.6	500±47	2.98±0.37	2.16±0.41	4.5±0.01
Малое Лебединое	29.7±7.1	6655±1998	5.49±1.75	14.35±4.21	4.8±0.67
Безымянное	119.2	26	0.89	0.63	4.5
Большой Юлуксьер	0.8±0.2	220±14	1.27±0.57	0.51±0.04	3.6±0.6
Малый Юлуксьер	129.9±11.7	9380±4327	48.65±22.8	34.24±16.04	8.6±3.0
Большой Мартын	7.1	720	1.50	1.05	9.8

Показатели количественного развития *H. gibberum* сильно варьируют в зависимости от водоёма (см. таблицу). В озёрах М. Лебединое и М. Юлуксьер численность вида максимальная, превышает 6 тыс. экз./м³. В оз. Безымянное данный показатель имеет наименьший среди изученных объектов уровень, составляя всего лишь 26 экз./м³. Существенный разброс в значениях отмечен и для зоопланктоценозов заповедника «Керженский» (Баянов, 2002 в).

Сезонная динамика численности *H. gibberum* выражается в постепенном ее нарастании с апреля – начала мая и достижении в результате размножения наибольшего уровня в начале – середине июня (рисунок).



Динамика численности популяции *Holopedium gibberum* в оз. Малое Лебединое (2002 г.): ▲ – пелагиаль, ● – открытая литораль, ■ – заросшая литораль

(11.55±4.28, 5.05±1.17 и 2.27±0.71 тыс. экз./м³ соответственно).

Влияние отдельных факторов на особенности популяции *H. gibberum* было проанализировано с помощью корреляционного анализа. Так, коэффициент ранго-

Как известно (Филимонова, 1965; Пидгайко, 1984), популяции *H. gibberum* приурочены преимущественно к пелагиали озёр, населяя также другие зоны. В исследованных нами водоёмах вид также предпочитал пелагиаль и открытую литораль. Например, в оз. Малое Лебединое его средняя численность уменьшалась в несколько раз в ряду пелагиаль – открытая литораль – заросшая лито-

вой корреляции Спирмена позволил установить слабую достоверную ($p < 0.05$) отрицательную зависимость численности, биомассы, а также их долей в сообществе зоопланктона от минерализации вод ($r = -0.44$), средней ($r = -0.47$) и максимальной ($r = -0.44$) глубин. Это согласуется с выдвинутым ранее предположением о положительном влиянии низкого уровня минерализации на распространение вида. Сильная положительная зависимость варьирования перечисленных параметров популяции выявлена от степени зарастания водоёма в целом ($r = 0.84$, $p < 0.05$). Вероятно, степень покрытия макрофитами, так же, как и предпочитаемая мелководность, сказывается на популяции косвенно – как фактор, сопровождающий и отражающий старение водоёмов, поскольку сами заросли, как показано на примере оз. М. Лебединое, менее благоприятны для развития рачков.

Влияние объёма озера, а также содержания ионов кальция в воде для исследованных объектов не достоверно, что может быть обусловлено недостатком данных.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, будучи представителем северного фаунистического комплекса, *H. gibberum* предпочитает олиготрофные водоемы с относительно слабоминерализованными кислыми водами (Мануйлова, 1964; Пидгайко, 1984), в которых он может составлять основную часть биомассы (Крылов и др., 1997). Однако, по результатам наших исследований, *H. gibberum* встречается и даже является доминантом на южной границе своего ареала – на территории южной тайги Низменного Заволжья, населяя преимущественно междюнные озёра, находящиеся на стадии угасания или близкой к ней. Вероятно, приуроченность к последним может быть обусловлена тем, что при старении исследуемые водоёмы вторично приобрели некоторые черты олиготрофности (Подшивалина, Яковлев, 2003).

Как известно (Абросов, 1982), под влиянием гумификации органического вещества процесс эвтрофикации, характерный для водоёмов на стадии зрелости (эвтрофных), постепенно сменяется процессом дистрофикации. Последний сопровождается уменьшением биологической продуктивности, снижением минерализации и переходом активной реакции среды в кислотную. Причем именно изменение продуктивности водоёма обуславливает процессы трансформации его химического состава, особенности которого на стадии дистрофикации способствуют подавлению активности бактериальной петли круговорота веществ в водоёме (Абросов, 1982). В связи с вышесказанным можно предположить, что отмеченное увеличение участия северных видов в фауне зоопланктона на стадиях развития озера, близких к его угасанию, связано с приобретением стареющими водоёмами черт сходства с химическими характеристиками водоёмов тундры и тайги. Вероятно, низкая минерализация определяет благоприятные условия для относительно более обильного развития *H. gibberum* в угасающих озёрах.

Однако зональные особенности наложили отпечаток на характер жизненного цикла вида. Все это может служить косвенным подтверждением зависимости существования вида, прежде всего, от уровня трофности водоёма – одного из ключевых показателей стадии развития озера.

Автор выражает искреннюю признательность Н. М. Коровчинскому за обсуждение результатов исследований, Н. Г. Баянову за консультации в процессе работы, а также Е. В. Осмелкину и Г. Н. Исакову за помощь в сборе материалов.

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 10-04-97053 – р_поволжье_a).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абросов В. Н.* Зональные типы лимногенеза. М. : Наука, 1982. 144 с.
- Баянов Н. Г.* Комплекс реликтовых лимнических ракообразных озер области четвертичных оледенений // Красная Книга Нижегородской области. Т. 1. Животные / Комитет охраны природы и управления природопользованием Нижегородской области. Н. Новгород, 2002 а. С. 307 – 309.
- Баянов Н. Г.* О находке элементов арктического и средиземноморского комплексов в водоемах Нижегородского Заволжья // Биология внутренних вод : проблемы экологии и биоразнообразия : тез. докл. XII Междунар. конф. молодых ученых / Ин-т биологии внутренних вод РАН. Борок, 2002 б. С. 58 – 59.
- Баянов Н. Г.* Зоопланктон заволжских озер Нижегородской области // Тр. гос. природного заповедника «Керженский». Т. 2. Материалы по фауне Нижегородского Заволжья. Н. Новгород, 2002 в. С. 48 – 65.
- Баянов Н. Г., Юлова Г. А.* К вопросу о происхождении и современном экологическом состоянии некоторых озер Нижегородского Заволжья // Вестн. Нижегород. гос. ун-та. Сер. Биология. 2002. Вып. 1 (2). С. 91 – 102.
- Деревенская О. Ю.* Зоопланктон водоемов заповедника «Большая Кокшага» // Роль особо охраняемых природных территорий в сохранении биоразнообразия : материалы науч.-практ. конф. Чебоксары ; Казань : Форт-Диалог, 2000. С. 44 – 50.
- Деревенская О. Ю., Мингазова Н. М.* Биоразнообразие зоопланктона разнотипных озер Среднего Поволжья // Проблемы экологии и биоразнообразия водных и прибрежно-водных экосистем : тез. докл. XI Всерос. конф. молодых ученых / Ин-т биологии внутренних вод РАН. Борок, 1999. С. 41 – 43.
- Зайцев Г. Н.* Математическая статистика в экспериментальной ботанике. М. : Наука, 1984. 424 с.
- Коровчинский Н. М.* Ветвистоусые ракообразные отряда Stenopoda мировой фауны (морфология, систематика, экология, зоогеография). М. : Т-во науч. изд. КМК, 2004. 410 с.
- Красная книга Московской области. М. : Аргус, 1998. 560 с.
- Красная книга Республики Марий Эл. Редкие и исчезающие виды животных. Йошкар-Ола : Изд-во Марийского полиграфкомбината, 2002. 164 с.
- Крылов П. И., Полякова Е. А., Галимов Я. Р.* Зоопланктон кислого озера : стратегии выживания в условиях дефицита пищи // Реакция озерных экосистем на изменение биотических и абиотических условий / Зоол. ин-т РАН. СПб., 1997. С. 87 – 106.
- Лаптева Н. Н.* К вопросу о химизме и минерализации вод южного окончания Вятского вала // Вопросы геоморфологии Среднего Поволжья. Казань : Изд-во Казан. ун-та, 1968. Вып. V – VI. С. 118 – 124.
- Мануйлова Е. Ф.* Ветвистоусые рачки (Cladocera) фауны СССР. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1964. 326 с.
- Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах. Зоопланктон и его продукция / сост. А. А. Салазкин, М. Б. Иванова, В. А. Огородникова. Л. : Лениздат, 1982. 34 с.

ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИИ И РАСПРОСТРАНЕНИЯ *HOLOPEDIDIUM GIBBERUM*

Общий систематический список редких и находящихся под угрозой исчезновения видов животных, включаемых в Красную книгу Чувашской Республики // Науч. тр. ГПЗ «Присурский». Чебоксары, 2008. Т. 20. С. 29 – 40.

Озера Среднего Поволжья. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1976. 236 с.

Подгайко М. Л. Зоопланктон водоемов Европейской части СССР. М. : Наука, 1984. 208 с.

Подшивалина В. Н. Элементы северной фауны в зоопланктоне разнотипных озер Нижнего Поволжья (на примере водоемов Чувашской Республики) // Современные экологические проблемы Севера : материалы Междунар. конф. : в 2 ч. Апатиты : Изд-во Кольского науч. центра РАН, 2006. Ч. 1. С. 201 – 202.

Подшивалина В. Н., Иванов Д. В., Яковлев В. А. Гидрохимические особенности озер Поволжья и их влияние на зоопланктон // Актуальные проблемы гидроэкологии : сб. науч. тр. Казань : Отечество, 2006. С. 138 – 144.

Подшивалина В. Н., Яковлев В. А. Состояние зоопланктона озер Поволжья (Чувашская Республика) как показатель стадий сукцессии водоемов // Вестн. Татарстан. отд-ния РЭА. 2003. 1 (15). С. 34 – 35.

Русский М. П. Лимнологические исследования в Среднем Поволжье (озера северо-западной части Казанской губернии) // Изв. Томск. ун-та. 1916. Кн. 65. С. 1 – 89.

Филимонова З. И. Низшие ракообразные планктона озер Карелии // Фауна озёр Карелии. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1965. С. 111 – 146.

Фридман Б. И., Кораблева О. В. Геология и рельеф Керженского заповедника // Тр. гос. природного заповедника «Керженский». Т. 1. Природные условия Керженского заповедника и некоторые аспекты охраны природы Нижегородской области. Н. Новгород, 2001. С. 7 – 70.

Tessier A. J. Coherence and horizontal movements of patches of *Holopedium gibberum* // *Oecologia*. 1983. Vol. 60, № 1. P. 71 – 75.

УДК 599.742.4: 591.5 (571.56-13)

**К ЭКОЛОГИИ АМЕРИКАНСКОЙ НОРКИ
(*NEOVISON VISON* SCHREBER, 1777) ЮЖНОЙ ЯКУТИИ**

В. Т. Седалищев, В. А. Однокурцев

*Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН
Россия, 677890, Якутск, просп. Ленина, 41
E-mail: anufry@ibpc.ysn.ru*

Поступила в редакцию 29.06.10 г.

К экологии американской норки (*Neovison vison* Schreber, 1777) Южной Якутии. – Седалищев В. Т., Однокурцев В. А. – Изучение экологии американской норки проводилось с 1981 по 2010 г. в бассейнах рек Алдан и Олёкма. По размерам тела норки, акклиматизированные в Южной Якутии, близки с таковыми сахалинскими и несколько мельче, чем особи из Алтая, Башкирии и Татарии. Краниометрические показатели норки Южной Якутии близки к северо-восточным, алтайским, башкирским популяциям и несколько уступают татарским. Гон начинается с третьей декады марта, и процесс размножения продолжается до конца первой декады апреля. Сроки щенения норки растянуты (до конца мая). Количество детёнышей в генерации от 4 до 5. Основу корма зимой составляет рыба (91.5%). В весенне-летний период ассортимент кормов расширен. Обнаружено паразитирование у норки трёх видов гельминтов, относящихся к классу нематод – *Capillaria putorii* (Rudolphi, 1819), *Soboliphyme baturini* Petrow, 1930, *Skryabingylus nasicola* (Leuckart, 1842). Плотность населения норки в Южной Якутии варьирует в широких пределах – от 0.13 до 1.23 особи на 1 км береговой линии.

Ключевые слова: американская норка, плотность, береговая линия, Якутия.

On the ecology of American mink (*Neovison vison* Schreber, 1777) in Southern Yakutia. – Sedalischew V. T. and Odnokurtsev V. A. – The ecology of American mink was studied in the Aldan and Olekma river basins from 1981 to 2010. The minks acclimatized in Southern Yakutia are close, by body size, to the individuals in the Sakhalin Island and are somewhat smaller than the minks in Altai, Bashkortostan, and Tatarstan. Craniometric indicators of the Southern Yakutian minks are close to the northeastern, Altai and Bashkortostan populations but are somewhat inferior to the Tatarian ones. Their breeding behavior begins with the third decade of March, and reproduction continues until the end of the first decade of April. The terms of puping are stretched to the end of May. The number of pups in a litter is 4 or 5. The basis of winter forage is fish (91.5%). In the spring and summer, the range of forage is expanded. Parasitism of 3 helminthic species belonging to the class of non-nematode, namely, *Capillaria putorii* (Rudolphi, 1819), *Soboliphyme baturini* Petrow, 1930, *Skryabingylus nasicola* (Leuckart, 1842), was revealed in minks. The population density of minks in the southern Yakutia varies widely from 0.13 to 1.23 individual per 1 km of coastline.

Key words: American mink, density, coastline, Yakutia.

ВВЕДЕНИЕ

Работы по акклиматизации американской норки проводились в Южной Якутии с 1961 по 1964 г. (Попов и др., 1980). Всего было выпущено 686 зверьков (368 самок и 318 самцов). В Ленском и Олёкминском районах выпускались норки, завезённые из Хабаровского края, а в Алданском – из Горно-Алтайского края (Грязнухин, Мордосов, 1965).

Сведения по экологии американской норки, обитающей в Южной Якутии, весьма ограничены (Ревин, 1989). Сбор материала по экологии американской норки проводился нами в Южной Якутии (Алданском, Ленском, Олёкминском и Усть-Майском районах).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводились с 1981 по 2010 г. За этот период было обработано 68 тушек (часть тушек была изъята у браконьеров, с 1985 г. тушки получали от охотников, так как был разрешен промысел). На питание просмотрено 47 желудков, разобрано 285 экскрементов. Выполнены учётные работы в бассейнах рек Алдана и Олёкма. На зараженность гельминтами по методике В. М. Ивашкина, В. Л. Контримавичуса, Н. С. Назаровой (1971) исследовано 43 тушки. Изучение среды обитания, сбор и анализ экскрементов норки проводили по Г. А. Новикову (1953). Возраст определяли по Г. И. Монахову (1965), выделено три группы: молодые (сеголетки), взрослые от 1 года до 2 лет и старые особи – старше 2 лет.

Учёт численности (последовательный) норки проводили по Д. В. Терновскому (1986) в марте-апреле. В результате троплений отыскивали норы или временные убежища зверька. Пересчётным показателем служит средняя плотность населения зверьков – количество нор на 1 км береговой линии.

В статье использованы материалы ведомственных организаций (Якутского отделения ВНИИОЗ; Департамента биологических ресурсов МОП Якутии, ГУП ФАПК «Сахабулт») и анкетные данные ($n = 580$) охотников по учёту численности норки.

В сборе материала принимали участие сотрудники Якутского отделения ВНИИОЗ: В. В. Соколов, М. И. Ларионов, Р. К. Аникин, с которыми В. Т. Седалищев работал с 1980 по 1994 г., а также охотоведы: С. М. Сергеев, П. Н. Коваленков, В. Г. Багаев, Д. Ф. Федоров, А. А. Рогачев.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Морфология. Сравнение размеров тела норок бассейна р. Алдан с аналогичными показателями из других регионов свидетельствует о том, что зверьки, населяющие Южную Якутию, по размерам тела близки сахалинским и несколько мельче, чем особи из Алтая, Башкирии и Татарии (табл. 1).

По размерам черепа норки из Южной Якутии близки к северо-восточным, алтайским и башкирским популяциям и несколько уступают татарским (в литературе отсутствуют данные по морфологии норки Хабаровского края) (табл. 2).

Распространение. Большая часть мест выпуска норок оказалась пригодной для обитания зверьков. К настоящему времени имеется несколько очагов обитания вида в Олёкминском и Алданском районах.

В Олёкминском районе сформировался Токкинский очаг, который включает русло р. Токко и её притоков: это ручьи М. Сегеленнях, Н. Дабайдан и Н. Дженге. На р. Чаре, где зверьков не выпускали, в 60-х гг. появились одиночные животные. Появление норок в бассейне этой реки связано с расширением Токкинского очага.

Таблица 1

Размеры тела американской норки разных регионов России

Показатели	Пол	Южная Якутия (данные авторов)	Алтай (Д. В. Терновский, 1958)	Башкирия (В. Н. Павлинин, 1962)	Татария (В. А. Попов, 1949)	Курильские острова (В. Г. Воронов, 1974)
		♂ (n = 18); ♀ (n = 12)	♂ (n = 16); ♀ (n = 9)	♂ (n = 16); ♀ (n = 5)	♂ (n = 16); ♀ (n = 5)	♂ (n = 10); ♀ (n = 10)
		<i>M±m (limit)</i>	<i>M (limit)</i>	<i>M (limit)</i>	<i>M (limit)</i>	<i>M (limit)</i>
Длина тела, см	Самцы	40.9±0.30 (39.2–43.4)	39.5 (34.0–45.0)	39.3 (35.5–44.0)	41.7 (37.5–45.0)	32.5 (30.0–37.0)
	Самки	34.8±0.40 (33.4–37.2)	34.5 (31.0–37.5)	34.8 (32.0–39.3)	35.8 (33.0–37.1)	34.8 (32.0–38.0)
Длина хвоста, см	Самцы	17.3±0.31 (15.3–19.7)	18.4 (15.6–20.5)	17.6 (14.5–20.2)	22.4 (19.5–24.7)	15.8 (12.0–17.0)
	Самки	14.9±0.46 (12.5–17.2)	15.9 (14.8–17.3)	15.2 (14.2–17.0)	19.5 (17.8–21.5)	16.5 (16.0–18.0)
Длина задней ступни, мм	Самцы	57.3±0.62 (52.3–61.7)	–	–	–	58.2 (51.0–60.0)
	Самки	54.8±0.73 (49.1–58.2)	–	–	–	54.4 (50.0–60.0)

Второй очаг – Олёкминский, в среднем течении р. Олёкма. Норка проникла далеко на север и создала изолированные поселения. Зверьки встречаются по притокам Тас-Мизле, Ерюс-Мизле, Тэму-Лякит, Тас-Хойко и Крестях (Ревин, 1989 и наши данные). Норка расселилась по всем рекам и озёрам Олёкминского заповедника (Орлов, Рожков, 2001).

Таблица 2

Некоторые размеры черепа американской норки разных регионов России

Показатели, мм	Пол	Южная Якутия (данные авторов)	Алтай (Д. В. Терновский, 1958)	Башкирия (В. Н. Павлинин, 1962)	Татария (В. А. Попов, 1949)	Бассейн Омолона (Ф. Б. Чернявский, 1984)	Бассейн Ана- дыря (Ф. Б. Чернявский, 1984)
		♂ (n = 18); ♀ (n = 12)	♂ (n = 16); ♀ (n = 9)	♂ (n = 16); ♀ (n = 5)	♂ (n = 16); ♀ (n = 5)	♂ (n = 14); ♀ (n = 10)	♂ (n = 17); ♀ (n = 15)
		<i>M±m (limit)</i>	<i>M (limit)</i>	<i>M±m (limit)</i>	<i>M±m (limit)</i>	<i>M±m (limit)</i>	<i>M±m (limit)</i>
Основная длина	Самцы	61.1±0.70 (53.7–66.4)	–	67.1±0.36 (64.9–71.6)	–	60.3±0.45 (58.0–62.7)	60.6±0.44 (58.1–65.5)
	Самки	53.9±0.76 (51.1–58.4)	–	60.1±0.27 (57.4–62.0)	60.1±0.36 –	53.7±0.41 (52.3–55.9)	51.5±0.31 (50.0–53.8)
Кондилобазаль- ная длина	Самцы	65.8±0.45 (62.9–68.3)	66.4 (62.1–72.6)	66.4±0.34 (64.2–71.4)	68.9±0.47 (64.9–73.1)	66.0±0.48 (63.2–68.0)	66.5±0.54 (62.3–68.1)
	Самки	58.8±0.48 (56.3–61.8)	59.3 (57.0–61.6)	59.0±0.25 (57.1–61.1)	60.6±0.31 –	59.2±0.61 (57.1–62.2)	57.0±0.37 (55.0–59.6)
Высота черепа	Самцы	23.7±0.22 (21.9–25.1)	–	–	–	23.6±0.21 (22.3–24.8)	23.6±0.20 (22.1–25.3)
	Самки	21.5±0.32 (19.6–22.8)	–	–	–	21.4±0.35 (19.9–23.5)	19.9±0.14 (19.1–21.5)
Скуловая ши- рина	Самцы	38.9±0.51 (34.9–42.6)	37.1 (35.0–41.4)	37.8±0.42 (34.9–42.8)	39.7±0.23 (35.9–47.6)	37.7±0.39 (35.2–40.0)	38.1±0.32 (35.8–40.0)
	Самки	33.6±0.59 (30.6–36.8)	32.8 (31.2–34.4)	33.0±0.29 (31.2–35.3)	33.9±0.23 –	32.9±0.59 (30.1–36.2)	31.6±0.29 (30.0–33.6)

Третий очаг – это бассейн верхнего Алдана, где было восемь выпусков норок ($n = 313$), это лучшие места обитания вида. Реки этого региона с чистой водой и быстрым течением, берега с завалами деревьев у кромки воды. Зимой изобилуют пустотами, полыньями и незамерзающими ручьями, обеспечивающими зверькам свободный доступ к воде. Норка встречается в бассейне р. Унгра от истоков до устья (Ревин, 1989 и наши данные).

По нашим наблюдениям, норка широко расселилась в долине верхнего течения р. Алдан и многих его притоков: реки Чомноло, Амедичи, Якокут и др. Зверьки были также обнаружены в верховьях р. Амга и в низовьях р. Учур.

В Ленском районе норку ($n = 31$) выпускали на р. Пилька (правый приток р. Лены). Зверьки расселились в системе рек Пилька, Сеймдже, Якокут и др., но их численность невысока. В марте 2006 г., по данным охотоведа Г. С. Федотова, плотность норки на водоёмах района не превышала 0.11 особи на 1 км береговой линии.

Местообитания. Норка предпочитает реки и ручьи с быстрым течением, где в зимний период имеются незамерзающие участки, а подо льдом образуются пустоты. Мелкие притоки и речки, которые пересыхают летом и промерзают зимой, зверьки избегают. Летом норки могут посещать близко лежащие от реки (500 – 800 м) озёра, богатые рыбой, но поселяются в водоёмах озёрного типа очень редко.

Норы. В условиях Якутии выделяются три типа нор: 1) норы ($n = 3$), расположенные среди корней растущих и упавших деревьев; 2) норы ($n = 2$) в естественных углублениях – пустотах между камнями; 3) норы ($n = 4$) в дуплах, расположенных в стволах упавших деревьев. Три гнезда находились не далее 3 – 5 м, а остальные – в 15 – 20 м от воды. У трёх прибрежных гнёзд норки было два выхода, один из которых выходил на поверхность земли между корнями деревьев, другой вёл прямо под воду. Гнездовая камера диаметром 32 – 36 см располагалась в сухих местах. Подстилка гнезда (высотой до 13 – 15 см и диаметром 27 – 31 см) состояла из сухой травы, мха, листьев древесных пород, шерсти грызунов и перьев птиц.

Размножение. По нашим наблюдениям, этот процесс начинается в конце марта и продолжается до конца первой декады апреля. Так, в 1989 г. и 1990 г. в среднем течении р. Чомполо (левый приток р. Алдан) мы отмечали парные следы норок на снегу до 9 – 10 апреля. С учетом того, что беременность норки длится 45 – 56 суток, рождение детёнышей растянуто в течение месяца (мая). Сроки щенения норки в Якутии, по сравнению с Уралом (Марвин, 1969) и Ленинградской областью (Иванов, Туманов, 1974), где молодые появляются в конце апреля – начале мая, растянуты во времени. Подобные наблюдения для акклиматизированной норки были отмечены в Западной Сибири А. П. Ждановым (1965), на Сахалине Л. М. Беньковским (1976). Е. Д. Ильина (1958) такие различия в сроках продолжительности беременности у норки объясняет латентной фазой, когда развитие плода резко замедляется. Количество детёнышей в генерации норок из Южной Якутии бывает 4 – 5. Так, 10 июня 1989 г. в гнезде у устья ручья, впадающего в верховье р. Амга, было обнаружено (с помощью собаки) гнездо норки, в котором находились 4 молодых норчонка (пол не установлен). 17 июня в 7 км от устья этого ручья было найдено второе гнездо с 4 щенками (пол не установлен).

В октябре 1990 г. были получены тушки трёх взрослых самок, добытых в районе р. Унгра, в матках которых отчетливо просматривались послеплодные пятна.

У двух самок по 4 пятна, у одной пять. В 1991 г. у двух взрослых самок, добытых в начале октября в Олёкминском районе, на матках было по 4 послеплодных пятна. Таким образом, плодовитость американской норки, обитающей в Южной Якутии, составляет 4.1 щенка на одну самку. Этот показатель плодовитости якутской норки аналогичен данным по плодовитости норки, акклиматизированной в Ленинградской области (Иванов, Туманов, 1974), на юге Дальнего Востока (Васенёва, 1972) и на Сахалине (Беньковский, 1976), но несколько ниже, чем в Иркутской области (Тимофеев, 1949), в Западной Сибири (Жданов, 1965) и на Урале (Марвин, 1969). По В. В. Тимофееву (1949), в выводках у норки бывает по 8 – 9 щенят, по А. П. Жданову (1965) – 6 – 8, по М. Я. Марвину (1969) – до 12 щенят.

Среди 68 обработанных тушек норки 29 зверьков были взрослые (42.6%), 39 – молодые (57.4%). Доля самцов у взрослых особей составила 26.4%, а у молодых – 30.8%. Видимо, преобладание самцов связано с тем, что норки добывались капканным способом. По И. Л. Туманову (1983), капканный лов обладает явной избирательностью, направлен на добычу, прежде всего, активных самцов. Кроме того, А. А. Сеницын, Н. Н. Граков (1990) считают, что высокий процент самцов в биопробах американской норки – свидетельство слабой напряжённости промысла и хорошего состояния популяции.

Численность. Численность американской норки в Южной Якутии варьирует в широких пределах, что подтверждается результатами зимнего учёта (табл. 3). Число отмеченных зверьков в апреле 2005 г. по сравнению с 1975 г. был выше. Так, по Ю. В. Ревину, В. Г. Багаеву (1978), осенью 1975 г. в бассейне р. Олёкма на 150-километровом участке р. Токко и на 30-километровом отрезке её правого притока речки Сок-Токут на 1 км поймы число зверьков варьировало от 0.1 до 0.8 особи.

Таблица 3

Численность американской норки в Олёкминском районе в марте – апреле в разные годы

Место проведения учёта	Длина маршрута, км	1983 – 1985		1991 – 1993		2005 – 2007	
		Учтено особей	Кол-во особей на 1 км маршрута	Учтено особей	Кол-во особей на 1 км маршрута	Учтено особей	Кол-во особей на 1 км маршрута
р. Олёкма – ручей Бедерях	23	2; 4; 3	0.08; 0.17; 0.13	3; 5; 3	0.13; 0.21; 0.13	3; 5; 4	0.13; 0.21; 0.17
Ручьи Бедерях – Б. Джикимда	24	3; 2; 5	0.12; 0.08; 0.21	7; 4; 5	0.29; 0.33; 0.21	16; 8; 11	0.66; 0.33; 0.46
р. Крестях	18	6; 4; 4	0.33; 0.22; 0.22	5; 8; 6	0.28; 0.44; 0.33	15; 8; 11	0.83; 0.44; 0.61
Устье р. Багадилах – устье р. Токко	26	8; 7; 9	0.31; 0.27; 0.34	9; 10; 12	0.34; 0.38; 0.46	32; 19; 24	1.23; 0.73; 0.92
Ручей Орто-Сола	12	–	–	1; 2; 1	0.08; 0.16; 0.08	2; 3; 3	0.16; 0.25; 0.25

Расселение норки в Олёкминском районе продолжается, её численность растёт. Например, по К. Г. Орлову, Ю. Ф. Рожкову (2001), за период 1989 – 1994 гг. плотность зверьков в водоёмах Олёкминского заповедника варьировала от 0.15

(русло р. Чара), ручей М. Джикимда, ручей Б. Джикимда и ручей Бердых) – до 0.33 (ручей Хатыркай). Этот показатель был ниже, чем в апреле 2005 г.

В Алданском районе все эти годы происходило расселение норки и отмечался рост её численности. Так, в низовьях р. Учур в 1985, 1986 и 1989 гг. в конце марта – начале апреля на 1 км береговой линии приходилось 0.3 – 0.8 особи. В марте 1990 г. этот показатель увеличился до 1.2. В октябре 1992 г. в долине р. Учур на участке длиной 3.5 км было обнаружено 4 выводка норки. В охотсезоне 1992/93 гг. охотник В. А. Петров отловил 12 зверьков (4 самки и 8 самцов).

Американская норка осваивает водоёмы Нерюнгринского района. По данным охотника А. Я. Степанова, в январе 2005 г. на р. Хатыми (правый приток р. Тимптон) на 1 км береговой линии приходилось 1.3 следа норки. По анкетным и опросным данным норка встречается в ручьях Иджэк, Угэт, Б. Дэс и М. Дэс (притоки р. Тимптон), но численность её низкая – 0.13 – 0.14 особи на 1 км береговой линии.

Продолжается освоение водоёмов бассейна верхнего течения р. Амга, где ранее норку не выпускали. Вероятно, на данную территорию зверьки проникли из бассейнов рек Олёкма и Алдан.

По природно-климатическим характеристикам бассейн р. Амга малоприспособлен для обитания норки. Суровость зим и незначительная мощность снежного покрова обуславливают глубокое промерзание р. Амга и её притоков. В связи с этим численность населения норки здесь низкая – 0.15 – 0.18 особи на 1 км береговой линии. Из-за промерзания ручьёв зверьки предпринимают кочёвки как вниз по течению, так и через водоразделы.

Питание. Анализ содержимого 47 желудков норок (табл. 4), добытых в зимнее время, показал, что ведущую роль в рационе этого вида играет рыба (91.5% встреч). Значение рыбы в питании норки отмечали: на Алтае (54.9% встреч) Д. В. Терновский (1956), в Среднем Приобье (31.3 – 53.1% встреч) А. А. Синицин (1992), в Магаданской области (100 и 90% встреч) Ф. Б. Чернявский (1984) и Е. А. Дубинин (1993, 1995). Вместе с тем в Ленинградской области в осенне-зимний период по П. Д. Иванову, И. Л. Туманову (1974) в пищевом рационе норки рыба составляет 14.8% встреч. В летний период состав питания зверьков более разнообразен. Увеличивается потребление полёвок, птиц, поедаются земноводные, встречаются насекомые (см. табл. 4).

Аналогичные сезонные изменения в составе кормов характерны и для американских норок, акклиматизированных в долинах рек Камы и Волги (Попов и др., 1954), на Алтае (Терновский, 1956), Ленинградской (Иванов, Туманов, 1974) и Магаданской (Дубинин, 1995) областей.

Охотничьи участки норки варьируют от 1 до 2 км² и зависят от состояния кормовой базы. В зимнее время норка встречается далеко от водоёмов. Известны случаи, когда норки попадали в капканы, поставленные на соболя на расстоянии до 2 км от водоёмов.

Болезни. Ранее Н. М. Губановым (1964) у американской норки (умершей при транспортировке), завезённой для акклиматизации из Хабаровского края, были обнаружены два вида гельминтов – трематода *Euparyphium melis* (Schrank, 1788) и нематода *Soboliphyme baturini* Petrow, 1930.

Состав кормов американской норки в Южной Якутии

Вид корма	Встречаемость			
	Летне-осенний период (285 экскрементов)		Зимне-весенний период (47 желудков)	
	Кол-во встреч	%	Кол-во встреч	%
Млекопитающие	180	63.1	19	40.4
Полёвка-экономка	91	31.9	14	29.8
Красная полёвка	36	12.6	–	–
Красно-серая полёвка	24	8.4	–	–
Полёвки (не определены)	19	6.7	5	10.6
Бурозубки	8	2.8	–	–
Ондатра	2	0.7	–	–
Птицы	12	4.2	10	21.2
Мелкие воробьиные	12	4.2	–	–
Куропатка	–	–	6	12.7
Рябчик	–	–	4	8.5
Земноводные (лягушки)	58	20.3	–	–
Рыбы	175	61.4	43	91.5
Ленок	42	14.7	8	17.0
Хариус	97	34.1	24	51.1
Налим	36	12.6	11	23.4
Насекомые	56	19.6	–	–

За период с 1983 по 1994 г. было исследовано 28 норок (добытые в Олёкминском и Ленском районах), из них заражёнными оказались 6 зверьков. Общая экстенсивность инвазии (Э.И.) составила 21.4%, интенсивность инвазии (И.И.) – от 1 до 14 экз., средняя заражённость – 6.5 ± 2.2 экз., индекс обилия (И.О.) – 1.4 экз. У этих зверьков были обнаружены три вида нематод: *Capillaria putorii* (Rudolphi, 1819) – у двух (Э.И. – 7.1%; И.И. – 1 – 2 экз.; средняя – 1.5 ± 0.5 экз.; И.О. – 0.1 экз.), *Soboliphyme baturini* – у четырех (Э.И. – 14.3%; И.И. – 3 – 14 экз.; средняя – 8.2 ± 2.8 экз.; И.О. – 1.2 экз.), *Skrjabinogylus nasicola* (Leuckart, 1842) – у одной (Э.И. – 3.6%; И.И. – 3 экз.; И.О. – 0.1 экз.).

Позднее, в 2008 – 2009 гг., при исследовании 15 норок, которые были добыты в Усть-Майском и Алданском районах, у трех зверьков был обнаружен один вид нематоды – *Soboliphyme baturini* (Э.И. – 20.0%; И.И. – 1 – 22 экз.; средняя заражённость – 9.0 ± 6.5 экз.; И.О. – 1.8 экз.).

Все перечисленные нематоды, за исключением *Skrjabinogylus nasicola*, которая паразитирует в лобных пазухах, локализовались в желудочно-кишечном тракте зверьков. Следует отметить, что видовой состав гельминтов у норок, обитающих в Южной Якутии, менее разнообразный, по сравнению с другими регионами России. Так, по данным А. А. Троицкой (1972), 15 видов эндопаразитов паразитирует у норок, акклиматизированных в Татарии, 10 – в Башкирии, 8 – в Марий Эл и шесть видов были обнаружены у норок из Приморского края (Васенева, 1967). Трематода *Euryphium melis*, которая была обнаружена Н. М. Губановым (1964) в 60-х гг. прошлого века, в наших сборах не обнаружена. Отсутствие *Euryphium melis* у

зверьков из Южной Якутии, видимо, связано с тем, что в условиях Южной Якутии у этого эндопаразита нет промежуточных хозяев, которыми являются моллюски *Stagnicola emarginata* и *Limnaea stagnalis* (Контримавичус, 1969).

К врагам норки относятся собака, волк и медведь, которые могут поймать зверьков во время летних миграций, когда высыхают водоёмы.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, американская норка акклиматизировалась на территории Южной Якутии и продолжает осваивать водоёмы Центральной Якутии. Полевые наблюдения и анкетные данные свидетельствуют о том, что американская норка заселила все пригодные для её обитания угодья Олёкминского, Алданского и Усть-Майского районов. В этих местах обитают около 3.5 – 4.0 тыс. особей. Вид достиг максимальной в данных условиях численности. Акклиматизация американской норки обогатила пушные ресурсы новым ценным видом. При развитии специального промысла ежегодно можно заготавливать по 1000 – 1200 шкур.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Беньковский Л. М.* Некоторые особенности биологии размножения американской норки (*Mustela vison*) на Сахалине // Зоол. журн. 1976. Т. 55, вып. 10. С. 1582 – 1583.
- Васенёва А. Я.* Материалы по гельминтофауне норки, акклиматизированной в Приморском крае // Тр. ВНИИОЗ. М. : Экономика, 1967. Вып. 21. С. 262 – 265.
- Васенёва А. Я.* Структура популяции американской норки, акклиматизированной на юге Дальнего Востока // Тр. ВНИИОЗ. М. : Экономика, 1972. Вып. 24. С. 162 – 170.
- Воронов В. Г.* Млекопитающие Курильских островов. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1974. 162 с.
- Грязнухин А. Н., Мордосов И. И.* Акклиматизация американской норки в Якутии и меры по её охране // Природа Якутии и её охрана : материалы III Респ. совещ. по охране природы Якутии. Якутск : Якут. кн. изд-во, 1965. С. 145 – 147.
- Губанов Н. М.* Гельминтофауна промысловых млекопитающих Якутии. М. : Наука, 1964. 163 с.
- Дубинин Е. А.* О зимнем питании американской норки (*Mustela vison*) на северо-востоке Сибири // Фауна и экология промысловых зверей Северо-востока Сибири. Владивосток : Дальнаука, 1993. С. 86 – 90.
- Дубинин Е. А.* Питание американской норки (*Mustela vison*) в Магаданской области. // Фауна и экология млекопитающих Северо-Восточной Сибири / Северо-Восточный науч. центр ДВО РАН. Магадан, 1995. С. 22 – 32.
- Жданов А. П.* Американская норка и её промысел в бассейне реки Васюгана // Охота – пушнина – дичь. М. : Экономика, 1965. Вып. 14. С. 47 – 53.
- Иванов П. Д., Туманов И. Л.* Американская норка в Ленинградской области // Охота – пушнина – дичь / Всесоюз. НИИ охотничьего хозяйства и звероводства. Киров, 1974. Вып. 42. С. 3 – 9.
- Ивашкин В. М., Контримавичус В. Л., Назарова Н. С.* Методы сбора и изучения гельминтов наземных млекопитающих. М. : Наука, 1971. 124 с.
- Ильина Е. Д.* Разведение лисиц, песцов и норок. М. : Изд-во Центросоюза, 1958. 132 с.
- Контримавичус В. Л.* Гельминтофауна куньих и пути её формирования. М. : Наука, 1969. 432 с.

Марвин М.Я. Фауна наземных позвоночных Урала. Вып. 1. Млекопитающие. Свердловск : Изд-во Урал. гос. ун-та им. А. М. Горького, 1969. 154 с.

Монахов Г. И. Определение возраста соболей по относительной ширине канала клыка // Охота – пушнина – дичь / Всесоюз. НИИ животного сырья и пушнины. Киров, 1965. Вып. 11. С. 46 – 53.

Новиков Г. А. Полевые исследования по экологии наземных позвоночных. М. : Сов. наука, 1953. 512 с.

Орлов К. Г., Рожков Ю. Ф. Состояние популяции хищных млекопитающих Олёкминского заповедника // Флора и фауна особо охраняемых природных территорий республиканской системы Ыгык Кэрэ Сирдэр // М-во охраны природы Респ. Саха (Якутия). Якутск : Кудук, 2001. С. 31 – 38.

Павлинин В. Н. Материалы по изменчивости американской норки на Урале // Тр. ин-та биол. УФ АН СССР. Вып. 29. Вопросы внутривидовой изменчивости млекопитающих. Свердловск, 1962. С. 97 – 119.

Попов В. А. Материалы по экологии норки (*Mustela vison*) и результаты акклиматизации её в Татарской АССР // Тр. Казан. фил. АН СССР. Сер. биол. и с.-х. наук. Казань, 1949. Вып. 2. 140 с.

Попов В. А., Попов Ю. К., Приезжев Г. П., Кулаева Т. М., Воронов Н. П., Гаранин В. И., Назарова И. В., Изотова Т. Е., Красовская Л. А. Результаты изучения животного мира зоны затопления Куйбышевской ГЭС // Тр. Казан. фил. АН СССР. Сер. биол. наук. Казань, 1954. Вып. 3. С. 181 – 182.

Попов М. В., Соломонов Н. Г., Мордосов И. И., Лабутин Ю. В. Биология охотничье-промысловых зверей Якутии. Новосибирск : Наука. Сиб. отд-ние, 1980. 158 с.

Ревин Ю. В. Млекопитающие Южной Якутии. Новосибирск : Наука. Сиб. отд-ние, 1989. 320 с.

Ревин Ю. В., Багаев В. Г. Распространение и численность американской норки в бассейне Олёкмы // Исследование биологических ресурсов в Якутии. Якутск : Изд-во Якут. фил. СО АН СССР, 1978. С. 126 – 128.

Синицын А. А. Особенности питания американской норки (*Mustela vison* Schreber), акклиматизированной в равнинной части Западной Сибири // Экология. 1992. № 5. С. 55 – 60.

Синицын А. А., Граков Н. Н. Половая и возрастная структура популяций американской норки в Среднем Приобье // Экологическое нормирование промысла пушных зверей / Всесоюз. НИИ охотничьего хозяйства и звероводства. Киров, 1990. С. 39 – 40.

Терновский Д. В. Биология американской норки на Алтае // Тр. Томск. гос. ун-та им. В. В. Куйбышева. Сер. биол. 1956. Т. 142. С. 307 – 314.

Терновский Д. В. Биология и акклиматизация американской норки (*Lutreola vison* Brisson) на Алтае. Новосибирск : Новосибир. кн. изд-во, 1958. 138 с.

Терновский Д. В. Оценка способов учёта численности полуводных хищников – норки и выдры // Тез. докл. Всесоюз. совещ. по проблеме кадастра и животного мира : в 2 ч. М., 1986. Ч. 1. С. 202 – 203.

Тимофеев В. В. Звери нашей области. Иркутск : Обл. гос. изд-во, 1949. 95 с.

Троицкая А. А. Гельминтофауна американской норки, акклиматизированной в Волжско-Камском крае // Материалы к науч. конф., посвящённой 50-летию ВНИИОЗ. Ч. II. Вопросы экологии / Всесоюз. НИИ охотничьего хозяйства и звероводства. Киров, 1972. С. 109 – 111.

Туманов И. Л. Возрастные изменения соотношения полов у американской норки // Фауна и экология птиц и млекопитающих Северо Запада СССР. Петрозаводск : Изд-во Карельск. фил. АН СССР, 1983. С. 126 – 132.

Чернявский Ф. Б. Млекопитающие крайнего Северо-востока Сибири. М. : Наука, 1984. 388 с.

УДК 631.445.4(470.57)

ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ АКТИВНОСТЬ МИКРОБНЫХ СООБЩЕСТВ ЧЕРНОЗЁМОВ БАШКИРСКОГО ЗАУРАЛЬЯ В УСЛОВИЯХ ТЕХНОГЕННОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ

И. Н. Семенова, Г. Р. Ильбулова, Я. Т. Суюндуков

*Институт региональных исследований Республики Башкортостан
Россия, 453638, Республика Башкортостан, Сибай, К. Цеткин, 2
E-mail: ilbulova@mail.ru*

Поступила в редакцию 16.04.10 г.

Функциональная активность микробных сообществ чернозёмов Башкирского Зауралья в условиях техногенного загрязнения. – Семенова И. Н., Ильбулова Г. Р., Суюндуков Я. Т. – Методом мультисубстратного тестирования проведена оценка функциональной активности чернозёмов, подверженных аэротехногенному загрязнению предприятиями горнорудной промышленности. Выявлено отличие функционального разнообразия почв территорий, находящихся на разном расстоянии от источника техногенных выбросов. При загрязнении почвы тяжелыми металлами меняется спектр и интенсивность потребления различных субстратов микробными сообществами. Наиболее загрязнённые почвы характеризовались наименьшим индексом разнообразия Шеннона

Ключевые слова: мультисубстратное тестирование, функциональная активность, техногенные выбросы.

Functional activity of microbial communities of chernozems of the Bashkirian Trans-Ural region under technogenic pollution. – Semenova I. N., Ilbulova G. R, and Sujundukov J. T. –The functional activity of chernozems exposed to environmental contamination by the mining industry enterprises was evaluated by multisubstrate testing. A distinction of the functional soil diversity of territories at different distances from the emission source was revealed. When soil is polluted with heavy metals, the range and intensity of consumption of various substrates by microbial communities vary. The most contaminated soils were characterized by the lowest Shannon diversity index.

Key words: multisubstrate test, functional activity, emission source.

ВВЕДЕНИЕ

Башкирское Зауралье представляет собой зону геохимических аномалий, все компоненты которых характеризуются повышенным содержанием ряда тяжелых металлов (ТМ). Развитие горнорудной промышленности привело к тому, что природные ландшафты этой территории испытывают сильное антропогенное воздействие.

Почва – специфический компонент биосферы, который накапливает различные, в том числе токсические, вещества и выступает в роли природного буфера, контролирующего перенос химических элементов в атмосферу, гидросферу и живое вещество. ТМ, поступающие от различных источников, в конечном итоге оказываются на поверхности почвы, и их дальнейшая судьба зависит от ее химических, физических и биологических показателей.

Биологическая активность почв во многом определяется жизнедеятельностью населяющих их микроорганизмов. Микробное сообщество с анализом его функциональных возможностей представляет собой перспективный объект при биомониторинге окружающей среды. Именно функциональный потенциал микробного сообщества обеспечивает организацию циклов биогенных элементов, определяет «здоровье почвы», т.е. её способность поддерживать агрономическую продуктивность, сохраняя приемлемое качество воды и воздуха. Мониторинг микробных сообществ почвенных экосистем, подверженных техногенному воздействию, позволяет определить степень устойчивости микробного комплекса к загрязнению (Кожевин, 1989).

Удобным и доступным инструментом измерения функциональных характеристик почвенных экосистем является метод мультисубстратного тестирования (МСТ). В основе метода МСТ лежит анализ спектров потребления субстратов (СПС) природными микробными сообществами. За рубежом для этого используется система BIOLOG (США), созданная для штаммовой идентификации чистых культур и как коммерческий продукт, ориентированный на использование в медицинской микробиологии. Разработанная и предложенная М. В. Горленко и П. А. Кожевиным (1994) система МСТ «ЭКОЛОГ» предназначена для решения экологических задач.

Целью данной работы являлась оценка функциональной активности почв Башкирского Зауралья, находящихся в зоне техногенного воздействия, с помощью мультисубстратного тестирования.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объектами исследования являлись почвы г. Сибай, Учалинского и Хайбуллинского районов Республики Башкортостан (РБ), где находятся наиболее крупные в Башкирском Зауралье горно-обогатительные комбинаты. Расположение участков отбора проб почв для исследования показано на рис. 1.

Учалинский горно-обогатительный комбинат (УГОК) ведет добычу медно-колчеданных руд на месторождениях Учалинском, Узельгинском, Молодежном, Талганском.

Расстояние стационарных участков от обогатительной фабрики УГОК, функционирующей с 1968 г., было следующим: в северо-западном направлении – 0.5 км (У1), 5 км (У2); в северном направлении – 5 км (У3), 10 км (У4), в юго-западном – 15 км (У5).

Почвенный покров данных стационарных участков представлен чернозёмом выщелоченным. Почвообразующие породы – карбонатные элювиоделювиальные, делювиальные глины и суглинки. Характеризуются наличием гумусового горизонта средней мощности (содержание гумуса составляет 7.8%), четко выраженной структурой, наличием уплотненного иллювиального горизонта. Почвы слабокислые (рН солевой вытяжки 5.9 – 6.4). Среднее содержание валового фосфора составляет 0.15%, обеспеченность подвижным фосфором более 40%, валовое содержание калия колеблется в пределах 1.8 – 2.5%, обменного калия – менее 10%, общего азота – 0.40 – 0.60% (Хазиев, 2007). Преобладающие ветры – западного и юго-западного направлений.

ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ АКТИВНОСТЬ МИКРОБНЫХ СООБЩЕСТВ

Сибайский филиал (СФ) УГОК – предприятие по добыче и обогащению медных руд, являющийся градообразующим предприятием г. Сибай. В состав комбината входят подземный рудник, известняковый карьер и обогатительная фабрика, которая эксплуатируется с 1958 г. СФ УГОК производит медный, цинковый концентраты, серный колчедан, известняковый щебень.

Расстояние стационарных участков от обогатительной фабрики СФ УГОК было следующим: в восточном направлении – 0.5 км (С1), 5 км (С2), 10 км (С3), в юго-восточном – 5 км (С4), 10 км (С5), 15 км (С6) и северо-восточном – 5 км (С7), 10 км (С8), 15 км (С9).

Почвенный покров данных стационарных участков представлен чернозёмом обыкновенным среднетяжелым среднегумусным (7 – 8%) легко- и тяжелосуглинистым. Почвообразующими породами являются делювиальные отложения. Характеризуется нейтральными и щелочными значениями кислотности (рН 6.0 и более). Содержание подвижного фосфора не превышает 4 – 6 мг на 100 г почвы, содержание общего калия колеблется от 1.2 до 2.4%, подвижного калия – от 10 до 50 мг на 100 г почвы. По содержанию общего азота данные почвы близки к чернозёму выщелоченному (Хазиев, 2007). Преобладающие ветры – северо-западного и юго-западного направлений.

Бурибаевский ГОК производит добычу и обогащение медно-колчеданных и медно-цинковых руд на Октябрьском руднике.

Расстояние стационарных площадок от обогатительной фабрики Бурибаевского ГОКа было следующим: в западном направлении – 0.5 км (Б1), 5 км (Б2), 10 км (Б3), в юго-восточном – 5 км (Б4), в северо-восточном – 5 км (Б5), 10 км (Б6).

Почвенный покров представлен чернозёмом южным среднетяжелым малогумусным (4 – 6%) тяжелосуглинистым. Почвообразующими породами для этих почв служат делювиальные желто-бурые карбонатные глины и тяжелые суглинки, разноцветные глины, а также элювиально-делювиальные образования. Характеризуются нейтральными и щелочными значениями кислотности (рН 6.0 и более). Среднее содержание валового фосфора колеблется в пределах 0.10 – 0.20%, показатели содержания подвижного фосфора характеризуются как «низкие» и «очень низкие», содержание общего калия высокое (в пределах 2%) и мало изменяется по

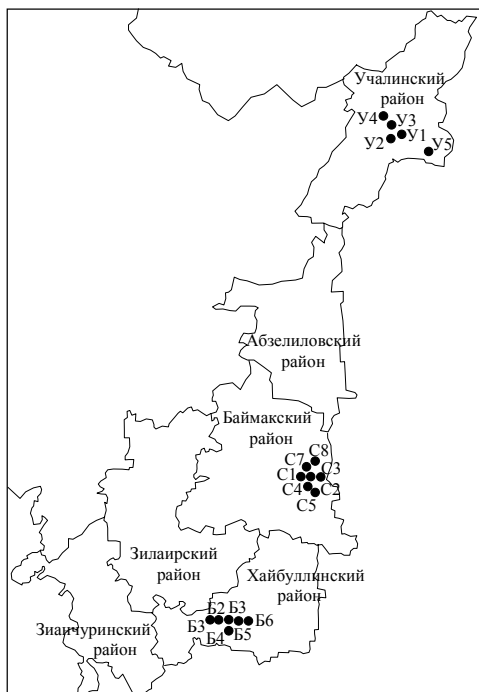


Рис. 1. Карта-схема расположения пробных площадок

профилю почвы, обеспеченность обменным калием менее 10%, содержание общего азота невысокое – около 0.3% (Хазиев, 2007). Преобладающие ветры – северо-западного, западного, юго-западного направлений.

Исследования проводились в 2005 – 2008 гг. на однородных участках естественных степных пастбищ с минимальным механическим антропогенным воздействием. Отбор почвенных образцов осуществлялся в соответствии с ГОСТом 17.4.4.02-84 (Постановление..., 2000) из слоя почвы 0 – 30 см в 3-кратной повторности. Анализировали свежие почвенные образцы, предварительно приготовив смешанный образец и просеяв его через сито с отверстиями 2 мм.

Валовое содержание меди, цинка и железа определяли методом атомной абсорбционной спектрометрии в лаборатории Центра агрохимической службы «Башкирский» РБ. В качестве экстрагента использовали 5 М HNO₃.

Загрязнение почвы оценивали по суммарному показателю Z_c, (табл. 1), предложенному Ю. Э. Саэтом (Геохимия..., 1990) и рассчитываемому по формуле

$$Z_c = \sum_{i=1}^n K_c - (n-1),$$

где K_c – коэффициент концентрации элемента, определяемый отношением его содержания в загрязненной почве к фоновому; n – число определяемых ингредиентов.

Структурно-функциональные характеристики микробных сообществ определяли при помощи МСТ (Горленко, Кожевин, 2005). Полученные в результате анализа данные представляли собой 47-мерный массив, обработка которого велась

Таблица 1

Оценка степени загрязнения почв по показателю Z_c

Значение Z _c	Категория загрязнения почв	
Менее 16	I	Допустимая
16 – 32	II	Умеренно опасная
32 – 128	III	Высоко-опасная
Более 128	IV	Чрезвычайно опасная

методами многомерной статистики (факторный анализ, кластерный анализ и др.).

Из всей совокупности характеристик микробных сообществ, получаемых с помощью МСТ, нами в соответствии с рекомендациями автора про-

граммы М. В. Горленко были выбраны факторный анализ методом главных компонент, кластерный анализ полученных данных методом Варда и определение функционального биоразнообразия микробных сообществ с помощью индекса Шеннона:

$$H = -\sum(n_i/N)\lg(n_i/N),$$

где n_i – интенсивность потребления i-го субстрата, N – суммарное число потребленных субстратов.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Оценка уровня загрязнения почв Башкирского Зауралья, находящихся в зоне техногенного воздействия, выявила, что почвенный покров территорий, прилегающих к изучаемым горно-обогатительным комбинатам, загрязнен ТМ, такими как цинк, медь, железо. Наиболее загрязненными являются территории, находящиеся на расстоянии 0.5 км от источника техногенных выбросов: У1, С1 и Б1.

ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ АКТИВНОСТЬ МИКРОБНЫХ СООБЩЕСТВ

Наибольшее загрязнение характерно для почв территорий, сопредельных с СФ УГОК, наименьшее – на территории пос. Бурибай. Почвы территорий, расположенных на расстоянии 15 км от комбинатов, относятся к допустимой категории загрязнения (табл. 2).

Таблица 2

Оценка уровня загрязнения по показателю Z_c , в зоне влияния горнорудных комплексов

Наименование комбинатов	Подтип почв	Обозначения	Z_c	Категория загрязнения почв
Учалинский горно-обогатительный комбинат (УГОК)	Чернозём выщелоченный	У1	18.3	Умеренно опасная
		У2	0.5	Допустимая
		У3	0.5	То же
		У4	1.8	«
		У5	1	«
Сибайский филиал Учалинского горно-обогатительного комбината (СФ УГОК)	Чернозём обыкновенный	С1	32	Высокоопасная
		С2	21	Умеренно опасная
		С3	3	Допустимая
		С4	14	То же
		С5	4	«
		С6	4	«
		С7	7	«
		С8	5	«
		С9	3	«
Бурибаевский горно-обогатительный комбинат (Бурибаевский ГОК)	Чернозём южный	Б1	2.4	«
		Б2	3.6	«
		Б3	1	«
		Б4	3	«
		Б5	8	«
		Б6	4	«

Оценка функциональной активности почв Башкирского Зауралья, находящихся в зоне техногенного воздействия, с помощью МСТ проводилась в несколько этапов – от простого к сложному. На начальной стадии оценивалось количество используемых субстратов и интенсивность их потребления. В спектрах ассимиляции субстратов для изученных почвенных образцов четко видны количественные и качественные различия в потреблении субстратов, позволяющие говорить о наличии характерного спектра ассимиляции для почвенных образцов определенного типа. Микробные сообщества наиболее загрязненного «сибайского» почвенного образца С1 не ассимилировали арабинозу, пуллулан, глицин, пролин, норлейцин, норвалин, аспарагин, аланин, лизин, фенилаланин, тимидин, крахмал, креатин. Микробные сообщества наиболее загрязненного «учалинского» почвенного образца г. Учалы У1 не использовали дульцит, лактозу, ксилозу, пуллулан, пропионат, галактозу, норлейцин, норвалин, лизин, крахмал, креатин, а микробные сообщества образца пос. Бурибай Б1 – пуллулан, октаноат, рибозу, фенилаланин, аргинин, тимидин, креатин. На рис. 2 представлен спектр ассимиляции субстратов для микробных комплексов почвенных образцов, испытывающих наибольшее влияние со

стороны горнорудных предприятий. Субстратом, который не использовался ни в одном из этих случаев, был пуллулан. В то же время это соединение ассимилировалось микроорганизмами более чистых почв. Только микробными комплексами почв пос. Бурибай использовались норлейцин, норвалин, лизин, крахмал. Учитывая тот факт, что почвы пос. Бурибай значительно менее загрязнены металлами по сравнению с почвами г. Сибай и г. Учалы, можно рекомендовать использовать указанные субстраты для биомониторинга степени загрязнения почв металлами.

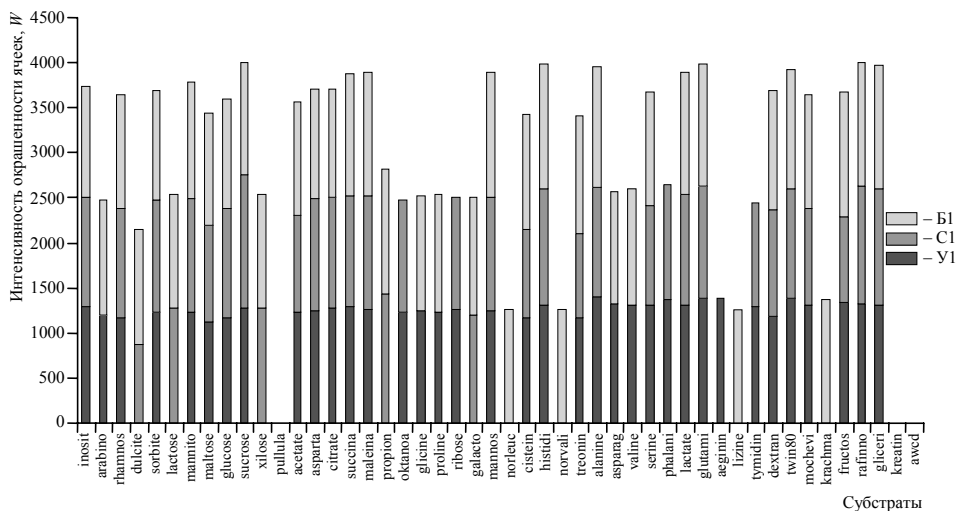


Рис. 2. Спектр ассимиляции субстратов микробными сообществами почв, наиболее загрязненных тяжелыми металлами: B1 – 0.5 км от Бурибаевского горно-обогатительного комбината, C1 – 0.5 км от Сибайского филиала Учалинского горно-обогатительного комбината, Y1 – 0.5 км от Учалинского горно-обогатительного комбината

Таким образом, можно констатировать, что при загрязнении почвы металлами меняется спектр и интенсивность потребления субстратов.

Различия между микробными сообществами почвенных образцов с различным уровнем загрязнения ТМ были выявлены при использовании метода главных компонент. Обработка массива данных статистическими методами выявила две главные компоненты, которые описывали 75% варьирования всех переменных.

Разделение с помощью метода главных компонент всех изученных почвенных образцов позволило сгруппировать большинство из них в четыре группы (рис. 3). I группа включала наиболее загрязненные образцы почвы Y1, C1, а также Y5. Последняя площадка была расположена рядом с с. Ахуново Учалинского района, и, несмотря на удаленность от УГОК, для ее почвы характерно повышенное содержание элементов 2-го класса токсичности, таких как хром, кобальт, никель, медь, молибден (Хабиров и др., 2009). Ко II группе относились, главным образом, образцы «сибайской» почвы, расположенной в 5 – 10 км к востоку и юго-востоку от

ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ АКТИВНОСТЬ МИКРОБНЫХ СООБЩЕСТВ

ИЗ. III группа – У2, У4, С8 и С9 – это образцы наименее загрязненной «сибайской» и «учалинской» почвы. IV группа содержала образцы только «бурибаевской» почвы Б1, Б2, Б5 и Б6. Такое разделение почвенных образцов дает основание полагать, что данный метод выявляет различия между микробными сообществами почв, отличающихся не только по степени загрязненности ТМ, но и по зональным подтипам.

На основании результатов кластерного анализа все изученные образцы были распределены в три группы: в первую вошли наиболее загрязненные ТМ У1, С1, а также С2, С3, С4, С5, соответствующие восточному и юго-восточному направлению в зоне воздействия СФ УГОК (рис. 4). Во вторую группу вошли образцы У2, У3, У5, С6, а также Б1, Б2, Б4, Б5, Б6. В третью группу вошли образцы, соответствующие наиболее «чистым» участкам: У3, У4, Б3, С7, С8, С9.

Таким образом, микробные сообщества почв, расположенных вблизи источника загрязнения, выделялись в отдельную группу. Как правило, относительное кластерное расстояние отражало степень удаления изучаемой пробы от источника загрязнения в определенном направлении. Особенно выражено это в случае образцов почв, взятых на территории СФ УГОК. Очевидно, выделение микробных сообществ образцов почв, отобранных у ИЗ, в отдельный кластер связано с изменением их функциональной активности под действием техногенного загрязнения. По мере удаления от источника загрязнения состояние микробных сообществ улучшается. Наиболее «здоровыми» являются микробные сообщества почв, находящиеся на расстоянии не менее 15 км от горно-обогатительных комплексов.

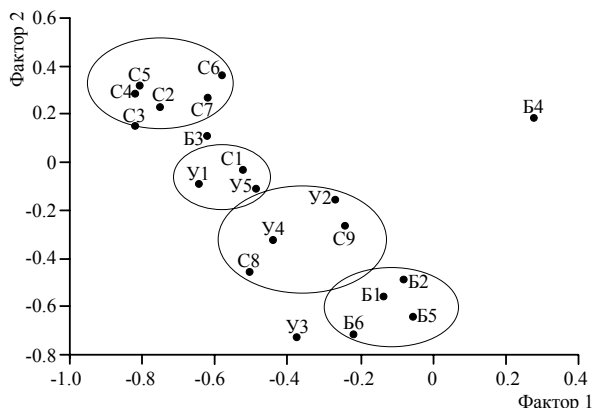


Рис. 3. Разделение с помощью факторного анализа образцов почв в зоне воздействия горнорудных комплексов Башкирского Зауралья

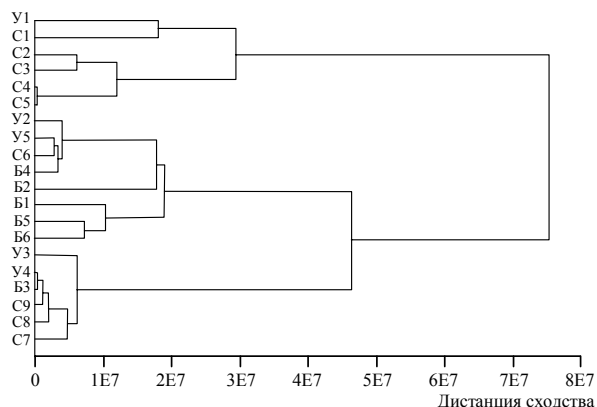


Рис. 4. Кластерный анализ данных спектра потребления субстратов почв, находящихся в зоне воздействия горно-обогатительных комбинатов

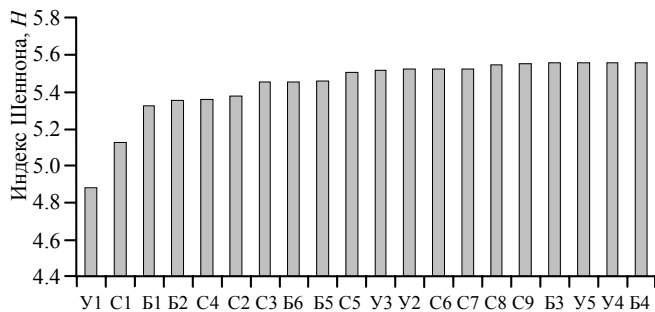


Рис. 5. Распределение образцов по критерию биоразнообразия

индекс Шеннона был выше и находился примерно на одном уровне (рис. 5).

На основании полученного массива данных в программе «ЭКОЛОГ» были рассчитаны индексы разнообразия Шеннона (H). Наименьшим показателем индекса H характеризовались образцы U1, C1, затем по степени увеличения расположены B1, B2, C4, C2. Для других образцов

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, проведенные исследования показывают, что параметры функционального биоразнообразия, полученные методом мультисубстратного тестирования, можно использовать для оценки экологического состояния почвы. Преимущества МСТ несомненны: оно достаточно легко выполняется, результаты его можно получить уже через 1 – 3 дня. Это позволяет использовать данный метод в качестве экспресс-теста для оценки экологического состояния почв. Однако для более полной и объективной оценки экологического состояния почв следует применять и другие интегральные показатели.

Метод МСТ позволяет выявить различия в состоянии микробных сообществ почв, не только подверженных техногенному загрязнению, но и относящихся к различным зональным типам. Это обосновывает возможность его практического использования в целях биомониторинга состояния почв.

Результаты мультисубстратного тестирования подтверждают, что техногенное загрязнение почв тяжелыми металлами отрицательно влияет на функциональную активность микробных сообществ.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Геохимия окружающей среды. М. : Недра, 1990. 335 с.
- Горленко М. В., Кожевин П. А. Дифференциация почвенных микробных сообществ с помощью мультисубстратного тестирования // Микробиология. 1994. Т. 63, № 2. С. 289 – 293.
- Горленко М. В., Кожевин П. А. Мультисубстратное тестирование природных микробных сообществ. М. : МАКС Пресс, 2005. 88 с.
- Кожевин П. А. Микробные популяции в природе. М. : Изд-во МГУ, 1989. 175 с.
- Постановление Госстандарта СССР от 19.12.1984 № 4731. ГОСТ от 19.12.1984 № 17.4.4.02-84 Охрана природы. Почвы. Методы отбора и подготовки проб для химического, бактериологического, гельминтологического анализа. Охрана природы. Почвы : сб. ГОСТов. М. : ИПК Издательство стандартов, 2000.
- Хабиров И. К., Асылбаев И. Г., Якупов И. Ж., Якупова Р. А., Рафиков Б. В., Шакиров Ю. С. Оценка степени химического загрязнения почвенного покрова экосистем Южного Урала // Вестн. Оренб. гос. ун-та. 2009. № 6. С. 402 – 408.
- Хазиев Ф. Х. Почвы Республики Башкортостан и регулирование их плодородия. Уфа : Гилем, 2007. 288 с.

УДК 556.555.6:504.45.054

СРАВНЕНИЕ ЧУВСТВИТЕЛЬНОСТИ ТЕСТ-ОБЪЕКТОВ ПРИ ТОКСИКОЛОГИЧЕСКОЙ ОЦЕНКЕ ДОННЫХ ОТЛОЖЕНИЙ, ЗАГРЯЗНЕННЫХ НЕФТЬЮ РАЗНОГО ПРОИСХОЖДЕНИЯ

Н. Ю. Степанова, А. Д. Ахметшина, В. З. Латыпова

Казанский (Приволжский) федеральный университет
Россия, Казань, Кремлевская, 18
E-mail: step090660@yandex.ru

Поступила в редакцию 05.06.10 г.

Сравнение чувствительности тест-объектов при токсикологической оценке донных отложений, загрязненных нефтью разного происхождения. – Степанова Н. Ю., Ахметшина А. Д., Латыпова В. З. – В модельных экспериментах показано, что при одинаковом внесении разной по происхождению нефти с Ново-Суксинского месторождения Республики Татарстан и Лас-Еганского месторождения Тюменской области токсичность последней была ниже на 24 – 77% на всех использованных тест-объектах (*Paramecium caudatum*, *Ceriodaphnia affinis*, *Daphnia magna*, *Hyalella azteca*, *Heterocypris incongruens*). Наиболее чувствительные тест-объекты при биотестировании нефтезагрязненных донных отложений в модельном хроническом эксперименте по мере снижения чувствительности располагаются в ряду: рачки – *Ceriodaphnia affinis* (0.16 – 0.70 г/кг) > инфузории – *Paramecium caudatum* (0.17 – 0.58 г/кг) > рачки – *Hyalella azteca* (0.50 – 1.10 г/кг) > рачки – *Daphnia magna* (1.30 – 2.40 г/кг) > ракушковые рачки – *Heterocypris incongruens* (> 20.5 г/кг).

Ключевые слова: донные отложения, нефтепродукты, биотестирование, *Paramecium caudatum*, *Ceriodaphnia affinis*, *Daphnia magna*, *Hyalella azteca*, *Heterocypris incongruens*.

Test-organism sensitivity comparison in toxicological evaluation of bottom sediments polluted with oil of various origin. – Stepanova N. Yu., Akhmetshina A. D., and Latypova V. Z. – The results of our model experiments with using an equal amount of the oil from the New-Suksinsky deposit (Republic Tatarstan) and the Las-Egansky deposit (Tyumen region) demonstrate a different toxicological response of our test organisms (*Paramecium caudatum*, *Ceriodaphnia affinis*, *Daphnia magna*, *Hyalella azteca*, and *Heterocypris incongruens*). The toxicity of the sediments polluted with the oil of the New-Suksinsky origin was higher by 24 – 77% in comparison with that from the Las-Egansky deposit by the presence of sulphurous substances. The range of our test organisms according to their sensitivity is: *Ceriodaphnia affinis* (0.16 – 0.70 g/kg) > *Paramecium caudatum* (0.17 – 0.58 g/kg) > *Hyalella azteca* (0.50 – 1.10 g/kg) > *Daphnia magna* (1.30 – 2.40 g/kg) > shell crayfish – *Heterocypris incongruens* (> 20.5 g/kg).

Key words: sediments, mineral oil, toxicological evaluation, *Paramecium caudatum*, *Ceriodaphnia affinis*, *Daphnia magna*, *Hyalella azteca*, *Heterocypris incongruens*.

ВВЕДЕНИЕ

Масштабы нефтяного загрязнения постоянно растут, и гидросфера, в частности, депонирующие составляющие – грунты, насыщаются стабильными углеводородами и продуктами их трансформации (Ровинский и др., 1988).

Нефтяное загрязнение, которое стоит по масштабам и опасности для биоты на одном из первых мест, является наиболее сложным и трудно интерпретируемым по последствиям, ввиду его многокомпонентности и многообразию миграционных форм (Михайлова, 1986).

Донные отложения как один из основных компонентов водной экосистемы играют важную роль в ее функционировании (Щербань и др., 1994). Это и среда обитания для бентосных организмов, и источник пищи для многих гидробионтов (пелофилов) и бентосоядных рыб, и среда, депонирующая загрязняющие вещества. Степень накопления токсических веществ (особенно органических) может быть столь высока, что они полностью подавляют процесс самоочищения в придонном слое воды (Денисова, Нахшина, 1975; Петрова, 1981). Известно (Патин, 1977; Врочинский, 1976), что токсикологическая ситуация в водоёмах определяется именно накоплением токсикантов в грунтах и гидробионтах, и водоём может быть опасно загрязненным при минимальном (ниже ПДК) содержании конкретного вещества в воде. В этой связи актуальной представляется оценка потенциального воздействия нефти и нефтепродуктов, аккумулированных в донных отложениях, на гидробионтов в модельном эксперименте.

Целью данной работы было сравнить чувствительность тест-объектов из различных таксономических групп при токсикологической оценке донных отложений, загрязненных нефтью различного происхождения в модельных экспериментах.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Для опытов использовали стандартизированные донные отложения (ДО), полученные при смешении чистого песка и ила в соотношении 1:1. Содержание органических веществ в стандартном образце по потере при прокаливании составляло 3.2%, рН = 7.0. Высушенный и просеянный грунт взвешивали, вносили нефть в количестве 50 мл/кг, тщательно перемешивали (слегка увлажняли). Замазученный грунт помещали в аквариумы, оставляли на двое суток, затем заливали водой. Невязавшаяся нефть всплывала на поверхность. Воду сливали до исчезновения нефтяной пленки. После определения остаточной концентрации нефти ДО использо-

Таблица 1
Характеристики образцов нефти Ново-Суксинского месторождения Республики Татарстан (образец №1) и Лас-Еганского месторождения Тюменской области (образец №2)

Характеристики	Образец № 1	Образец № 2
Плотность, г/см ³	0.92	0.85
Содержание серы, %	2.76	1.09
Содержание хлоридов, мг/дм ³	4681.60	10.28
Содержание воды, %	2.00	0.50
Содержание механических примесей, %	0.004	0.005
Содержание асфальтенов, %	14.51	10.23
Содержание парафинов, %	2.90	1.43
Содержание смол, %	35.5	29.6

вали для приготовления серии разведений (Установление..., 2000). Характеристики нефти, использованной в экспериментах, приведены в табл. 1.

Остаточное содержание нефтепродуктов в отмытых грунтах проводили методом ИК-спектрометрии (Методика..., 1998).

В токсикологических экспериментах использовали серию разбавлений замазученных нефтью ДО, остаточное содержание нефтепродуктов в ДО представлено в табл. 2.

Используемые тест-объекты и методики токсикологического исследования. В качестве тест-организмов для оценки токсичности донных отложений применяли организмы из различных таксономических групп: инфузории – *Paramecium caudatum* Ehrenberg, 1838 (Методические указания..., 1998; Установление..., 2000;

СРАВНЕНИЕ ЧУВСТВИТЕЛЬНОСТИ ТЕСТ-ОБЪЕКТОВ

Степанова и др., 2004), пресноводные рачки – цериодафнии *Ceriodaphnia affinis* Lilljeborg, дафнии *Daphnia magna* Straus (Методические указания..., 1998; ASTM, 1993, 1998; Deckere et al., 2000), бокоплав *Hyalella azteca* Saussure (Методические указания..., 1998; Установление..., 2000; Томилина, 2000; ASTM, 1993, 1995; Ingersoll et al., 1985; Ingersoll, Nelson, 1990; Indersoll, 1991, 1996), остракоды *Heterocypris incongruens* Ramdohr (Chial, Persoone, 2002 a, b, c) в контактных и элюатных тестах.

При тестировании на инфузориях *P. caudatum* в хроническом эксперименте (время экспонирования 24 ч) в качестве критериев токсичности использовали выживаемость и коэффициент (K_{Π}) прироста численности:

$$K_{\Pi} = \frac{N_t}{N_0},$$

где N_t – численность инфузორий через учитываемый промежуток времени; N_0 – исходная численность инфузоро́рий.

При тестировании в хроническом эксперименте на *C. affinis* и *D. magna* в контактном тесте использовали показатель выживаемости и ингибирование репродукции в качестве критериев токсичности (тест проводили в течение 7 – 14 дней или когда 60% самок в контроле отмирают три раза).

Основные регистрируемые показатели в хронических контактных тестах с *H. azteca* включали выживаемость и замер линейных размеров в начале и конце экспозиции (28 сут.).

Оценку токсичности с использованием ракушковых ракообразных остракод *H. incongruens* производили по показателю выживаемости и изменению линейных размеров, период экспозиции 6 сут.

Статистическую обработку результатов проводили путем проверки гипотез методом параметрической статистики с использованием t -критерия Стьюдента ($p < 0.05$) методом аппроксимации данных логистической функции.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

При равном внесении нефти в систему «вода – стандартные ДО» были получены различные значения остаточного содержания нефтепродуктов в ДО. Так, содержание нефтепродуктов в ДО после внесения образцов нефти № 1 и № 2 составило 20.47 ± 5.12 г/кг и 16.63 ± 4.16 г/кг соответственно. Разница на уровне 19% связана с большим содержанием тяжелых нерастворимых углеводородных фракций в нефти Ново-Суксидского месторождения.

Тестирование на инфузориях показало, что, как по показателю выживаемости, так и по коэффициенту прироста, ДО, загрязненные образцом № 1, были более

Таблица 2

Остаточное содержание нефтепродуктов
в образцах донных отложений

Кратность разбавления	Образец №1		Образец №2	
	Содержание нефтепродуктов, г/кг	%	Содержание нефтепродуктов, г/кг	%
0	20.47 ± 5.12	100	16.63 ± 4.16	100
2	9.39 ± 2.35	46	8.99 ± 2.25	54
4	4.16 ± 1.04	20	5.24 ± 1.31	32
8	1.88 ± 0.47	9	2.95 ± 0.74	18
16	1.2 ± 0.30	6	1.31 ± 0.38	8
32	0.88 ± 0.22	4	0.81 ± 0.20	5

токсичны по сравнению с ДО, замазученными образцом № 2. Так, LC₅₀ по выживаемости в элюатном тесте (образец № 1) составила 4.17 г/кг против 5.24 г/кг (образец № 2), а рассчитанное в соответствии с уравнением зависимости «доза – эффект» (табл. 3) значение IC₁₀ по критерию коэффициент прироста составило 0.17 г/кг для образца № 1 против 0.58 г/кг для образца № 2.

Таблица 3

Уравнения зависимости «доза – эффект», полученные при исследовании нефтезагрязненных донных отложений с использованием различных тест-объектов (образец № 1 – нефть Ново-Суксинского месторождения Республики Татарстан, образец № 2 – нефть Лас-Еганского месторождения Тюменской области)

Образец	Тест-объект (тест-функция)	Уравнение зависимости «доза – эффект»	Коэффициент детерминации, R ²
Образец № 1	<i>Paramecium caudatum</i>		
	Выживаемость	$y = -31.28 \ln(x) + 94.65$	0.99
	Коэффициент прироста	$y = 20.46 \ln(x) + 47.11$	0.82
	<i>Ceriodaphnia affinis</i>		
	Выживаемость	$y = -24.74 \ln(x) + 60.37$	0.83
	Ингибирование репродукции	$y = 20.63 \ln(x) + 48.35$	0.66
	<i>Daphnia magna</i>		
	Выживаемость	$y = -26.46 \ln(x) + 97.87$	0.93
	Ингибирование репродукции	$y = 33.08 \ln(x) + 0.58$	0.99
	<i>Hyalella azteca</i>		
	Выживаемость	$y = -27.93 \ln(x) + 77.76$	0.96
	Изменение линейных размеров	$y = -21.42 \ln(x) + 70.33$	0.96
Образец № 2	<i>Paramecium caudatum</i>		
	Выживаемость	$y = -27.15 \ln(x) + 100.31$	0.97
	Коэффициент прироста	$y = 26.89 \ln(x) + 25.02$	0.96
	<i>Ceriodaphnia affinis</i>		
	Выживаемость	$y = -32.5 \ln(x) + 85.61$	0.98
	Ингибирование репродукции	$y = 31.46 \ln(x) + 21.58$	0.96
	<i>Daphnia magna</i>		
	Выживаемость	$y = -4.28x + 100.61$	0.99
	Ингибирование репродукции	$y = 5.88x - 8.54$	0.99
	<i>Hyalella azteca</i>		
	Выживаемость	$y = -30.18 \ln(x) + 92.59$	0.92
	Изменение линейных размеров	$y = -19.32 \ln(x) + 77.23$	0.92

Контактные тесты в отличие от элюатных позволяют моделировать процессы перераспределения токсикантов между твердой и жидкой фазой и, следовательно, изменение их биодоступности для гидробионтов. Тестирование на *C. affinis* показало, что рассчитанная величина LC₁₀ (IC₁₀) по критерию выживаемости (ингибирование репродукции) составляет 0.30 (0.16) для образца № 1 и 0.85 (0.7) г/кг нефтепродуктов для образца № 2. *D. magna* продемонстрировали большую токсикорезистентности, и содержание нефтепродуктов, соответствующее LC₁₀ (IC₁₀) по выживаемости (ингибированию репродукции), составило 1.30 (1.35) и 2.40 (3.2) г/кг для образцов № 1 и № 2 соответственно.

СРАВНЕНИЕ ЧУВСТВИТЕЛЬНОСТИ ТЕСТ-ОБЪЕКТОВ

Показательным индикатором загрязненных грунтов, толерантным к физическим характеристикам грунта (размер частиц), является амфипода *H. azteca*. Содержание нефтепродуктов, соответствующее LC₁₀ по критерию выживаемости, составило 0.59 и 1.10 г/кг для образцов № 1 и № 2 соответственно, а по ростовым показателям (IC₁₀) – 0.39 для образца № 1 и 0.51 г/кг для образца № 2.

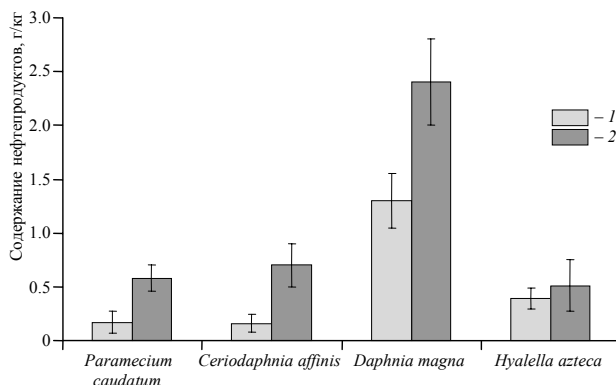
Из всех использованных тест-объектов наибольшую токсикорезистентность продемонстрировали ракушковые рачки *H. incongruens*. В выбранном диапазоне концентраций невозможно определить концентрацию нефтепродуктов, достоверно ингибирующую ростовые показатели и влияющую на процессы выживания остракод.

По итогам проведенного токсикологического исследования модельных ДО можно сделать вывод, что наиболее чувствительными тест-объектами являются цериодафнии (рисунок). Содержание нефти, соответствующее IC₁₀, составило 0.16 и 0.7 г/кг для образцов № 1 и № 2 соответственно.

При исследовании токсикологической опасности нефти разного происхождения (Ново-Суксинское месторождение Республики Татарстан и Лас-Еганское месторождение Тюменской области) в условиях моделирования аварийного прорыва нефтепровода было показано, что при одинаковом внесении разной по происхождению нефти в модельную систему «вода – донные отложения» содержание нефтепродуктов в донных отложениях при внесении образца № 1 на 19% выше, чем при внесении образца № 2, что связано с большим содержанием в ней тяжелых нерастворимых углеводородных фракций.

Токсикологический

ответ гидробионтов также различался в зависимости от типа нефти: во всех случаях токсичность «тюменской» нефти была ниже на 24 – 77% по сравнению с «татарской» на всех использованных тест-объектах (на 24% по результатам тестирования на *H. azteca*, на 46% – *D. magna*, на 71% – *P. caudatum*, на 77% – *C. affinis*). Повышенная токсичность «татарской» нефти связана с ее составом: содержание сернистых соединений в 2.5 раза выше по сравнению с «тюменской», это представляет большую экологическую опасность при аварийном поступлении «татарской» нефти в водную экосистему. Наиболее чувствительные тест-объекты при биотестировании нефтезагрязненных донных отложений в модельном хроническом эксперименте по мере снижения токсикорезистентности располагаются в ряду: рачки – *C. affinis*



Значения IC₁₀ для нефтепродуктов в донных отложениях по результатам токсикологических экспериментов с использованием различных тест-объектов: 1 – образец № 1 (Ново-Суксинское месторождение Республики Татарстан), 2 – образец № 2 (Лас-Еганское месторождение Тюменской области)

(0.16 – 0.70 г/кг), схожий по силе ответ получен в хроническом эксперименте на инфузориях *P. caudatum* (0.17 – 0.58 г/кг) и рачках *H. azteca* (0.50 – 1.10 (г/кг), затем по уровню устойчивости к токсическому воздействию углеводородов нефти следуют рачки *D. magna* (1.30 – 2.40 г/кг), наименее чувствительны ракушковые рачки – *H. incongruens* (>20.5 г/кг). Токсикорезистентность *Heterocypris incongruens* к нефтяному загрязнению связана с морфологическими и экологическими особенностями (способность изолировать контакт с токсикантом при смыкании створок).

ВЫВОДЫ

1. Наиболее чувствительные тест-объекты при биотестировании нефтезагрязненных донных отложений в модельном хроническом эксперименте по мере снижения чувствительности располагаются в ряду: рачки – *Ceriodaphnia affinis* (0.16 – 0.70, г/кг) > инфузории – *Paramecium caudatum* (0.17 – 0.58, г/кг) > рачки – *Hyalella azteca* (0.50 – 1.10, г/кг) > рачки – *Daphnia magna* (1.30 – 2.40, г/кг) > ракушковые рачки – *Heterocypris incongruens* (>20.5 г/кг).

2. На основании проведенных экспериментов для скрининга токсической опасности нефтезагрязненных донных отложений можно рекомендовать использовать элюатный тест на *Paramecium caudatum* совместно с контактным тестом на ракообразных *Ceriodaphnia affinis* и *Hyalella azteca*. Ракушковые ракообразные проявили меньшую чувствительность по сравнению с другими тест-объектами в силу их экологических особенностей.

3. При внесении одинаковой массы разной по происхождению нефти в модельную систему «вода – донные отложения» содержание нефтепродуктов в донных отложениях при внесении нефти с Ново-Суксинского месторождения Республики Татарстан (образец № 1) выше (20.47±5.12 мг/кг) по сравнению с нефтью с Лас-Еганского месторождения Тюменской области (16.63±4.16 мг/кг), что связано с большим содержанием в ней тяжелых нерастворимых фракций, аккумулирующихся в донных отложениях.

4. Выявлено, что токсичность донных отложений, загрязненных нефтью с Ново-Суксинского месторождения Республики Татарстан, выше по сравнению с нефтью с Лас-Еганского месторождения Тюменской области, что указывает на большую экологическую опасность при аварийном поступлении татарской нефти в водную экосистему.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 09-04-97036-р_поволжье_a).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Врочинский К. К. Модельная водная экосистема как тест определения опасности пестицида для водоема // Изв. ГосНИОРХ. 1976. Вып. 109. С. 88 – 91.

Денисова А. И., Нахишина Е. П. Роль донных отложений в процессах самоочищения и самозагрязнения водоемов // Самоочищение, биопродуктивность и охрана водоемов и водотоков Украины : материалы III Респ. конф. Киев : Наук. думка, 1975. С. 86 – 87.

Методика выполнения измерений массовой доли нефтепродуктов в почвах и донных отложениях методом ИК-спектроскопии / ПНД Ф 16.1:2.2.22-98. М., 1998. 16 с.

Методические указания по установлению эколого-рыбохозяйственных нормативов (ПДК и ОБУВ) загрязняющих веществ для воды водных объектов, имеющих рыбохозяйственное значение. М. : Изд-во ВНИРО, 1998. 145 с.

СРАВНЕНИЕ ЧУВСТВИТЕЛЬНОСТИ ТЕСТ-ОБЪЕКТОВ

Патин С. А. Экологические проблемы освоения нефтегазовых ресурсов морского шельфа. М. : Изд-во ВНИРО, 1977. 349 с.

Петрова И. В. Влияние загрязненных донных отложений на гидрохимический режим и некоторых гидробионтов : дис. ... канд. биол. наук. Л., 1981. 194 с.

Ровинский Ф. Я., Теплицкая Т. А., Алексеева Т. А. Фоновый мониторинг полициклических ароматических углеводородов. Л. : Гидрометеоиздат, 1988. 224 с.

Степанова Н. Ю., Говоркова Л. К., Анохина О. К. Оценка уровня загрязнения донных отложений Куйбышевского водохранилища в местах повышенного антропогенного пресса методом триады // Актуальные проблемы водной токсикологии / Ин-т биологии внутренних вод РАН. Борок, 2004. С. 224 – 246.

Томиллина И. И. Эколого-токсикологическая характеристика донных отложений водоемов Северо-Запада России : дис. ... канд. биол. наук. Борок, 2000. 162 с.

Установление эколого-рыбохозяйственного норматива ПДК нефти в донных грунтах водных объектов : отчет о НИР / СИБРЫБНИИПРОЕКТ. Тюмень, 2000. 327 с.

Щербань Э. П., Арсан О. М., Шаповал Т. Н., Цветкова А. М., Пицолка Ю. К., Кукля И. Г. Методика получения водных вытяжек из донных отложений для их биотестирования // Гидробиол. журн. 1994. Т. 30, № 4. С. 100 – 111.

ASTM. Standard guide for conducting sediment toxicity tests with freshwater invertebrates. American Society for Testing of Materials // Annual Book of ASTM Standards / American Society for Testing and Materials. Philadelphia, PA, 1993. P. 1183 – 1199.

ASTM. Standard methods for measuring the toxicity of sediment-associated contaminants with freshwater invertebrates. Method E1706-95b // Annual Book of ASTM Standards / American Society for Testing and Materials. West Conshohocken, PA, 1995. Vol. 11.05. P. 1138 – 1220.

Chial B., Persoone G. Cyst-based toxicity tests XII – Development of a short chronic sediment toxicity test with the ostracod crustacean *Heterocypris incongruens* : selection of test parameters // Environmental Toxicology. 2002 a. Vol. 17, № 6. P. 520 – 527.

Chial B., Persoone G. Cyst-based toxicity tests XIII – Development of a short chronic sediment toxicity test with the ostracod crustacean *Heterocypris incongruens* : methodology and precision // Environmental Toxicology. 2002 b. Vol. 17, № 6. P. 528 – 532.

Chial B., Persoone G. Cyst-based toxicity tests XIV – Application of the ostracod solid-phase microtest for toxicity monitoring of river sediments in Flanders (Belgium) // Environmental Toxicology. 2002 c. Vol. 17, № 6. P. 533 – 537.

Deckere E., Cooman W., Florus M., Devroede-Vander Linder M.P. Characterizing the sediments of Flemish Watercourses: a Manual produced by TRIAD. Brussel : AMINAL-Department Water, 2000. 110 p.

Indersoll C. G. Sediment toxicity and bioaccumulation testing methods // ASTM Standardization News. 1991. Vol. 19. P. 28 – 33.

Ingersoll C. G., Ankley G. T., Benoit D. A., Burton G. A., Dwyer F. J., Greer I. E., Norberg-King T. J., Winger P. V. Toxicity and bioaccumulation of sediment-associated contaminants with freshwater invertebrates : A review of methods and applications // Environ. Toxicol. Chem. 1985. Vol 14. P. 1885 – 1894.

Ingersoll C. G., Haverland P. S., Brunson E. L., Canfield T. J., Dwyer F. J., Henke C. E., Kemble N. E., Mount D. R., Fox R. G. Calculation and evaluation of sediment effect concentrations for the amphipod *Hyalella azteca* and the midge *Chironomus riparius* // J. Great Lakes Res. 1996. Vol. 22. P. 602 – 623.

Ingersoll C. G., Nelson M. K. Testing sediment toxicity with *Hyalella azteca* (Amphipoda) and *Chironomus riparius* (Diptera) // Aquatic Toxicology and Risk Assessment : ASTM STP 13th Simp. / American Society for Testing and Materials. Philadelphia, PA, 1990. P. 93 – 109.

UDK 633.26/.29(55)

**EFFECT OF SEED PRIMING ON THE GERMINATION,
SEEDLING EMERGENCE, YIELD AND QUALITY OF FORAGE PRODUCTION
IN TALL FESCUE (*FESTUCA ARUNDINACEA* SCHREB)**

**Ghasem Ali Dianati Tilaki¹, Behzad Behtari²,
Mohammad Ali Alizadeh², and Ali Ashraf Jafari²**

¹ Faculty of Natural Resources of Tarbiat Modares University
P.O. Box 46414-356, Noor-Iran
E-mail: dianatitilaki@yahoo.com

² Research Institute of Forests and Rangeland
Tehran, Iran

Поступила в редакцию 24.08.09 г.

Effect of seed priming on the germination, seedling emergence, yield and quality of forage production in tall fescue (*Festuca arundinacea* Schreb). – Tilaki Ghasem Ali Dianati, Behtari Behzad, Alizadeh Mohammad Ali, and Jafari Ali Ashraf. – This study evaluated the effect of priming on germination, emergence, yield and quality of *Festuca arundinacea* in both laboratory and greenhouse conditions. Previous priming studies have evaluated only germination and seedling emergence for fescue but priming treatment effects on forage quality have not been assessed. The Seeds were treated by hydropriming (distiller water) and osmopriming in polyethylene glycol 6000(PEG) and KNO₃ solution for 1, 3 and 6 day with osmotic potential 1.5 and 2.2 MPa. The results from germination percentage test in laboratory showed that with osmotic priming by PEG 1.5 for 6 day germination was significantly higher than with the control ($p \geq 0.05$), while, in greenhouse conditions, PEG 2.2 MPa for 1 day increased the seedling emergence (76.7%) compared to control (42.5%). Primed seeds also had significantly higher fresh weights than the seeds by other treatment and the control. The maximum digestibility percentage of dry matter and crude protein percentage of forage was recorded in PEG 1.5 MPa for 6 day that which exhibited significant difference with untreated seeds. The present study showed that priming enhanced the performance of germination the parameters of emergence and the quality in both laboratory and greenhouse conditions. The results suggest that, the principle of management and decision about efficacy of priming is not suitable to be assessed from absolute measures of laboratory performance.

Key words: hydropriming, osmopriming, *Festuca arundinacea*, forage quality, dry matter digestibility, crude protein.

Влияние предпосевной обработки семян на их прорастание, начальный рост проростков, урожай и качество продукции зелёной массы у овсяницы тростниковой (*Festuca arundinacea* Schreb). – Тилаки Хасем Али Дианати, Бехтари Бехзад, Ализаде Мохаммед Али, Джафари Али Ашраф. – В лабораторных условиях и условиях теплицы исследовали влияние предпосевной обработки семян *Festuca arundinacea* на всхожесть, прорастание, урожай и качество. Предыдущие исследования замачивания позволили выявить особенности прорастания и начальный рост проростков овсяницы, но не было оценено влияние предпосевной обработки на качество зелёной массы. Семена замачивали в дистиллированной воде, в полиэтиленгликоле 6000 (ПЭГ), а также в растворе KNO₃ на 1, 3 и 6 сут. с осмотическим давлением 1.5 и 2.2 МПа. Прорастания семян в лабораторных условиях при замачивании в растворе полиэтиленгликоля (ПЭГ 1.5) на 6 сут. значительно выше, чем в контроле ($p \leq 0.05$), тогда как в условиях теплицы замачивание семян в ПЭГ 2.2 МПа в течение 1 сут.

EFFECT OF SEED PRIMING ON THE GERMINATION, SEEDLING EMERGENCE

увеличило всхожесть (76.7%) по сравнению с контролем (42.5%). Замоченные семена обладали также значимо более высокой массой, чем семена с другими способами обработки и контролем. Наибольшая пищевая ценность сухого вещества и содержание сырого белка в зелёной массе было обнаружено при обработке семян ПЭГ 1.5 МПа в течение 6 сут., что существенно отличается от необработанных семян. В общем предпосевная обработка семян значительно улучшает всхожесть, показатели прорастания и качество всходов как в лабораторных условиях, так и в условиях теплицы. Результаты свидетельствуют, что принцип управления и принятия решений об эффективности предпосевной обработки семян не подходит для применения на основе результатов лабораторных измерений.

Ключевые слова: замачивание в воде, замачивание в осмотическом растворе, *Festuca arundinacea*, качество зелёной массы, питательность сухого вещества, сырой белок.

INTRODUCTION

Tall fescue (*Festuca arundinacea* Schreb) is one of important forage crops and used as a perennial cool-season turf and forage grass species (Buckner et al., 1979). Tall fescue is the most widely planted for reclaiming rangeland in Iran. One of the problems Tall fescue is the difficulty of raising seedlings from seeds for successful establishment under conditions of irregular rainfall and drought stress prevalent in Iran.

Seed priming has been successfully demonstrated to improve germination and emergence in seeds of many crops and small seeded grasses, in particular under adverse temperature or moisture conditions (Heydecker, Coolbaer, 1977). A wide variety of priming treatments have been used to enhance seed germination. Hydropriming and osmopriming are commonly used methods to prime the seeds. Hydropriming is the simplest method to hydrating seeds and minimizes the use of chemicals (McDonald, 1999). Hydropriming consists in soaking seed in distiller water and re-drying before complete conducting germination. Osmopriming is a pre-sowing treatment that consists of the incubation of seeds in an osmotic solution, usually a salt or PEG, in order to control their water uptake (Pill, 1995).

Generally, all priming treatment provides a controlled hydration of seeds to a level that allows pre-germination metabolic activity to proceed, but prevents actual emergence of the radicle after priming, the seed can be dried back to the initial moisture content (Bradford, 1986).

Recently, many studies have been done to improve the germination and emergence of grass seeds, but still very limited information is available regarding the effect of priming technique on the quality and yield of forage production. On the other hand, most priming studies of grasses have been limited to laboratory tests (Hardegree, Emmerich, 1992; Frett, Pill, 1995; Pill, Korengel, 1997).

The objectives of this study was to evaluate the effectiveness of hydropriming and osmopriming on germination and seedling emergence of *F. arundinacea* in laboratory and greenhouse conditions.

The Specific objective was to determine the effects of seed priming technique on yield and quality of *F. arundinacea* in the greenhouse conditions.

MATERIAL AND METHOD

Germination test. This study was carried out in the seed technology laboratory of the Faculty of Natural Resources, Tarbiat Modares University (TMU) of Iran. Seed of

tall fescue were placed in 16 individual nylon- net bags and immersed in liquid priming media at a temperature of 20°C for durations of 1, 3, and 6 days. The five priming media were: (i) distilled water; (ii) KNO₃ – 1.5 MPa; (iii) KNO₃ – 2.2 MPa; (iv) PEG 6000 – 1.5 MPa; (v) PEG 6000 – 2.2 MPa; all priming media were prepared in distilled water.

After treatment, the seeds were rinsed with distilled water for two minutes and lightly hand-dried. While still damp, the seeds were sprayed with Thiram fungicide at a rate of 0.65 mL kg⁻¹ of seed (Giri, Schillinger, 2003). Then seed were air dried until the moisture level come back to the original content. The fifty (50) seeds with four replications were placed on two layers of filter paper moistened with 5 ml of distilled water in covered 9 cm Petri dishes. Germination testes were conducted in a germinator maintained at 15 – 25°C for a period of 8 hours of darkness and 16 hours of light with a light intensity of 38u molm⁻²s⁻¹ provided by cool-white fluorescent lamps (ISTA..., 1985). The germination was monitored every other day for 21 days while the seeds were counted when they exhibited radicle extensions of ≥ 2 mm (Hardegee, Van Vactor, 2000). The complete randomized design (CRD) with 16 treatment combinations was used.

The germination percentage was calculated from according to the total number of seeds germinated. The mean germination time (MGT) was calculated using the formula of Cantliffe (1991) and vigor index (*VI*) of the seedlings was calculated according to the following formula Abdul-Baki and Anderson (1973):

$$VI = RL + SL \times GP,$$

where, *RL* is the root length (cm), *SL*, shoot length (cm) and *GP*, the germination percentage.

Emergence test. The seeds used in the laboratory test were taken from the same lots used in the greenhouse study. The seeds were evaluated in a mix of field-soil and sand in a greenhouse at TMU. Ambient temperatures in the greenhouse ranged from 10 to 30°C, but averaged 25°C during the experiment. The complete randomized design (CRD) was used. Fifty (50) seeds from each of treatment combinations replicated four times were hand-planted a pots and covered with 1.5 cm of moist soil and gently pressed with fingers. All pots were irrigated with tap water. Emergence was measured by counting seedlings at 24-h intervals beginning 3 day after planting and continued until no further emergence occurred. From the total number of seeds emerged, emergence percentage (EP) and Mean Emergence time (MET) was calculated using the formula of Ellis and Roberts (1980):

$$MET = \sum Dn / \sum n$$

where, *n* is the number of seeds, which were emergence on day *D*, and *D* is the number of days counted from the beginning of emergence.

Forage quality and yield. Tall fescue in this greenhouse study was grown for three month. Then, Plants were cut to ground level with manual shears and separated by hand for determination of fresh weight as the forage yield (g/pot).

After the forage tissue was cut, it was rinsed briefly in de-ionized water to remove surface dust. The samples were dried in a forced-air oven at 60°C for 48 hour, and their dry weight were determined (Suyama et al., 2007). The dried tissues was ground to pass a Thomas – Wiley laboratory Mill. crude protein (CP) water soluble carbohydrates (WSC) acid detergent fiber (ADF) crude fiber (CF) dry matter digestibility (DMD) and

EFFECT OF SEED PRIMING ON THE GERMINATION, SEEDLING EMERGENCE

ash contents obtained using the near infrared spectroscopy (NIR) analyzer in Research Institute of Forests and Rangelands in Tehran.

Statistical analysis. All data were subjected to one-way analysis of variance using MSTAT-C (version 1.42) (1990). The LSD test at 5% level of probability was used to test the differences among the means values.

RESULTS

Seed priming in laboratory. The comparison of means (Table 1) indicates that the germination percentage, MGT and vigor index were significantly affected by osmo and hydropriming. A higher germination percentage was observed in PEG 1.5 MPa for 6 days which was significantly compared to control ($P > 0.05$). Hydropriming for 1 day (with distiller water) also increases the germination percentage significantly, but compared to the osmopriming with PEG 1.5 MPa for 6 days it was lower. The results showed that osmopriming with $\text{KNO}_3 - 1.5$ MPa for 6 days significantly decreased the MGT of *F. arundinacea* as compared with control and the maximum value of MGT was observed in PEG - 2.2 MPa for 6 day. Priming with $\text{KNO}_3 - 2.2$ MPa for 1 day had statistically significant effect on increasing the vigor index as compared with the control, while, between all the treatments, the control had the lowest vigor index value.

Table 1

Effect of priming treatment by distilled water (hydropriming), osmotic solution of potassium nitrate (KNO_3) and polyethylene glycol (PEG 6000) (osmopriming) for 1, 3 and 6 days in water potential - 1.5 and - 2.2 MPa on germination percentage, mean germination time (MGT) and vigor index of *Festuca arundinacea* in laboratory conditions

Treatments	Seed traits								
	Germination, %			MGT, days			Vigor index		
	1 day	3 days	6 days	1 day	3 days	6 days	1 day	3 days	6 days
Distilled water	94.0a	92.5abc	92.0abcd	4.23ef	3.87efg	4.49de	94.1abc	95.8abc	83.4bcd
$\text{KNO}_3 - 1.5$ MPa	84.5bcde	80.0e	84.5bcde	4.25ef	3.63efg	3.25g	78.2cd	84.1abcd	91.3abcd
$\text{KNO}_3 - 2.2$ MPa	93.5ab	90.0abcd	83.0de	3.58efg	3.46fg	4.10efg	104.4a	99.1ab	81.1bcd
PEG - 1.5 MPa	87.5abcde	90.5abcd	95.0a	5.95bc	5.27cd	6.42b	76.8cd	91.3abcd	88.2abcd
PEG - 2.2 MPa	88.5abcde	89.0abcde	84.5bcde	7.79a	6.67b	8.10a	93.7abcd	94.2abc	91.8abcd
Control	83.5cde			5.42cd			72.9d		

Means followed by the same letter in a row do not differ significantly at $p \leq 0.05$ (LSD); a, b, c, d, e, f, g significant difference ($p < 0.05$).

Seed priming in greenhouse. Table 2 shows that PEG - 2.2 MPa for 1 day increased the seedling emergence percentage (76.7%) significantly, whereas the control had the mean seedling emergence percentage of 42.5%. Treatment by PEG -1.5 MPa for 1 day with value of 18.5% gave a lower seedling emergence percentage than by other primings. The maximum value of MET was recorded by hydroprimed seeds for 6 day which, was statistically significant compared to the control, and the minimum value of MET was recorded for priming by $\text{KNO}_3 - 2.2$ MPa for 6 day, which was not statistically significant compared to the control. Treatment by PEG 2.2 MPa for 1 day resulted in significantly higher fresh weight (g/pot) than by other treatment or the control. A lower

seedling fresh weight (g/pot) was recorded from PEG 1.5 MPa for 1 day as compared with other treatments.

Table 2

Effect of priming treatment by distilled water (hydropriming), osmotic solution of potassium nitrate (KNO₃) and polyethylene glycol (PEG 6000) (osmopriming) for 1, 3 and 6 days in water potential – 1.5 and – 2.2 MPa on emergence percentage, mean emergence time (MET) and fresh weight (g/plot) of *Festuca arundinacea* in greenhouse conditions

Treatments	Seed traits								
	Emergence, %			MET, days			Fresh weight, g/plot		
	1 day	3 days	6 days	1 day	3 days	6 days	1 day	3 days	6 days
Distilled water	44.0bcd	55.5ab	31.5cde	7.6abcde	7.5abcde	10.8a	37.8bc	40.3bc	34.5bc
KNO ₃ –1.5 MPa	56.5ab	51.0bc	61.0ab	6.3bce	6.0cde	5.8de	48.5abc	44.3abc	42.8abc
KNO ₃ –2.2 MPa	40.0bcde	54.5abc	61.0ab	8.6abc	6.7bcde	5.6e	34.6bc	3.8bc	44.3abc
PEG – 1.5 MPa	18.5e	62.0ab	25.0de	8.1abcde	6.2bcde	8.2abcd	24.7c	52.2ab	28.3bc
PEG – 2.2 MPa	76.7a	49.0bc	41.5bcde	6.8abcde	6.8abcde	8.8ab	6.73a	37.8bc	35.0bc
Control	42.5bcde			6.5bcde			34.0bc		

Means followed by the same letter in a row do not differ significantly at $p \leq 0.05$ (LSD); a, b, c, d, e significant difference ($p < 0.05$).

Effect seed priming on Forage quality. Significant differences have been observed in quality parameters between untreated seeds and treated seed of *F. arundinacea*. The maximum DMD and CP percentage (Fig. 1, a, b) were recorded by PEG -1.5 MPa for 6 days, and the minimum observed were by KNO₃ – 1.5 MPa for 6 days, which exhibited significant difference with untreated seeds (the control). The maximum CF was recorded with the control seeds. The minimum and statistically significant CF as compared with the control was observed in PEG 1.5 MPa for 6 days (Fig. 1, c). The contents of ADF, WSC and Ash (Fig. 2, a, b, c) showed no significant difference between treated and control seed. However, a lower ADF and Ash in PEG 2.2 MPa for 6 days and a higher level of WSC compared to non-primed seed was clearly exhibited.

Table 3 presents correlation between quality parameters in *F. arundinacea*. The highest correlation coefficients were found between DMD and ADF ($\phi = -0.97$). The DMD was positively correlated with CP and negatively correlated with ADF, ash and CF. The CP was positively correlated with WSC and negatively correlated with ADF, Ash and CF. Ash was negatively correlated with WSC, CF and positively correlated with ADF.

Table 3

Correlation analysis (Pearson coefficient) between quality parameters of *Festuca arundinacea* in greenhouse conditions

Quality parameters (%)	DMD	CP	WSC	ADF	Ash	CF
Dry matter digestibility (DMD)	1	–	–	–	–	–
Crude protein (CP)	0.62**	1	–	–	–	–
Water soluble carbohydrates (WSC)	0.2	0.3*	1	–	–	–
Acid detergent fiber (ADF)	-0.97**	-0.47**	-0.2	1	–	–
Ash	-0.5**	-0.52**	-0.62**	0.4**	1	–
Crude fiber (CF)	-0.04	-0.42**	0.1	-0.02	-0.46**	1

*, ** – significant correlation at 0.01 and 0.05 level respectively.

EFFECT OF SEED PRIMING ON THE GERMINATION, SEEDLING EMERGENCE

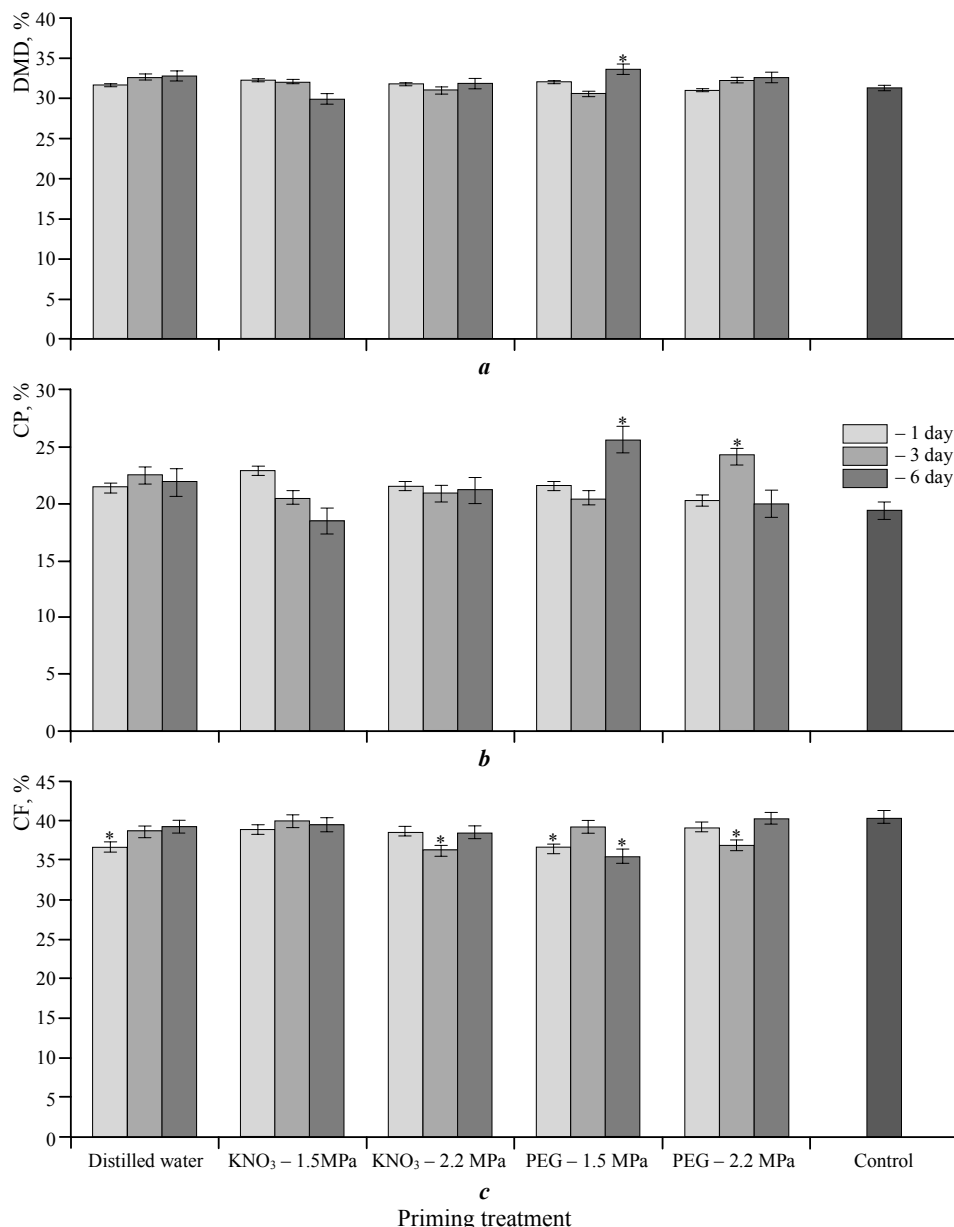


Fig. 1. Changes in percentage of dry matter digestibility (DMD) (a), crude protein (CP) (b) and crude fiber (CF) (c) of *Festuca arundinacea* under priming treatment by distilled water (hydro-priming), osmotic solution of potassium nitrate (KNO₃) and polyethylene glycol (PEG 6000) (osmopriming) for 1, 3 and 6 day in water potential – 1.5 and – 2.2 MPa in greenhouse conditions. Marked column are significant versus control at $P \leq 0.05$ (*) by LSD test

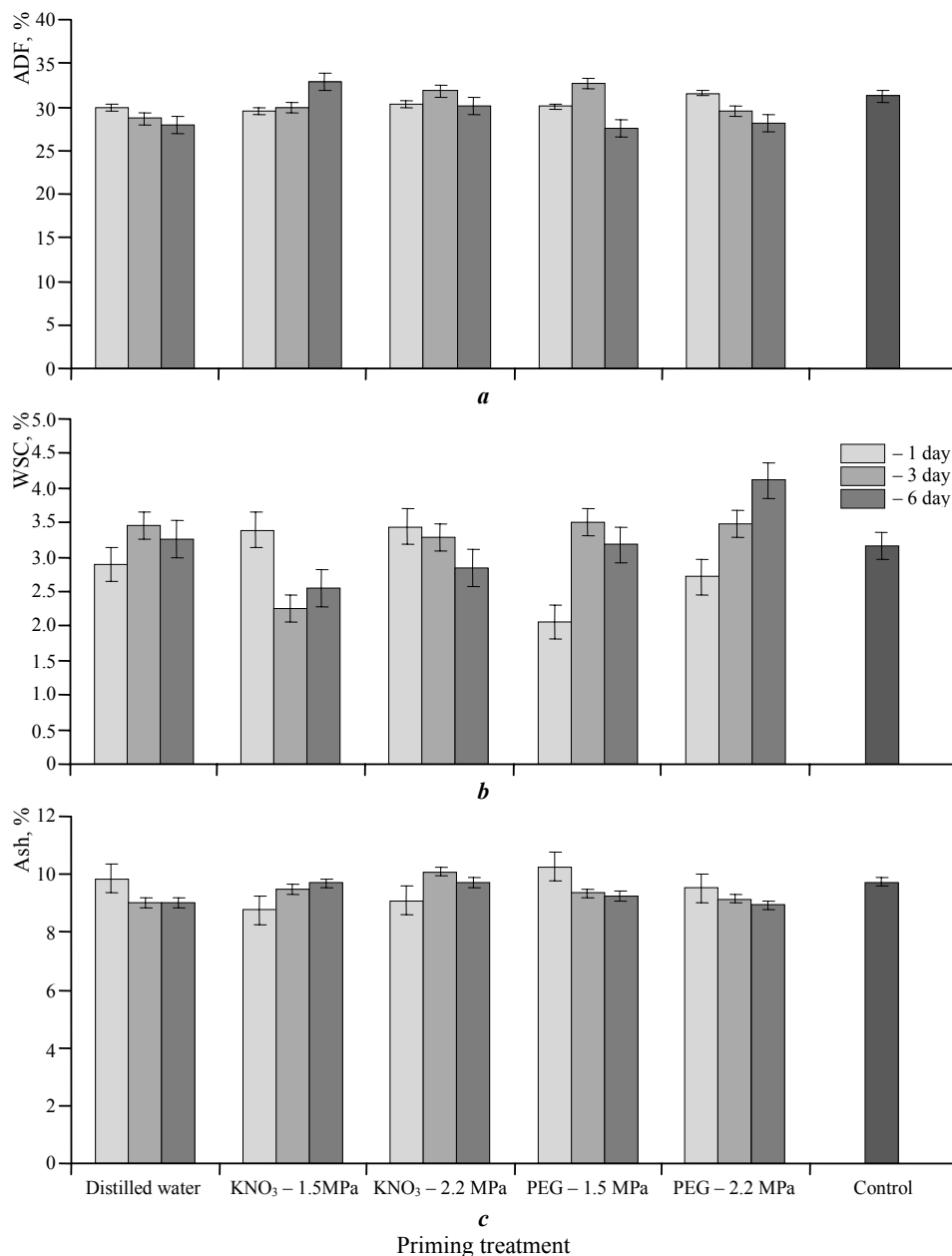


Fig. 2. Changes in percentage of Acid detergent fiber (ADF) (a), Water soluble carbohydrates (WSC) (b) Ash (c) of *Festuca arundinacea* under priming treatment consisting of potassium nitrate (KNO₃) and polyethylene glycol (PEG 6000) for 1, 3 and 6 days in water potential 1.5 and 2.2 MPa in greenhouse conditions

DISCUSSION

Seed germination. The results of this experiment indicated that seed priming had a positive effect on germination percentage, MGT and vigor index of *F. arundinaceous* in laboratory conditions. The results from the germination percentage tests showed that osmotic priming in PEG – 1.5 MPa for 6 days were generally higher than other priming. However, we cannot disregard the beneficial effect of hydropriming. Heydecker et al. (1973), remarked that hydropriming only broke seed dormancy, whereas treatment with PEG may imply additional physiological effects. It is probable that, in addition to a hydration stimulus on germination, osmotic priming by PEG inhibits radicle emergence, limits the rate of water absorption thus preventing membrane damage, and restores germinability to aged seeds more effectively. The results from the experimentation showed that osmotic priming by KNO_3 and hydropriming decreased the MGT of *Festuca arundinacea* significantly compared to treatment by PEG. The higher efficacy of MGT by PEG might be due to the state of slab and mucilage of PEG, so that water uptake was slower than with the other methods resulting in less progressed metabolic processes and slower germination (Badeck et al., 2006). Studies of Demir and Van De Venter (1999) and Chiu et al. (2006) suggest that Priming decreases MGT of various species.

In this research, all priming treatments increased the vigor index of seedlings. GongPing et al. (2000) suggested that the improvement of vigor index was associated with activated oxygen metabolism in seedlings.

Seedling emergence. The results from seedling emergence test in greenhouse conditions showed that osmotic seed priming by PEG – 1.5 MPa for 1 day increased emergence percentage (76.7%) so that, this priming was significantly ($p > 0.05$) increase seedling emergence upper 44.6% compared to the control. Our finding showed that the seedling emergence percentage for all priming treatments in greenhouse conditions were lower than the germination percentages in the laboratory. These results are in line with the work done by Foti et al. (2008). It was reported that laboratory conditions were optimal environment for seed germination, while, in the field, seeds are subjected to a lot of stress, which all adversely affects germination and consequent seedling emergence. Therefore, an increased germination percentage is not always due to an improved emergence of seedlings. This study confirmed that priming by PEG – 1.5 MPa for 6 days was not able to increase the emergence percentage despite that the germination percentage of this treatment was higher in laboratory conditions (95% germination versus 25% emergence). Also, the osmotic seed priming by PEG 1.5 for 1 day gave higher fresh weight. In fact, following the increase in the emergence percentage, the fresh weight was increased. These results are in line with the work done by, Frett and Pill (1995), Pill and Korengel (1997), Pill and Necker (2001) and Dissanayake et al. (2008), who reported that priming treatment increased the length and the fresh weight seedlings compared to non-primed seeds.

Forage quality. An increased forage quality is one of the fundamental factors in forage production. Generally, forage quality increases as the DMD and CP increase and as the NDF and CF decreases. The results of the present study showed that priming treatments increased DMD and CP contents and decreased the CF content in tall fescue forage. The interpretation of the role of priming in improvement of forage quality was difficult, because information about the influence of priming on forage quality is very scarce. A Similar study was conducted by Hussain et al. (2006) on hybrid sunflower.

They reported that the increased achene protein content might be due to an increased nutrient intake of sunflower.

Compared to the control, the treatment by PEG – 1.5 MPa 6 days gave significantly higher DMD (%) and CP (%) and lower CF (%), as indicated by the positive and negative correlations, respectively, (Table 3).

The crude protein content of forage is one of the most important factors for forage quality evaluation (Caballero et al., 1995; Assefa, Ledin, 2001), Crude fiber, the fibrous portions of a plant, such as cellulose, that are partially digestible and relatively low in nutritional value. This study showed that almost all priming treatments enhanced crude protein content and deterred crude fiber in fescue seedling as compared with the control.

CONCLUSION

The present study showed clearly that priming techniques enhanced the performance of germination, the emergence parameters and the forage quality of all fescue in both laboratory and greenhouse conditions. Moreover, priming improved quality characteristic such as DMD, CP and CF in greenhouse conditions. The findings in our study provide evidence that, for all priming treatments, the laboratory performance was better than that in the greenhouse. Therefore, laboratory evaluation of similar species should not be limited to laboratory tests. Finally, priming with PEG – 1.5 MPa for 1 day is a recommended method that is practical- to be applied for increased emergence and yield performance of tall fescue under sub-optimal conditions, and priming with PEG 1.5 MPa for 6 days is suggested for increasing quality characteristics based on greenhouse evaluation.

Acknowledgement

The present research was made possible through a university grant, sponsored by Ministry of Science, Research and Technology, Iran, Tarbiat Modares University (TMU). The authors wish to thank (Technical assistant of Environmental laboratory) for her assistance, and Ellen Vuosalo for final editing of the English text

REFERENCE

- Abdul-Baki A. A., Anderson J. D.* Vigor determination in soybean by multiple criteria // *Crop Science*. 1973. Vol. 13. P. 630 – 633.
- Assefa G., Ledin I.* Effect of variety, soil type and fertilizer on the establishment, growth, forage yield, quality and voluntary intake by cattle of oats and vetches cultivated in distiller stands and mixtures // *Animal Feed Science and Technology*. 2001. Vol. 92. P. 95 – 111.
- Badek B., Van Duijn B., Grzesik M.* Effects of water supply methods and seed moisture content on germination of China aster (*Callistephus chinensis*) and tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.) seeds // *Europ. J. Agronomy*. 2006. Vol. 24. P. 45 – 51.
- Bradford K. J.* Manipulation of seed water relations via osmotic priming to improve germination under stress conditions // *Horticulture Science*. 1986. Vol. 21. P. 1105 – 1112.
- Buckner R. C., Powell J. B., Frakes R. V.* Historical development // *Tall Fescue : agronomy monograph 20 / American Society of Agronomy*. Madison, 1979. P. 1 – 8.
- Caballero R., Goicoechea E. L., Hernaiz P. J.* Forage yields and quality of common vetch and oat sown at varying seeding ratios and seeding rates of common vetch // *Field Crops Research*. 1995. Vol. 41. P. 135 – 140.

EFFECT OF SEED PRIMING ON THE GERMINATION, SEEDLING EMERGENCE

Cantliffe D. J. Benzyladenine in the priming solution reduces thermodormancy of lettuce seeds // Horticulture Technology. 1991. Vol. 1. P. 95 – 97.

Chiu K. Y., Chuang S. J., Sung J. M. Both anti-oxidation and lipid-carbohydrate conversion enhancements are involved in priming-improved emergence of *Echinacea purpurea* seeds that differ in size // Scientia Horticulturae. 2006. Vol. 108. P. 220 – 226.

Demir I., Van de Venter H. A. The effect of priming treatments on the performance of watermelon (*Citrullus anatus* (Thunb.) Matsum and Nakai) seeds under temperature and osmotic stress // Seed Science and Technology. 1999. Vol. 27. P. 871 – 875.

Dissanayake P., George D. L., Gupta M. L. Direct seeding as an alternative to transplanting for guayule in southeast Queensland // Industrial crops and products. 2008. Vol. 27. P. 393 – 399.

Ellis R. H., Roberts E. H. Towards rational basis for testing seed quality // Seed Production. London : Butterworths, 1980. P. 605 – 635.

Foti R., Abureni K., Tigere A., Gotosa J., Gere J. The efficacy of different seed priming osmotica on the establishment of maize (*Zea mays* L) caryopses // J. of Arid Environmens. 2008. Vol. 72. P. 1127 – 1130.

Frett J. J., Pill W. G. Improved seed performance of four fescue species with priming // J. Turfgrass Management. 1995. Vol. 1. P. 13 – 31.

Giri G. S., Schillinger W. F. Seed priming winter wheat for germination emergence and yield // Crop Science. 2003. Vol. 43. P. 2135 – 2141.

GongPing G. U., GuoRong W. U., ChangMei L., ChangFang Z. Effects of PEG priming on vigor index and activated oxygen metabolism in soybean seedlings // Chinese J. of Oil Crop Science. 2000. Vol. 22, № 2. P. 26 – 30.

Hardegree S. P., Emmerich W. E. Effect of Matric-Priming Duration and Priming Water Potential on Germination of Four Grasses // J. of Experimental Botany. 1992. Vol. 43. P. 233 – 238.

Hardegree S. P., Van Vactor S. S. Germination and emergence of primed grass seeds under field and simulated-field temperature regimes // Annals of Botany. 2000. Vol. 85. P. 379 – 390.

Heydecker W., Higgins J., Gulliver R. L. Accelerated germination by osmotic seed treatment // Nature. 1973. Vol. 246. P. 42 – 44.

Heydecker W., Coolbear P. Seed treatments for improved performance survey and attempted prognosis // Seed science and technology. 1977. Vol. 5. P. 353 – 425.

Hussain M., Farooq M., Basra M. A. S., Ahmad N. Influence of seed priming Techniques on the Seedling establishment, yield and Quality of Hybrid Sunflower // Intern. J. of Agriculture and Biology. 2006. Vol. 8. P. 14 – 18.

ISTA Handbook on Seedling Evaluation / International Seed Testing Association. Zurich, 1985. 519 p.

McDonald M. B. Seed deterioration: physiology, repair and assessment Seed // Seed science and technology. 1999. Vol. 27. P. 177 – 237.

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.

Pill W. G. Low water potential and pre-sowing germination treatments to improve seed quality // Seed Quality / ed. A. S. Basra. New York : Food Products Press, 1995. P. 319 – 359.

Pill W. G., Korengel T.K. Seed priming advances the germination of Kentucky bluegrass (*Poa pratensis* L.) // J. Turfgrass Management. 1997. Vol. 2, iss. 1. P. 27 – 43.

Pill W. G., Necker A. D. The effects of seed treatment on germination and establishment of Kentucky bluegrass (*Poa pratensis* L.) // Seed Science and Technology. 2001. Vol. 29. P. 65 – 72.

Suyama H., Benes S. E., Robinson P. H., Getachew G., Grattan S. R., Grieve C. M. Biomass yield and nutritional quality of forage species under long-term irrigation with Salinesodic Drainage Water : field evaluation // Animal feed science and technology. 2007. Vol. 135. P. 329 – 345.

УДК 599.322.3: 591.524.16 (470.324)

ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ СОСТАВ И ТРОФИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ДОННЫХ ЗООЦЕНОЗОВ ПОЙМЕННЫХ ВОДОЁМОВ В МЕСТАХ ОБИТАНИЯ БОБРА В УСМАНСКОМ БОРУ

Л. Н. Хицова¹, А. Е. Силина², М. В. Мелашенко¹

¹ Воронежский государственный университет
Россия, 394006, Воронеж, Университетская пл., 1

E-mail: khitsova@inbox.ru

² Заповедник «Белогорье»

Россия, 309342, Белгородская обл., пос. Борисовка, пер. Монастырский, 3

Поступила в редакцию 30.12.10 г.

Таксономический состав и трофическая структура донных зооценозов пойменных водоёмов в местах обитания бобра в Усманском бору. – Хицова Л. Н., Силина А. Е., Мелашенко М. В. – Рассматривается трофическая структура и разнообразие макрозообентоса в пойменных местообитаниях бобра (Усманский бор, Воронежская область). В зоне смешанного пойменно-микроруслового типа бобрового угодья в Усманском бору выявлено 172 вида донных беспозвоночных, относящихся к 4 типам, 8 классам, 21 отряду, 60 семействам и 121 роду. Большинство сообществ имеет завершённую 5-уровневую трофическую структуру, включающую богатый комплекс крупных верховных хищников (стрекоз, клопов, пиявок). В зонах влияния бобра по урезу воды имеет место повышенное насыщение гильдиями. Проведен сапробиологический анализ по бентосным организмам.

Ключевые слова: среда обитания бобра, макрозообентос, трофическая структура, донные сообщества, качество воды.

Taxonomic composition and trophic structure of the bottom zoocenoses of inundated reservoirs in beaver habitats in the Usman Pine forest. – Khitsova L. N., Silina A. E., and Melashenko M. V. – The taxonomic composition and trophic structure of the macro-zoobenthos in some inundated beaver habitats (Usman Pine forest, Voronezh region) were studied. 172 species of ground invertebrates belonging to 4 types, 8 classes, 21 orders, 60 families, and 121 genera were revealed. The majority of communities have a completed five-level trophic structure including a rich complex of large supreme predators (dragonflies, bugs, and bloodsuckers). In the beaver influence zones there exists an increased saturation with guilds on the water edge. A saprobiologic analysis of benthos species was carried out.

Key words: beaver habitat, macrozoobenthos, trophic structure, bottom community, water quality.

ВВЕДЕНИЕ

Несмотря на то, что в России существует большое число восстановленных популяций бобра, информация об их влиянии на водные и околоводные экосистемы в большинстве случаев ограничена либо разовыми исследованиями, либо комплексным изучением на ограниченной территории (Завьялов и др., 2005). Известно, что значительные количества заготавливаемых бобрами кормов, а также продукты метаболизма животных обогащают воду органическими и минеральными веществами (Naiman et al., 1986). Так, в небольших водоёмах до 15% годового бюджетного поступления азота происходит за счет экскрементов бобров. Накапли-

ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ СОСТАВ И ТРОФИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА

ваясь, эти вещества оказывают влияние на водную биоту, повышая уровень трофии, проявляясь в возрастании численности продуцентов и зоопланктона (Крылов, 2005) и опосредованно влияя на зообентос. На «бобровых» реках Дарвинского заповедника выявлено повышение разнообразия смешанных фильтраторов, возрастание доли фильтраторов-собирателей и детритофагов-глутателей. В базовом уровне усиливается роль гомотопов (очевидно, за счет зарегулирования), снижается значение хищников (Завьялов, 2005). В связи с вышесказанным представляется актуальным выяснение влияния жизнедеятельности бобра на зооценозы водоёмов пойменного типа, что стимулировало наши исследования по выявлению разнообразия и трофической структуры макрозообентоса в условиях бобрового угодья (Толкачев, Саутин, 1988) в левобережье р. Усмань в среднем течении.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проведены в летний период (II – III декады июля) 2006 г. в Усманском бору на территории Воронежской области.

Бобровое угодье смешанного пойменно-микроруслового типа располагалось в левобережной пойме р. Усмань, в 30 км СВ г. Воронежа, на территории кордона «Веневетиново» (в районе биостанции Воронежского государственного университета). Были обследованы 5 водоёмов: два бобровых канала, два пойменных озера и р. Усмань в среднем течении (14 станций, описание которых дано в табл. 1). Пойма р. Усмань на этом участке сегментная, низкая, поросшая пойменно-луговым разнотравьем, в понижениях – ивовым кустарником. В данном секторе поймы располагаются три пойменных озера и два бобровых канала. Первый (I) канал имеет длину 110 м, ширину – от 0.5 м до 2 м с местами расширений, начинается вслепую в пойме, огибает оз. «Безымянное», с которым его соединяет бобровая тропа, отходящая от центрального (зарегулированного) участка канала, и впадает в оз. «Восьмёрка». Второй (II) канал, соединяющий оз. «Восьмёрку» и р. Усмань, имеет длину 45 м, ширину – от 0.4 до 1.0 м. Оз. «Восьмёрка» (глубины до 4.5 м) терминально наиболее близко граничит с руслом реки, непосредственно рядом расположено более мелководное оз. «Безымянное» (глубина до 2 м). По берегам озёр произрастают тростник и рогоз, в литорали развит кувшинковый пояс, по акватории распространены рясковые (ряска трехдольная, многокоренник), местами – телорез и водокрас лягушачий. Поскольку исследуемые озёра небольшие (не превышают 0.5 га) и активно используются бобрами, в их пределах было невозможно выделить фоновые участки либо станции. В качестве условного контроля нами выбран пункт у песчаного склона оз. «Восьмёрка», на наш взгляд, редко посещаемый бобром. Однако в силу отличий биотопа от занимаемых бобром станций у низких топких берегов полноценный сравнительный анализ по группам и структуре бентосных сообществ по отношению к контролю невозможен. Поэтому основной целью нашей работы было выявление видового состава, доминирующих комплексов видов для водоёмов – местообитаний бобров, а также выяснение трофической структуры донных сообществ в двух пойменных озёрах, двух бобровых каналах и р. Усмань в пункте впадения бобрового канала.

Отбор количественных проб проводился при помощи ковшового дночерпателя Петерсона с площадью захвата дна $1/40 \text{ м}^2$ (два подъёма на одну пробу), всего 20 количественных проб. Оценка качества воды проводилась по сапробиологическому индексу Зелинки и Марвана в модификации Сладечека (Сладечек, Розмайлова, 1977), некоторые эколого-функциональные термины взяты из работы А. Ф. Алимова (Алимов, 2000), данные по питанию беспозвоночных – из публикаций А. В. Монакова (1998), Э. И. Извековой (1975), Т. Д. Зинченко (2007), А. Е. Силовой, А. А. Прокина (2008).

Таблица 1

Характеристика мест отбора проб в водоёмах поймы р. Усмань

№	Пункт отбора	Глубина, м	Тип грунта	Температура, °С
I бобровый канал (участки)				
1	Вершинный	0.4–0.45	Ил, детрит	17
2	Переходный	0.4–0.45	То же	19 – 20.5
3	Центральный	0.4–0.5	Ил	18 – 19
4	Приустьевой	0.35	Чёрный ил	17.5
Озеро «Безымянное»				
5	Вход бобровой тропы, урез воды	0.15	Серый песок с примесью черного ила	20 – 21
6	Вход бобровой тропы, литораль	0.4	То же	20 – 21
7	Хатка, урез воды	0.35	Ил, детрит	22.5 – 23
8	Хатка, литораль	0.5	То же	22 – 23
Озеро «Восьмёрка»				
9	Устье канала I, урез воды	0.3–0.35	Песок, серый ил	21
10	Контроль, урез воды	0.45–0.5	Песок	20
11	Исток канала II, урез воды	0.45–0.5	То же	20
II бобровый канал (участки)				
12	Вершинный	0.30	Чёрный ил	20
13	Приустьевой	0.35–0.45	Песок	18.5
р. Усмань				
14	Ниже устья канала II, рипаль	0.5	Песок	23

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Таксономический состав зообентоса. Макробентос поймы р. Усмань характеризуется высоким видовым и экологическим разнообразием, о чем кратко сообщалось ранее (Косякова, Хицова, 2008; Мелашенко, Хицова, 2009). В водоёмах бобрового угодья выявлено 172 вида донных и донно-фитофильных беспозвоночных. Из них олигохеты представлены 10 видами, пиявки – 12, двусторчатые моллюски – 5, брюхоногие – 30, мшанки – 1, членистоногие – 114 (4 вида ракообразных, 16 видов клещей и 94 вида насекомых). Выявлен новый вид для Центрального Черноземья – моллюск *Valvata planorbulina* (Paladilhe, 1862). По количеству видовых таксонов наиболее представительной группой оказались насекомые (96 видов, 71.4% общего обилия бентоса). По числу видов им уступают моллюски (34 вида), составившие основу биомассы бентоса (88.5%). Средняя численность макрозообентоса составила 1222 экз./м^2 , биомасса – 44.14 г/м^2 . Основу списка насекомых

образуют двукрылые при абсолютном преобладании длинноусых (41 вид из 11 семейств, из них 27 видов хирономид). На долю жуков приходится лишь 17 видов, преимущественно плавунцы, еще беднее видами оказались ручейники (13 видов, в основном лимнефилиды). Стрекозы представлены 8 видами при преимуществе разнокрылых, клопы – 6, поденки – 4, чешуекрылые – 3, ногохвостки и большекрылые – единственным видом.

В пойменном оз. «Безымянное» и I бобровом канале численно доминировали насекомые, субдоминантами были брюхоногие моллюски. В оз. «Восьмёрка» и II бобровом канале преобладали брюхоногие моллюски, субдоминантами в озере были насекомые, в канале – насекомые и ракообразные. В р. Усмань доминировали насекомые, второстепенную роль играли двустворчатые моллюски средних форм. Среди насекомых в подавляющем большинстве биоценозов преобладали хирономиды, лишь в отдельных случаях уступая подёнкам (оз. «Восьмёрка» – Baetidae, р. Усмань – Caenidae) или жукам (оз. «Безымянное», преимущественно р. *Hydroporus*). В двух пунктах при слаборазвитых энтомокомплексах превалировали птеридеры либо клопы. Наиболее распространенными видами в пределах бобрового угодья были *Hemiclepsis marginata* (O. F. Muller, 1774), *Contectiana connecta* (Millet, 1813), *Anisus vortex* (Linnaeus, 1758) и *Asellus aquaticus* (Linnaeus, 1758), отмеченные во всех исследуемых водоёмах. К массовым видам в отдельных водоёмах можно отнести *Caenis horaria* (Linnaeus, 1758) (р. Усмань), *V. planorbulina* (оз. «Восьмёрка»), *Bithynia tentaculata* (Linnaeus, 1758) (II бобровый канал), для оз. «Безымянное» и I бобрового канала доминанты не выражены, более многочисленны в озере *A. aquaticus* и *Gammarus lacustris* (G. O. Sars, 1863), в канале – *A. vortex* и *Ptychoptera contaminata* (Linnaeus, 1758).

Видовым богатством отличается пойменное оз. «Безымянное», где выявлено 79 видов беспозвоночных, а с учетом остатков жизнедеятельности (домики ручейников, раковины моллюсков, личинные шкурки, головные капсулы и т.д.) – 101 вид. В других водоёмах обнаружено по 35 – 46 видов, 47 – 59 видов в пойменных водоёмах и 37 – в р. Усмань. При этом следует учесть, что в реке обследовался только пункт зоогенного влияния (т.е. место с выраженными следами жизнедеятельности бобра), в целом разнообразие данного участка реки на порядок выше (Паенко и др., 1992; Кадастр беспозвоночных..., 2005 и др.).

Число видов зообентоса в зоне строительной деятельности бобра в оз. «Безымянное» (60 видов у уреза непосредственно рядом с хаткой и 56 – в литорали, всего 91 вид с учетом остатков жизнедеятельности) может являться примером «гущения жизни» (Залетаев, 1989) в биотопе с существенной биогенной дотацией и созданной бобром микробиотопической базы в экотонной озерной зоне. При более ранних исследованиях пойменных озёр Усмани вне зоогенного влияния таких явлений не наблюдалось. У входа бобровой тропы обнаружено 39 видов, а в бентосе оз. «Восьмёрка» (в устьевой и истоковой зонах бобровых каналов) их число снижалось (с учётом остатков) до 22 – 29 видов.

Трофическая структура донных зооценозов. В зообентосе **I бобрового канала** выявлено 12 гильдий из 5 трофических групп. Водоём характеризуется невысоким трофическим разнообразием сообществ с оптимизацией в переходном участ-

ке. Более насыщены гильдиями центральный и переходный участки (до 9 гильдий), обедняясь в терминальных частях (1 – 3 гильдии). Во всех сообществах канала, кроме вершинного участка, сформированы 4 – 5-уровневые трофические структуры благодаря наличию крупных верховных хищников: клопа *Nepa cinerea* (Linnaeus, 1758), стрекоз *Sympetrum sanguineum* (Muller, 1764), *Leucorrhinia albifrons* Burmeister, 1839. Доля видов-зоофагов, «хищной» биомассы (с учетом 1/2 биомассы хищных полифагов) и уровня конкуренции (ХМ) возрастала по направлению к озеру (табл. 2).

Таблица 2

Трофическая структура донных зооценозов бобровых каналов поймы и р. Усмань (2006 г.)

Группы, гильдии	Участки, пункты						
	I бобровый канал				II бобровый канал		р. Усмань
	Вершинный	Переходный	Центральный	Приустьевой	Вершинный	Приустьевой	Ниже устья II канала
1	2	3	4	5	6	7	8
Зоофаги	–	42.8 (4)	18.7 (11)	77.7 (3)	2.3 (7)	0.53 (8)	16.3 (12)
Хищники хвататели	–	40.6 (3)	15.4 (8)	64.1 (2)	0.1 (4)	0.5 (7)	14.5 (9)
Хищники «высасыватели»	–	–	–	–	–	–	0.1 (1)
Гемофаги моллюсков	–	2.2 (1)	2.2 (2)	–	1.3 (1)	–	1.5 (1)
Гемофаги пойкилотермных	–	–	1.1 (1)	–	0.9 (2)	0.03 (1)	0.2 (1)
Гемофаги гомойотермных	–	–	–	13.6 (1)	–	–	–
Хищные полифаги	–	–	0.8 (4)	–	–	0.1 (1)	1.1 (2)
Всеядные соскребатыли	–	–	0.3 (1)	–	–	–	–
Всеядные собиратели + хвататели	–	–	0.5 (2)	–	–	–	1.1 (2)
Сапро-зоофаги	–	–	0.01 (1)	–	–	0.1 (1)	–
«Мирные» полифаги	100 (4)	5.8 (8)	80.9 (13)	22.3 (3)	97.7 (16)	99.0 (7)	80.8 (16)
Сестоно-фитодетри-тофаги фильтраторы+собиратели	–	0.8 (2)	77.3 (3)	–	94.7 (9)	98.7 (4)	12.29 (4)
Сестоно-фитодетритофаги фильтраторы	–	–	–	–	–	–	50.66 (3)
Фитодетритофаги-собиратели	100 (4)	5.0 (6)	3.6 (10)	22.3 (3)	3.0 (7)	0.3 (3)	17.8 (9)
Детритофаги	–	50.7 (1)	0.02 (1)	–	–	0.1 (1)	1.9 (3)
Детритофаги-глотатели	–	–	0.02 (1)	–	–	0.1 (1)	1.9 (3)
Детритофаги-собиратели	–	50.7 (1)	–	–	–	–	–
Фитофаги	–	0.3 (1)	–	–	–	0.2 (1)	–
Фитофаги жующие	–	–	–	–	–	0.2 (1)	–
Альгофаги	–	0.3 (1)	–	–	–	–	–
Показатели							
Трофическое разнообразие, бит/г гильдии ($H_{тр}$)	1.0	1.44±0.12	1.14±0.16	1.29±0.09	0.38±0.13	0.12±0.1	2.01±0.14
Показатель конкуренции, Х/М	0	0.4	1.1	1.0	0.4	1.0	0.7
Доля хищных видов, % n	0	28.6	51.7	50	30.4	50	42.4
Доля «хищной» биомассы, % B_x	0	42.8	19.1	77.6	2.3	0.58	16.9
Число верховных хищников	0	3	1	1	1	1(3)	2(3)

ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ СОСТАВ И ТРОФИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА

Окончание табл. 2

1	2	3	4	5	6	7	8
Число трофических уровней	2	4	5	4	3(4)	5	5
Число трофических групп	1	4	4	2	2	5	4
Число гильдий	1	6	9	3	5	7	8
Сапробность, <i>S</i>	(2.2) –β	2.52–α	2.33–β	2.6–α	2.26–β	2.99–α	2.43–β-α

Примечание. В скобках указано число видов.

В вершинной части канала обитали лишь фитодетритофаги-собиратели (средние и мелкие виды катушек и личинки льюинок). В переходном участке канала роль зоофагов возрастает вдвое, в их состав включаются гомотопные виды пиявок. Однако преобладают детритофаги-собиратели – атмосфернодышащие личинки р. *Ptychoptera*. В центральном участке при той же лидирующей группе происходит смена ведущей гильдии на сестоно-фитодетритофагов фильтраторов + собирателей, преимущественно крупных форм (р. *Contectiana*), при этом более разнообразными остаются собиратели (табл. 3). Второстепенна доля биомассы зоофагов при высоком разнообразии (11 видов клещей и насекомых из различных отрядов). В устьевой части канала доминируют хищники: гильдии хватателей (стрекозы, хириноиды) и гематофагов птиц (пиявки). Второстепенны «мирные» полифаги гильдии фитодетритофагов-собирателей (водяные ослики, водолубы и личинки льюинок).

Таблица 3

Трофическая структура донных зооценозов пойменных озёр р. Усмань в бобровом угодье (2006 г.)

Группы, гильдии	Участки, пункты						
	Оз. «Безымянное»				Оз. «Восьмёрка»		
	Вход бобровой тропы, урез	Вход бобровой тропы, литораль	Хатка, урез	Хатка, литораль	Устье I канала, урез	Контроль, урез	Исток II канала, урез
1	2	3	4	5	6	7	8
Зоофаги	3.8 (7)	63.5 (7)	7.4 (19)	2.9 (13)	10.03 (7)	14.9 (2)	9.7 (11)
Хищники хвататели	0.4 (5)	42.4 (5)	6.98 (17)	1.7 (9)	2.23 (6)	14.9 (2)	8.1 (9)
Гемофаги моллюсков	0.1 (1)	21.1 (2)	0.4 (1)	0.3 (1)	7.8 (1)	–	0.7 (1)
Гемофаги пойкилотермных	–	–	0.02 (1)	–	–	–	0.9 (1)
Гемофаги гомойотермных	3.3 (1)	–	–	0.9 (2)	–	–	–
Хищники «высасыватели»	–	–	–	0.02 (1)	–	–	–
Хищные полифаги	0.3 (3)	4.65 (2)	1.1 (2)	47.9 (2)	2.1 (2)	–	0.1 (1)
Всеядные соскребатели	0.1 (1)	3.95 (1)	0.1 (1)	47.9 (2)	0.4 (1)	–	–
Всеядные собиратели + хвататели	0.2 (2)	0.7 (1)	1.0 (1)	–	1.7 (1)	–	–
Фито-зоофаги	–	–	–	–	–	–	0.1(1)
«Мирные» полифаги	95.5 (8)	31.6 (3)	88.4 (20)	49.1 (15)	87.9 (6)	85.1 (4)	88.5 (9)
Сестоно-фитодетритофаги фильтраторы+собиратели	93.2 (2)	–	73.3 (5)	45.2 (4)	83.0 (2)	71.9 (1)	82.99 (4)

Окончание табл. 3

1	2	3	4	5	6	7	8
Фитодетритофаги-собиратели	2.3 (6)	31.6 (3)	15.1 (15)	3.93 (11)	4.9 (4)	13.2 (3)	5.5 (5)
Детритофаги	0.1(1)	–	2.8(3)	0.1(1)	–	–	0.3(2)
Детритофаги-глотатели	0.1 (1)	–	0.1 (2)	0.1 (1)	–	–	0.3 (2)
Детритофаги-собиратели	–	–	2.7 (1)	–	–	–	–
Фитофаги	–	–	0.6 (4)+	0.04 (1)	–	–	1.2 (1)
Фитофаги жующие	–	–	0.6 (3)	0.04 (1)	–	–	1.2 (1)
Альгофаги	–	–	+	–	–	–	–
Фунгиофаги	–	–	0.01 (1)	–	–	–	–

Показатели

Трофическое разнообразие, бит/г гильдии ($H_{тр}$)	0.46±0.15	1.76±0.09	1.31±0.17	1.41±0.12	0.98±0.16	1.14±0.11	0.97±0.17
Показатель конкуренции, X/M	1.1	3.0	0.8	0.9	1.5	0.5	1.1
Доля хищных видов, % n	52.6	75.0	43.8	46.9	60.0	33.3	50.0
Доля «хищной» биомассы, % Б _x	3.95	65.8	7.95	26.9	11.08	14.9	9.75
Число верховных хищников	1	0	5 (6)	2	2	1	4
Число трофических уровней	5	4	5	5	5	3 (4)	5
Число трофических групп	4	3	5	5	3	2	5
Число гильдий	8	5	11 (12)	9	6	3	8
Сапробность, S	2.34-β	2.28-β	2.44-α-β	2.36-β	2.68-α	2.1-β	2.58-α

Роль хищных полифагов и фитофагов незначительна и не превышает 0.4% биомассы в местах обнаружения.

Бентос **II бобрового канала** характеризуется значительным снижением числа гильдий (7 гильдий) и трофического разнообразия сообществ (см. табл. 2), что обусловлено доминированием эдификатора (высоким уровнем концентрации его биомассы). Сообщества включали по 5 – 7 гильдий, число трофических уровней – от 3 в истоке до 5 в устье. Наиболее разнообразной и весомой группой были «мирные» полифаги. Лидирует гильдия фильтраторов + собирателей преимущественно крупных форм (*C. contecta*). В истоковой части большое значение имеют также мелкие двустворчатые *Cyclocalyx scholtzi* (Clessin, 1871) и битинии, в устьевой – *Viviparus viviparus* (L., 1758). Разнообразие, а также доля видов-зоофагов высока и сопоставима с временными заболоченными водоёмами (Силина, Прокин, 2008) при очень низкой доле «хищной» биомассы и уровне конкуренции. Вершинный и устьевой участки населяют мелкие генерализующие хищники (клоп пляя, жуки-плавунцы, либо клещи), а также мелкие и крупные негенерализующие зоофаги (пиявки родов *Hemiclepsis* и *Haementeria*, хирономиды). В сообщество устьевой части включается верховный хищник (*Somatochlora metallica* Vanderlinden, 1825). Роль детритофагов (олигохеты *Rhynchelmis limosella* (Hoffmeister, 1843)) и фитофагов (личинки огневок *Acentria ephemerella* (Denis et Schiffermuller, 1775)) несущественна (см. табл. 2).

Заметим, что качество воды по организмам зообентоса показывает повышение сапробности в устьевых зонах обоих каналов до альфа-мезосапробного уровня. Повышение уровня органического загрязнения от вершинной к устьевой частям имеет нелинейный характер.

ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ СОСТАВ И ТРОФИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА

В оз. «Безымянное» выявлено 13(14) гильдий из 5 групп, сообщества включали 5, реже – 4 трофических уровня. Повышение разнообразия групп и гильдий наблюдалось у бобровой хатки (см. табл. 3).

В сообществах уреза воды абсолютно доминировали «мирные» полифаги с максимальным количеством их таксонов у хатки (20 видов). Ведущей гильдией были сестоно-фитодетритофаги фильтраторы + собиратели (93.2% биомассы), сформированной в основном лужанками *S. contecta*, в меньшей мере – хирономидами р. *Synendotendipes*. Более разнообразна гильдия фитодетритофагов-собирателей (катушки, водяной ослик, подёнки, жуки, ручейники, хирономиды, львинки). Второстепенную роль в обоих сообществах играли хищники (до 7.4% биомассы) при максимальном их разнообразии у хатки. Роль биомассы детритофагов, хищных полифагов и фитофагов незначительна (до 2.8%).

В литоральных сообществах озера роль «мирных» полифагов снижается в 2-3 раза. У хатки, при той же лидирующей гильдии, они содоминировали с хищными полифагами. Незначительный вклад вносят детритофаги-глотатели и фитофаги, доля которых составляет около 0.1%.

На входе бобровой тропы доминировали зоофаги, при этом роль хищных полифагов сильно редуцирована (см. табл. 3). Гильдия фильтрующих «мирных» полифагов вытеснена собирателями (катушки, подёнки, львинки).

В целом роль хищного звена оз. «Безымянное» выше в литорали, чем по урезу воды. При снижении доли облигатных зоофагов возрастает роль факультативных, что отмечалось ранее в исследованиях Зоринских болот и террасных водоёмов Усманского бора (Силина, Прокин, 2008). Доля хищных видов высока и заметно повышалась в сообществах у входа бобровой тропы, что обусловило здесь резкий рост конкуренции. При этом максимальным числом хищных видов отличались сообщества у хатки. Это обусловлено богатым видовым составом бентоса, в том числе и кормовых объектов для хищных. Здесь в сообществе уреза воды отмечено максимальное среди исследуемых число верховных хищников: 7 видов, среди которых 3 вида пиявок р. *Erpobdella* и клопы *N. cinerea* и *Pliocoris cimicoides* (Linnaeus, 1758). В других озёрных сообществах выявлено по одному виду конечных зоофагов (жуки плавунцы *Hyphydrus ovatus* (Linnaeus, 1761), *Hydroporus* sp. и пиявки *Erpobdella lineata* (O. F. Muller, 1774)).

В оз. «Восьмёрка» трофическое разнообразие сообществ относительно низкое, число гильдий по сравнению с оз. «Безымянное» на треть меньше: 10 гильдий из 5 трофических групп (см. табл. 3). Условно фоновый пункт отличался низким разнообразием гильдий – 3 гильдии по сравнению с 6 – 8 в других пунктах, где трофические пирамиды имели завершённую 5-уровневую структуру.

Донные сообщества оз. «Восьмёрка» характеризуются одинаково высокой во всех пунктах долей биомассы «мирных» полифагов (85.1 – 88.5%) с единой доминирующей гильдией сестоно-фитодетритофагов фильтраторов+собирателей. В условно контрольном пункте гильдия сформирована мелкими вальватами *V. planorbulina*, в пунктах зоогенного влияния – преимущественно лужанками *S. contecta*, менее значимы битинии, вальваты и хирономиды. Кроме лидирующей гильдии, из «мирных» полифагов присутствовали фитодетритофаги-собиратели

(катушки, плавунчики), максимально проявившиеся в условном контроле (13.2%), в других пунктах их доля почти втрое ниже. Роль детритофагов и фитофагов не превышает 1.2% биомассы сообществ.

Зоофаги оз. «Восьмёрка» имеют стабильную и почти одинаковую долю в сообществах с зоогенным влиянием (9.7 – 10.0%), с ее повышением в полтора раза в пункте условного контроля. В пунктах зоогенного влияния отмечено по 2 – 4 вида верховных хищников (пиявки р. *Erpobdella*, плавты *I. cimicoides* и стрелки *Coenagrion pulchellum* (Vanderlinden, 1825)). В условном контроле, где преобладают мелкие формы, роль верховного хищника, очевидно, выполняет мелкий генерализующий хищник – клоп *Plea minutissima* (Leach, 1817). Хищные полифаги играют незначительную роль в сообществах – до 2.1% биомассы. В целом доля хищных видов ниже, чем в оз. «Безымянное», однако остается на высоком уровне – от 33.3% в контроле, что типично для оптимально структурированных водных сообществ (Алимов, 2000), до 60.0% в пунктах зоогенного влияния, уровень конкуренции превышает 1.0, что свойственно некоторым экотонным ценозам (Силина, Прокин, 2008).

Трофическое разнообразие сообщества р. **Усмань** ниже впадения бобрового канала максимально среди исследуемых. Это определяется не столько разнообразием гильдий (8), сколько более равномерным распределением среди них биомассы за счет «измельчения» бентосных форм. Доля хищных видов и показатель конкуренции здесь заметно высоки, а доля «хищной» биомассы составила 16.9%. В состав сообщества входят верховные хищники – стрекозы *S. metallica* и вислокрылки *Sialis sordida* (Klingstedt, 1932). Соотношение трофических групп идентично таковому в канале, соединяющем реку и оз. «Восьмёрка», и в самом озере. «Мирные» полифаги (16 видов) составили 80.8% биомассы сообщества. Но происходит смена доминирующих гильдий: лидируют сестоно-фитодетритофаги-фильтраторы (речные шаровки р. *Rivicoliana*). Менее значимы гильдии фильтраторов+собирателей и фитодетритофагов-собирателей. Хищники имели второстепенное значение (16.3%) при высоком разнообразии (12 видов). Роль хищных полифагов и детритофагов из гильдии глотателей незначительна и в целом не превышала 2.9% (см. табл. 2).

Сапробиологический анализ качества воды по организмам зообентоса показывает повышение сапробности в устьевых зонах обоих каналов до альфа-мезосапробного уровня, в пункте условного контроля воды относятся к бэта-мезосапробной зоне (оз. «Восьмёрка»). Для прибрежной зоны оз. «Безымянное» уровень органического загрязнения находится преимущественно в пределах бэта-мезосапробной зоны с высокими значениями индекса для класса. Судя по индексам сапробности, сильное биогенное воздействие у бобровой хатки в период обследования отсутствовало. Вероятно, она использовалась в весенний период, после чего созданные бобром дополнительные ниши были активно реализованы аборигенными видами гидробионтов, что интенсифицировало процессы самоочищения. В **бобровых каналах** выявлено нелинейное повышение уровня органического загрязнения от вершинной к устьевой частям. Индекс сапробности в р. **Усмань** ниже впадения бобрового канала свидетельствует о существенной биогенной нагрузке в данном пункте (бэта-альфа-мезосапробная зона) (см. табл. 2, 3).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

1. В зоне бобрового угодья смешанного пойменно-микроруслового типа в Усманском бору выявлено 172 вида донных беспозвоночных, относящихся к 4 типам, 8 классам, 21 отряду, 60 семействам и 121 роду.

2. Богатый таксономический состав беспозвоночных в зоне строительной деятельности бобра (60 видов у уреза непосредственно рядом с хаткой и 56 – в литорали) может являться примером сгущения жизни в биотопе с существенной биогеогенной дотацией и созданной бобром микробиотопической базы в экотонной озёрной зоне.

3. Большинство сообществ имеет завершённую 5-уровневую трофическую структуру, включающую богатый комплекс крупных верховных хищников (стрекоз, клопов, пиявок). Кроме сообществ первого бобрового канала, носящих черты временных водоёмов, в трофической структуре преобладали «мирные» полифаги, преимущественно смешанные фильтраторы крупных и средних форм (брюхоногие, хирономиды р. *Chironomus*, *Synendotendipes* и др.). В озёрной литорали существенна роль облигатно- и факультативно-хищных форм. Возрастание уровня конкуренции отмечено в зарегулированной и устьевой частях каналов, у бобровой тропы и на устьевых участках оз. «Восьмёрка». Насыщение гильдиями повышено в зонах влияния бобра по урезу воды, трофическое разнообразие – в литорали (оз. «Безымянное»).

5. Подтверждается усиление роли смешанных фильтраторов в пойменных водоёмах за счет крупных форм брюхоногих, но не установлено (в отличие от прудов на бобровых реках Дарвинского заповедника) возрастание доли собирателей и детритофагов-глотателей, что, очевидно, является следствием не столь значительных перестроек в результате жизнедеятельности бобра давно сложившихся пойменных зоокомплексов.

6. По данным сапробиологического анализа проявляется высокая степень биогеогенной нагрузки на литораль пойменных озёр по мере повышения трофности и класса сапробности вод в контактных зонах. Уровень органического загрязнения в каналах нарастает от вершинной к устьевой частям, в озёрах – в зонах контакта с бобровыми каналами и бобровой постройкой (сопряжено с возрастанием трофности в зоне уреза воды).

7. Обнаружена многовариантность откликов в структурной организации донных сообществ. Биотопические и гидрологические особенности зон зоогенного влияния проявляются в форме адаптационных изменений видовой, доминантной и трофической структур, что можно рассматривать как следствие влияния строительной деятельности бобра и его существенных биогеогенных дотаций.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алимов А. Ф. Элементы теории функционирования водных экосистем. СПб. : Наука. С.-Петербург. отд-ние, 2000. 147 с.
- Завьялов Н. А., Крылов А. В., Бобров А. А. Влияние речного бобра на экосистемы малых рек. М. : Наука, 2005. 186 с.
- Залетаев В. С. Экологически дестабилизированная среда (экосистемы аридных зон в изменяющемся гидрологическом режиме). М. : Наука, 1989. 150 с.

Зинченко Т. Д., Головатюк Л. В. Структура реофильных сообществ макрозообентоса малой реки Байтуган (бассейн нижней Волги) // Изв. Самар. науч. центра РАН. 2007. Т. 9, № 4. С. 1020 – 1035.

Извекова Э. И. Питание и пищевые связи личинок массовых видов хирономид Учинского водохранилища : автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1975. 23 с.

Кадастр беспозвоночных животных Воронежской области / под ред. проф. О. П. Негрובה. Воронеж : Изд-во Воронеж. гос. ун-та, 2005. 825 с.

Косякова В. М., Хицова Л. Н. К изучению макрозообентоса в водоемах Усманского бора – местах обитания бобра (*Castor fiber* L.) // Эколого-фаунистические исследования в Центральном Черноземье и сопредельных территориях : материалы 3 регион. конф. Липецк : Изд-во Липец. гос. пед. ун-та, 2008. С. 48 – 50.

Крылов А. В. Зоопланктон равнинных малых рек. М. : Наука, 2005. 263 с.

Мелашенко М. В., Хицова Л. Н. О макрозообентосе в водоемах поймы р. Усмань – местах обитания бобра (*Castor fiber* L.) // Экологические проблемы промышленных городов : в 2 ч. Саратов : Изд-во Сарат. гос. техн. ун-та, 2009. Ч. 2. С. 171 – 174.

Монаков А. В. Питание пресноводных беспозвоночных / Ин-т проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН. М., 1998. 320 с.

Паенко Н. К., Маликов В. С., Степанцова Н. Ю. К изучению донных биоценозов р. Усмань и водоемов ее поймы // Тр. биол. учеб.-науч. базы Воронеж. гос. ун-та «Веневитиново». Вып. II. Состояние и проблемы экосистем Среднего Подонья. Воронеж, 1992. С. 102 – 118.

Силина А. Е., Прокин А. А. Трофическая структура макрозообентоса болотных водоемов лесостепной зоны Среднерусской возвышенности // Биол. внутренних вод. 2008. № 3. С. 35 – 44.

Сладечек В., Розмайлова В. Унифицированные методы исследования качества вод. Ч. III. Индикаторы сапробности. М. : Изд. отд. Упр. дел секретариата СЭВ, 1977. 92 с.

Толкачев В. И., Саутин В. И. Бобры в Белорусском Полесье. Минск : Университетское, 1988. 88 с.

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.

СООБЩЕСТВА МАКРОБЕСПОЗВОНОЧНЫХ РАЗЛИЧНЫХ ТИПОВ БИОТОПОВ ПРИБРЕЖНЫХ МЕЛКОВОДИЙ ВОЛЖСКОГО ПЛЁСА КУЙБЫШЕВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

В. А. Яковлев¹, Н. Ш. Ахметзянова², А. В. Яковлева¹

¹ Казанский (Приволжский) федеральный университет
Россия, 420008, Казань, Кремлевская, 18
E-mail: Valery.Yakovlev@ksu.ru

² Татарское отделение ФГНУ «ГосНИОРХ»
Россия, 420111, Казань, Тази Гиззата, 4

Поступила в редакцию 20.09.10 г.

Сообщества макробеспозвоночных различных типов биотопов прибрежных мелководий Волжского плёса Куйбышевского водохранилища. – Яковлев В. А., Ахметзянова Н. Ш., Яковлева А. В. – По результатам изучения в 2002 – 2003 гг. сообществ макробеспозвоночных прибрежных мелководий верхних плесов Куйбышевского водохранилища показано, что основными факторами, влияющими на их состав и количественные показатели, являются наличие зарослей макрофитов, степень подверженности негативному воздействию ветра и волн. В зарослях, наиболее распространенных в водохранилище полупогруженных растений *Typha angustifolia* и *Phragmites australis*, формируется качественно и количественно богатое фитофильное сообщество, или зоофитос, включающий следующие экологические группы: зообентос, зооперифитон, нектобентос, зоонейстон и минеров. Наиболее обильны в них личинки Chironomini и брюхоногие моллюски. Сообщества открытых (без зарослей) прибрежных мелководий, особенно подверженных воздействию ветра и волн, отличаются сравнительно меньшим обилием беспозвоночных. В них возрастает роль инвазионных видов (моллюсков *Lithoglyphus naticoides* и *Monodacna colorata*, бокоплава *Dikerogammarus haemobaphes*).

Ключевые слова: беспозвоночные, зоофитос, мелководья, Куйбышевское водохранилище.

Macroinvertebrate communities in different types of shallow water biotopes of the Volzhsk reach of the Kuybyshev water reservoir (Russia). – Yakoblev V. A., Akhmetzianova N. Sh., and Yakonleva A. V. – On the basis of the results of our 2002 – 2003 study of the condition of macroinvertebrate communities in shallow shore areas of the Volzhsk reach of the Kuybyshev Water Reservoir it is shown that the major factors influencing their structure and quantity parameters are the presence of macrophyte thickets, the degree of susceptibility to the negative influence of wind and waves. A qualitatively and quantitatively rich phytophilous invertebrate community, or zoophytes, including the following ecological groups: zoobenthos, zooperiphyton, zoonectobenthos, zooneston, and miners are formed in the most widespread semisubmerged *Typha angustifolia* and *Phragmites australis* thickets. The most abundant inhabitants of thickets are Chironomini chironomid larvae and gastropod mollusks. The invertebrate communities in open (without thickets) coastal shore areas, especially those subjected to the influence of wind and waves, are distinguished by a comparatively low abundance of invertebrates. The role of invasive species (*Lithoglyphus naticoides* and *Monodacna colorata* mollusks, *Dikerogammarus haemobaphes* amphipods) increases.

Key words: invertebrates, zoophytes, shallow shore areas, Kuybyshev Water Reservoir.

ВВЕДЕНИЕ

Для Куйбышевского водохранилища характерна значительная амплитуда сезонного колебания уровня воды (3.5 – 5.5 м). Максимальный уровень воды наблюдается обычно в конце мая – июне, затем, начиная со второй половины лета, он

все более интенсивно снижается, и обширные площади мелководий остаются вне воды с осени до весны (Куйбышевское..., 1983, 2008). В защищенных от ветрового и волнового воздействия прибрежных участках формируются стойкие ассоциации воздушно-водной растительности (Голубева, 1969). Наиболее адаптированными к колебанию уровня воды и разрушительному действию ветра и волн среди полупогруженных растений в водохранилище оказались лишь два вида: рогоз узколистный (*Typha angustifolia* L.) и тростник обыкновенный (*Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud.). Площади их зарослей занимают 85 и 11% всех заросших мелководий верхней части водохранилища соответственно (Голубева, Шпак, 1984).

На мелководьях водохранилищ прибрежные мелководья представляют собой специфические системы – экотоны (Харченко, 1991; Ермохин, 2000). На границе раздела двух сред «вода – суша» создаются сложные многовидовые экологические комплексы. На примере Киевского водохранилища показано, что заросли макрофитов представляют собой благоприятные биотопы для разных групп фитофильных беспозвоночных, образующих в совокупности специфическую ассоциацию – «зоофитос» (Зимбалева, 1981), включающую следующие экологические группы беспозвоночных: зообентос, зооперифитон, нектобентос, зоонейстон и минёров. Высшие водные растения играют важную роль в функционировании пресноводных экосистем, принимая активное участие в биологических циклах и биоэнергетическом балансе водоёмов, выполняя средообразующую и эдификаторную функции.

Цель работы – сравнительный анализ состава и количественных показателей сообществ макробеспозвоночных разнотипных биотопов мелководий Волжского плеса Куйбышевского водохранилища.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Участок 1 – узкий, защищенный от ветра и волн залив в южной пригородной части г. Казань. Он отличается повышенным уровнем трофности (Kazda et al., 2004). Преобладают сильно заиленные глинисто-песчаные грунты с большим содержанием органических веществ. Ширина зарослей макрофитов вдоль берега в период исследования (2002 – 2003 гг.) составляла примерно 10 – 20 м, до глубин 1.2 м. В зарослях рогоза узколистного (*Typha angustifolia* L.) проективное покрытие которого составляло к концу лета 70 – 90%, развивались в незначительном количестве тростник и еще реже – манник большой (*Glyceria maxima* (Hartm.) Holmb.). Выбранный в 2002 г. в качестве контроля (без зарослей) берег на этом участке летом зарос тростником. По этой причине в 2003 г. был выбран другой участок в этом же заливе.

Участок 2 находится ниже г. Казань примерно на 60 км, на территории Волжско-Камского государственного природного биосферного заповедника. Более пологий, чем на участке 1, берег, подвержен разрушительному действию ветра и волн. Уровень трофности воды там существенно ниже. Дно сложено преимущественно песчано-илистыми и песчано-глинистыми грунтами. Ширина зарослей значительно больше (50 – 60 м). В отличие от участка 1 фитомасса и количество генеративных побегов рогоза там существенно меньше.

Отбор проб беспозвоночных начинали в конце июня или начале июля, после затопления зоны зарослей водой. Завершали отбор после того, как урез воды оказывался ниже зарослей (конец августа – начало октября). Периодичность отбора на каждом участке – 1 раз в две недели. Пробы отбирали биоценометром (Панов, Павлов, 1986), представляющим собой прямоугольную трубу размером 25×25×70 см (0.062 м²). Нижний конец биоценометра врезали в грунт на глубину до 0.05 – 0.15 м, затем срезали вручную растения и помещали их в полиэтиленовые мешки для дальнейшего сбора минёров и перифитона в лаборатории. Ковшом, дно которого представляло металлическую сетку с размером ячеей 0.25 мм, процеживали воду в биоценометре и выбирали грунт до глубины 0.1 м. Отбор проб продолжался примерно 1 – 1.5 ч, до тех пор, пока при 5-кратном облове ковшом беспозвоночные перестали вылавливаться. На каждой из трёх станций (ст. 1, 2, 3), расположенных поперек зоны зарослей (от берега к краю зоны зарослей), отбирали по 2 пробы. Рядом по береговой линии брали пробы зообентоса на трёх станциях с различной глубиной воды на открытых (без зарослей) мелководьях также с помощью биоценометра. Собранные организмы фиксировали 70 – 80%-ным спиртом.

За исключением нематод и гидракарин таксономическое положение беспозвоночных определяли большей частью до вида, реже до рода. Название видов и форм хирономид дано в соответствии с каталогом (Catalogue..., 1990). Учитывали суммарное количество таксонов, среднее число таксонов в 1-й пробе, численность и биомассу отдельных таксонов. Сходство качественного состава сообществ сравнивали с помощью индекса Серенсена (Методика..., 1975). Рассчитывали индекс Шеннона – Уивера, арифметические средние и их стандартные ошибки. Для оценки достоверности различий в таксономическом разнообразии и численности беспозвоночных между факторами (участки 1, 2 и биотопы – заросли рогоза и открытые мелководья), использовали способ множественных повторных сравнений *MANOVA* (*Tukey's HSD test*). Сравнения взаимодействий факторов выполняли с использованием анализа *Bonferroni*. Перед обработкой в *MANOVA* данные преобразовывали с использованием функции $\text{Log}_{10}(x+1)$.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Заросли высшей водной растительности на прибрежных мелководьях равнинных водохранилищ представляют собой благоприятные для фитофильных гидробионтов биотопы, обеспечивающие богатые кормовые ресурсы, защиту от разрушительной ветровой и волновой деятельности, представляющие убежище от хищников, место нереста рыб и т.д. (Гаевская, 1966; Мордухай-Болтовской, 1978; Зимбалевская, 1981; Попченко и др., 1981; Боримская, 1982; Харченко, 1991 и др.). Это подтверждается и на примере верховий Куйбышевского водохранилища. Минимальные показатели разнообразия, численности и особенно биомассы характерны для участка 2, особенно его открытых (без зарослей) мелководий (рис. 1, табл. 1).

Всего в 2002 – 2003 гг. в зарослях рогоза на участке 1 выявлено 120, в таких же зарослях участка 2 – 139 таксонов беспозвоночных соответственно. Заросли тростника на участке 1 в 2002 г. несущественно уступали рогозу (69 таксонов), как и по средней величине выявленных таксонов на 1 пробу. Зообентос открытых мел-

ководий качественно беднее зоофитоса примерно в 2 – 3 раза. Бедность зообентоса незащищенных прибрежий Ивановского водохранилища также отмечает Э. Д. Мордухай-Болтовской (1978). При сравнении одинаковых типов биотопов из двух участков (зарослей рогоза между собой и мелководий без зарослей) выявлено примерно равное сходство таксономического состава как между зарослями (55,8), так

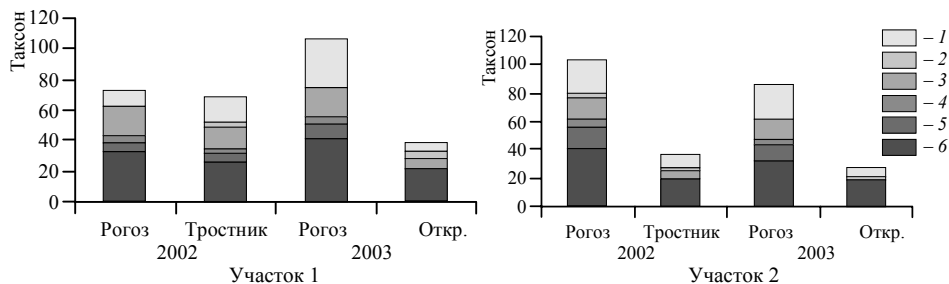


Рис. 1. Количество таксонов в различных биотопах двух участков мелководий Волжского плеса Куйбышевского водохранилища: 1 – прочие, 2 – Bivalvia, 3 – Gastropoda, 4 – Hemiptera, 5 – Coleoptera, 6 – Diptera

и между мелководьями без зарослей (60.0). Пиявки *Erpobdella octoculata* (Linnaeus, 1758), *Helobdella stagnalis* (Linnaeus, 1758), брюхоногие моллюски *Acroloxus lacustris* (Linnaeus, 1758), *Bithynia tentaculata* (Linnaeus, 1758), *Lymnaea lagotis* (Schranck, 1803), *Lymnaea ovata* (Draparnaud, 1805), *Lymnaea stagnalis* (Linnaeus, 1758), *Planorbis planorbis* (Linnaeus, 1758), жуки *Enochrus (Lumetus) testaceus* (Fabricius, 1801), *Noterus clavicornis* (De Geer, 1774), полужесткокрылые *Mesovelina furcata* Mls. et Rey, 1852 часто встречались в зарослях рогоза двух участков в оба года. Инвазионный моллюск *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771), а также личинки хирономид *Cryptochironomus* гр. *defectus*, *Endochironomus albipennis* (Meigen, 1830), *Glyptotendipes barbipes* (Staeger, 1839), *Glyptotendipes glaucus* (Meigen, 1818), *Glyptotendipes gripekoveni* (Koeffler, 1913), *Glyptotendipes paripes* (Edwards, 1929), *Polypedilum* гр. *nubeculosum*, *Polypedilum (Pentapedilum) sordens* (van der Wulp, 1874) встречались как в зарослях, так и на открытой литорали двух участков.

Таблица 1

Основные показатели сообществ беспозвоночных различных биотопов двух участков мелководий Куйбышевского водохранилища (средние значения приведены с их стандартными ошибками)

Показатель	Участок 1				Участок 2			
	2002 г.		2003 г.		2002 г.		2003 г.	
	Рогоз	Тростник	Рогоз	Откр.	Рогоз	Откр.	Рогоз	Откр.
Таксон/проба	25.9±2.0	26.5±3.6	28.1±3.7	10.3±0.9	25.9±4.1	11.5±1.1	18.5±2.5	7.3±1.0
Индекс Шеннона, бит/экз.	3.5±0.1	3.3±0.2	3.3±0.2	2.4±0.1	3.4±0.1	2.5±0.1	2.8±0.1	2.1±0.1
Численность, тыс. экз./м ²	0.9±0.1	2.2±0.5	2.0±0.5	1.3±0.2	1.9±0.5	0.5±0.1	1.4±0.5	0.2±0.1
Биомасса, г/м ²	16.8±6.0	43.9±15.6	16.1±3.8	26.1±5.9	9.6±2.2	1.2±0.3	9.6±2.2	1.2±0.3

Примечание. Откр. – открытое (без зарослей) мелководье.

СООБЩЕСТВА МАКРОБЕСПОЗВОНОЧНЫХ РАЗЛИЧНЫХ ТИПОВ БИОТОПОВ

Разнообразие, количественные показатели, а также состав группы доминирующих форм зоофитоса несколько отличались как между зарослями рогоза и тростника, так и между двумя участками. Численность и биомасса зоофитоса существенно превышали показатели зообентоса открытых мелководий. На примере зообентоса прибрежных мелководий Ивановского (Мордухай-Болтовской, 1978) и Рыбинского водохранилища (Щербина, 1998), выделяющихся, как и Куйбышевское, большой амплитудой сезонного колебания уровня воды, также показано, что суммарная биомасса беспозвоночных на открытых мелководьях существенно меньше по сравнению с сообществами зарослей.

Наибольшим разнообразием в фитофильной фауне беспозвоночных выделялись представители Chironomina. Им несколько уступали брюхоногие моллюски (табл. 2).

Однако наиболее распространенные на мелководьях Куйбышевского водохранилища личинки хирономид *G. glaucus* обычны как в полужакрытом заливе с более высоким уровнем трофности (участок 1), так и на мелководье с низким уровнем трофности воды, а также на прибрежных мелководьях, под-

верженных влиянию волн (участок 2). Эти факты вполне согласуются с тем, что личинки Chironomina отличаются эвритопностью. Они, например, также доминируют на открытых мелководьях Рыбинского водохранилища (Щербина, 1998). Доминирование фитофильных личинок хирономид в зарослях объясняют их широким спектром питания: от фильтрационного до собирательства, позволяющим им утилизировать огромное количество сестона и перифитона (Dvořák, 1996). Показано (Grönmark, 1989; Kurashov et al., 1996), что перифитон представляет собой кормовые ресурсы для фитофильных мейо- и макробеспозвоночных.

Заросли рогоза на участке 1 характеризовались в 2002 г. меньшими величинами численности и биомассы зоофитоса по сравнению с тростником ($p < 0.05$). Количественные показатели зоофитоса и зообентоса открытых прибрежий на участке 2 в 2003 г. были существенно ниже, чем в 2002 г., что можно объяснить более низким уровнем воды (> 1 м) в начале лета 2003 г. На примере результатов, полученных в 2003 г., выявлено, что наибольшие различия в разнообразии и численности сообществ беспозвоночных между участками и биотопами были характерны для брюхоногих моллюсков и высших ракообразных (табл. 3).

Сравнение зоофитоса зарослей рогоза двух участков между собой показало, что в 2002 г. достоверные различия ($p = 0.04$) наблюдаются лишь для его общей численности. Однако в 2003 г. биомасса зоофитоса на участке 1 была больше ($p < 0.05$). Показатели личинок семейства хирономид в различных биотопах достоверно не различались.

Таблица 2

Количество выявленных таксонов беспозвоночных в различных биотопах мелководий в 2003 г.

Группа	Участок 1		Участок 2	
	Рогоз	Откр.	Рогоз	Откр.
Gastopoda	14	5	13	1
Hemiptera	6	0	3	0
Coleoptera	17	0	12	0
Diptera	39	20	32	19
Прочие	26	11	25	9
Всего	102	36	85	29

Таблица 3

Уровни достоверности (p) различий среднего числа таксонов и средней численности беспозвоночных в 2003 г. между факторами: участок (1 и 2) и биотоп (заросли рогаза и открытое мелководье) ($df = 63$)

Таксон	Среднее число таксонов в пробе		
	Участок	Биотоп	Взаимодействия
Gastropoda	< 0.001	< 0.001	< 0.05
Crustacea	< 0.001	< 0.001	< 0.01
Ephemeroptera	< 0.05	< 0.05	н.д.
Odonata	< 0.01	< 0.01	н.д.
Coleoptera	н.д.	< 0.001	< 0.01
Всего	< 0.05	< 0.001	н.д.
Численность			
Gastropoda	< 0.001	< 0.001	н.д.
Crustacea	< 0.01	< 0.001	н.д.
Odonata	< 0.01	< 0.01	н.д.
Coleoptera	н.д.	< 0.001	< 0.01
Всего	< 0.05	н.д.	н.д.

Примечание. В анализ *MANOVA* включены группы с наиболее часто встречающимися и многочисленными представителями, а также с достоверными различиями при сравнении; поденки, показавшие недостоверные различия ($p > 0.05$) при сравнении численности для всех пар факторов в нижней части таблицы не приведены; н.д. – нет данных.

Фитофильные виды хирономид *G. glaucus*, *G. barbipes*, прибрежно-фитофильные моллюски *P. planorbis*, *B. tentaculata* образовывали доминирующий комплекс зоофитоса в зарослях рогаза и тростника (табл. 4).

Таблица 4

Средняя численность (N , экз./м²), биомасса (B , г/м²) и встречаемость (%) доминирующих форм в сообществах различных типов биотопов мелководий Волжского плеса Куйбышевского водохранилища (2002 – 2003 гг.)

Таксон	Участок 1			Участок 2		
	N	B	%	N	B	%
1	2	3	4	5	6	7
Рогоз узколистный						
<i>Glyptotendipes glaucus</i>	236.6	1.4	68.8	369.0	2.5	66.1
<i>Planorbis planorbis</i>	162.2	2.2	81.3	26.5	0.5	28.6
<i>Bithynia tentaculata</i>	51.7	3.7	68.8	13.8	0.8	33.9
<i>Dreissena polymorpha</i>	10.8	< 0.1	25.0	224.5	2.9	32.1
Тростник обыкновенный						
<i>Bithynia tentaculata</i>	121.3	12.6	80.0	–	–	–
<i>Glyptotendipes barbipes</i>	53.3	5.0	60.0	–	–	–
<i>Glyptotendipes glaucus</i>	300.0	1.8	80.0	–	–	–
<i>Dreissena polymorpha</i>	65.3	5.3	40.0	–	–	–
Открытое мелководье						
<i>Chironomus f.l. semireductus</i>	300.0	1.8	80.0	20.0	0.2	17.0

Окончание табл. 3

1	2	3	4	5	6	7
<i>Glyptotendipes paripes</i>	290.3	1.4	56.3	68.0	< 0.1	19.1
<i>Lithoglyphus naticoides</i>	139.1	16.3	87.5	0.7	< 0.1	2.1
<i>Cryptochironomus</i> гр. <i>defectus</i>	29.2	0.1	81.3	30.5	0.1	55.3
<i>Dikerogammarus haemobaphes</i>	0	0	0	17.3	0.2	31.9
<i>Monodacna colorata</i>	0	0	0	8.0	0.4	21.3

Примечание. Прочерк означает, что данный биотоп не обследован.

Обращает на себя внимание значительная роль вселенцев в Куйбышевском водохранилище, например моллюска *D. polymorpha*, уступающего по количественным показателям в макробентосе лишь близкородственному виду *Dreissena bugensis* (Andrusov, 1897) (Яковлева, 2010). Моллюск также обычен в зарослях рогоза и тростника, рассматриваемых в работе двух участков. Массовое развитие дрейссены в зарослях, видимо, нередкое явление, как, например, указано для одного из мелководных озёр Нидерландов (Higler, 1981) и каналов юга Украины (Харченко, Ляшенко, 1985). Там также относительно разнообразны и обычны полужесткокрылые, стрекозы, жуки и личинки ряда семейств двукрылых насекомых.

Суммарную численность зоофитоса обоих участков Куйбышевского водохранилища формируют преимущественно личинки Chironomini, а биомассу – брюхоногие моллюски. Однако на открытом мелководье участка 2 их суммарный вклад в биомассу зообентоса составлял лишь 42% (рис. 2).

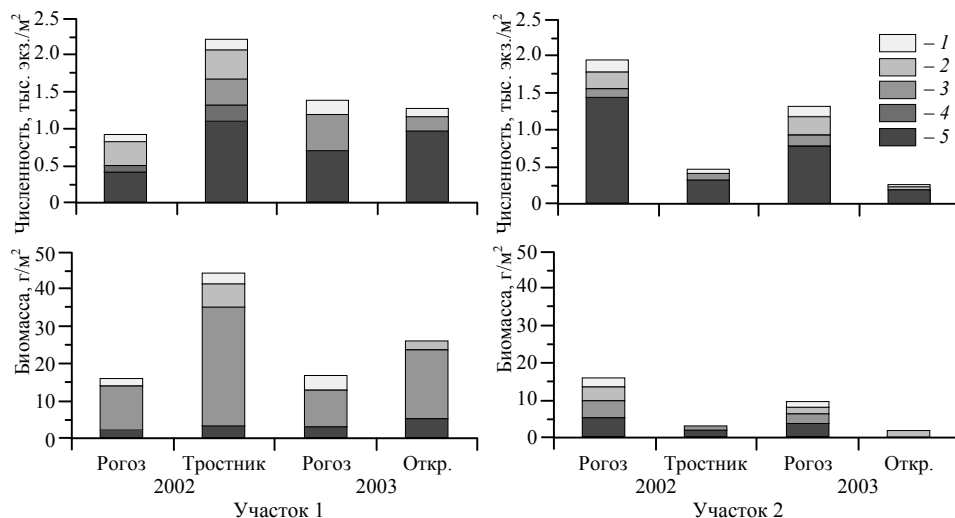


Рис. 2. Средняя численность и биомасса основных систематических групп беспозвоночных различных биотопов двух участков мелководий Волжского плёса Куйбышевского водохранилища: 1 – прочие, 2 – Bivalvia, 3 – Gastropoda, 4 – Coleoptera, 5 – Diptera

Открытые мелководья двух участков существенно различались по составу доминирующих форм. На открытом мелководье относительно высоко разнообразие ракообразных (конхостраки *Cyzicus tetracerus* (Krynichi, 1830), мизиды рода *Paramysis*, кумовые рачки, бокоплав *Dikerogammarus haemobaphes* (Eichwald, 1841)). Наряду с ними там также обычны инвазионные виды для бассейна р. Волги моллюски (*Lithoglyphus naticoides* (Pfeiffer, 1828), *Monodacna colorata* (Eichwald, 1829) и бокоплав *D. haemobaphes*).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, фитофильные сообщества беспозвоночных в зарослях наиболее распространенных в верхних плёсах Куйбышевского водохранилища видов полупогруженных растений *T. angustifolia* и *Ph. australis* отличаются большим биоразнообразием и высокими количественными показателями, особенно по сравнению с сообществами, формируемыми на открытых (без зарослей) участках, подверженных разрушительному действию ветра и волн. Однако в последнем типе биотопа возрастает роль чужеродных видов – ракообразных и моллюсков.

Фитофильная фауна макробеспозвоночных в зарослях полупогруженных растений включает следующие экологические группы: зообентос, зооперифитон, нектобентос, зоонейстон и минёров. Рассмотрение их состава и особенностей сезонной динамики в связи с колебанием уровня воды в Куйбышевском водохранилище – задачи для будущих обобщений.

Работа выполнена при финансовой поддержке WolkswagenStiftung (Федеративная Республика Германия) (проект № I/77 616 «Influence of water level fluctuation on Typha-dominated littoral communities of the Kuybyshev Water Reservoir, Tatarstan Republic, Russia»).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Боримская Э. В. Роль высших водных растений в гидроценозах / Киев. гос. ун-т. Киев, 1982. 24 с. Деп. в Гидробиол. журн. 1982, № 3989 – 82.
- Гаевская Н. С. Роль высших водных растений в питании животных пресных водоемов. М. : Наука, 1966. 202 с.
- Голубева И. Д. О роли растительности в формировании прибрежных биогеоценозов водохранилища // Вопросы формирования прибрежных биогеоценозов водохранилищ. М. : Наука, 1969. С. 9 – 25.
- Голубева И. Д., Шпак Т. Л. Продуктивность высшей водной растительности на мелководьях Куйбышевского водохранилища // Продуктивность островных и прибрежно-мелководных экосистем Куйбышевского водохранилища / Казан. фил. АН СССР. Казань, 1984. С. 5 – 21.
- Ермохин М. В. Экологическая структура маргинальных участков речных биоценозов в переходной зоне вода – суша : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Саратов, 2000. 19 с.
- Зимбалева Л. Н. Фитофильные беспозвоночные равнинных рек и водохранилищ. Киев : Наук. думка, 1981. 216 с.
- Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М. : Наука, 1975. 242 с.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д. Фауна прибрежной зоны // Ивановское водохранилище и его жизнь. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1978. С. 210 – 218.

СООБЩЕСТВА МАКРОБЕСПОЗВОНОЧНЫХ РАЗЛИЧНЫХ ТИПОВ БИОТОПОВ

Панов В. Е., Павлов А. М. Методика количественного учета водных беспозвоночных в зарослях камыша и тростника // Гидробиол. журн. 1986. Т. XXXII, № 6. С. 87 – 88.

Попченко В. И., Ломакина Л. В., Попченко И. И. Фитофильные комплексы организмов Саратовского водохранилища // Гидробиол. журн. 1981. Т. XYII, № 2. С. 25 – 30.

Харченко Т.А. Концепция экотонов в гидробиологии // Гидробиол. журн. 1991. Т. 27, № 4. С. 3 – 9.

Харченко Т. А., Ляшенко А. В. Деструкция аллохтонного органического вещества в каналах присутствия дрейссены // Гидробиол. журн. 1985. Т. 21, № 4. С. 90 – 94.

Щербина Г. Х. Сравнительный анализ структуры донных макробеспозвоночных открытого мелководья Рыбинского водохранилища // Биол. внутренних вод. 1998. № 3. С. 19 – 28.

Яковлева А.В. Фауна и экология инвазионных видов в донных сообществах верхних плесов Куйбышевского водохранилища : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Казань, 2010. 22 с.

Brönmark C. Interactions between epiphytes, macrophytes and freshwater snails: a review // J. Moll. stud. 1989. Vol. 55, № 2. P. 299 – 311.

Catalogue of Palaearctic Diptera. Vol. 2. (Psychodidae-Chironomidae) / ed. A. Soós. Budapest : Academial Klado, 1990. 499 p.

Dvorák J. An example of relationships between macrophytes, macroinvertebrates and their food resources in a shallow eutrophic lake // Hydrobiologia. 1996. Vol. 339, № 1 – 3. P. 27 – 36.

Higler L. W. G. Bottom fauna and littoral vegetation fauna in lake Maarsseveen // Aquat. Ecol. 1981. Vol. 15, № 1-2. P. 82 – 86.

Kazda M., Yakovlev V., Ivanov D., Gang N., Leffler S., Amenitskij S. The importance of *Typha* for littoral communities of the Kuibyshev Water Reservoir – overview of the project financed by the Volkswagen foundation // Экологические проблемы литорали равнинных водохранилищ : материалы Междунар. конф. Казань : Изд-во «Отечество», 2004. С. 45 – 47.

Kurashov E. A., Telesh I. V., Panov V. E., Usenko N. V., Rychkova M. A. Invertebrate communities associated with macrophytes in Lake Ladoga: effects of environmental factors // Hydrobiologia. 1996. Vol. 322, № 1 – 3. P. 49 – 55.

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

УДК 582.26/27(470.56)

АССОЦИАТИВНЫЙ СИМБИОЗ ГИДРОБИОНТОВ И ЕГО ЗНАЧЕНИЕ В ОПРЕДЕЛЕНИИ ЭКОЛОГИЧЕСКОГО СОСТОЯНИЯ ВОДОЁМОВ

О. В. Бухарин, Н. В. Немцева, Т. Н. Яценко-Степанова

*Институт клеточного и внутриклеточного симбиоза УрО РАН
Россия, 460000, Оренбург, Пионерская, 11
E-mail: nemtsevanv@rambler.ru*

Поступила в редакцию 13.11.10 г.

Ассоциативный симбиоз гидробионтов и его значение в определении экологического состояния водоёмов. – Бухарин О. В., Немцева Н. В., Яценко-Степанова Т. Н. – Исследована альгофлора лентических водоёмов Оренбургской области. Сообщество гидробионтов рассмотрено с позиций ассоциативного симбиоза, включающего макропартнера (хозяина), стабильные доминантные и минорные ассоциативные компоненты. Результатом явилось определение структурированности алгосообщества и функциональной нагрузки его симбионтов. Использование такого подхода позволило выявить группу информативных биотических параметров, которые в совокупности с абиотическими факторами оказались пригодными для оценки трофности лентических водоёмов и, как следствие, для определения экологического состояния водоёмов.

Ключевые слова: альгофлора, симбиоз, водоёмы.

Associative symbiosis of hydrobionts and its significance in evaluation of epy ecological status of reservoirs. – Bukharin O. V., Nemtseva N. V., and Yatsenko-Stepanova T. N. – The algoflora of lentic reservoirs in the Orenburg region was studied. The community of hydrobionts is considered from the positions of associative symbiosis, which includes the macropartner (the host), stable dominant and minor associative components. As a result, the structure degree of the algocommunity was determined and the functional loading of its symbionts was evaluated. The use of such an approach has allowed to revealing a group of informative biotic parameters, which, together with abiotic factors, have appeared to be suitable for assessment of the trophic properties of lentic reservoirs, and, as a consequence, for estimation of the ecological status of reservoirs.

Keywords: algoflora, symbiosis, natural reservoirs.

Следуя современной концепции, ассоциативный симбиоз рассматривается как многокомпонентная интегральная система, включающая макропартнёра (хозяина), стабильные доминантные симбионты и минорные ассоциативные микросимбионты с разнонаправленными воздействиями, определяющими формирование, стабильность существования и продуктивность симбиоза в целом (Бухарин и др., 2007).

Исходя из этого была предпринята попытка определения компонентов ассоциативного симбиоза среди гидробионтов – представителей альгофлоры. Научный поиск в данном направлении потребовал предварительного анализа структуры и видовой характеристики альгофлоры. По результатам многолетних исследований планктонных сообществ 227 водоёмов (большие и малые реки, озёра, пруды, водо-

АССОЦИАТИВНЫЙ СИМБИОЗ ГИДРОБИОНТОВ И ЕГО ЗНАЧЕНИЕ

хранилища, эфемерные водоёмы) Оренбургской области был составлен систематический список, включающий 1025 видов, разновидностей и форм водорослей, относящихся к 211 родам, 81 семейству, 34 порядкам, 15 классам и 10 отделам (Яценко-Степанова и др., 2005).

Полученные данные послужили базой для поиска компонентов ассоциативного симбиоза в водорослевом сообществе. В процессе исследований предложены способы, позволяющие определять структурированность фитопланктонного сообщества, различая макропартнёра (хозяина), а также доминантные и минорные компоненты ассоциативного симбиоза водорослей (Бухарин и др., 2010).

Для оценки стабильности структуры сообщества в целом и функциональной значимости отдельных его компонентов был использован подход поочередного исключения симбионтов в объёме отделов.

За базовый водорослевой комплекс в наших исследованиях было принято фитопланктонное сообщество водоёма озерного типа, расположенного в пойме р. Урал в его среднем течении (оз. Кресты, Оренбургская область), представленное комплексом родов микроводорослей из отделов Chlorophyta, Cyanophyta, Xanthophyta, Bacillariophyta, Chrysophyta, Euglenophyta, Dinophyta (рис. 1).

Путем корреляционного анализа с применением поочередного искусственного усечения структуры комплекса сообщества с использованием последовательного удаления его симбионтов в объёме отделов установлена основополагающая структурообразующая роль зелёных водорослей (хозяина), при отсутствии которых общая схема корреляционных связей сообщества кардинально менялась, рассыпаясь на отдельные фрагменты (рис. 2).

Была выявлена взаимозависимость представителей некоторых отделов водорослей друг от друга с «цепочкой» взаимоза-

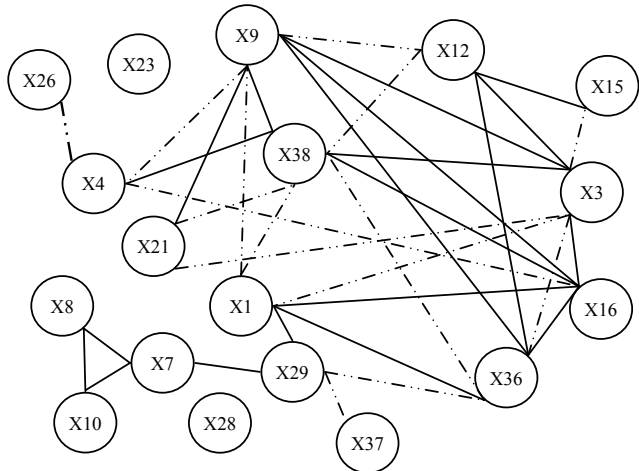


Рис. 1. Схема базового комплекса фитопланктонного сообщества оз. Кресты, включающая все отделы водорослей. Коэффициент корреляции от 0.40 до 0.59 (— · — · —), от 0.60 до 0.75 (——). **Синезелёные водоросли:** X1 – *Anabaena* Bory, X3 – *Microcystis* (Kütz.) Elenk.; **зелёные водоросли:** X4 – *Ankistrodesmus* Corda, X7 – *Crucigenia* Morr., X8 – *Dictyosphaerium* Näg., X9 – *Didymocystis* Korsch., X10 – *Kirchneriella* Schmidle, X12 – *Oocystis* A. Br., X15 – *Scenedesmus* Meyen, X16 – *Tetraedron* Kütz. ex Korsch.; **жёлтозелёные водоросли:** X21 – *Centritractus* Lemm.; **диатомовые:** X23 – *Stephanodiscus* Ehr., X36 – *Cyclotella* Kütz.; **золотистые водоросли:** X26 – *Dinobryon* Ehr.; **эвгленовые водоросли:** X28 – *Euglena* Ehr.; X29 – *Trachelomonas* Ehr.; **динофитовые водоросли:** X37 – *Peridiniopsis* Lemm., X38 – *Peridinium* Ehr.

щения» между Euglenophyta, Dinophyta, Bacillariophyta, что характеризовало их с точки зрения ассоциативного симбиоза как доминантных партнёров с определенными хелперными функциями для хозяина и демонстрировало их значение для сохранения и регуляции структуры водорослевого сообщества в целом.

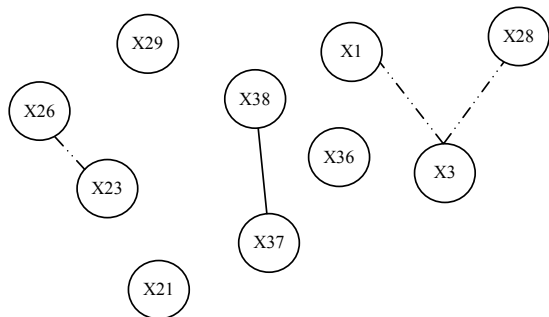


Рис. 2. Схема базового комплекса фитопланктонного сообщества оз. Кресты при искусственном усечении и исключении Chlorophyta. **Синезелёные водоросли:** X1 – *Anabaena* Bory, X3 – *Microcystis* (Kütz.) Elenk.); **жёлтозелёные водоросли:** X21 – *Centritractus* Lemm.; **диатомовые:** X23 – *Stephanodiscus* Ehr., X36 – *Cyclotella* Kütz.; **золотистые водоросли:** X26 – *Dinobryon* Ehr.; **эвгленовые водоросли:** X28 – *Euglena* Ehr.; **динофитовые водоросли:** X37 – *Peridiniopsis* Lemm., X38 – *Peridinium* Ehr. Условные обозначения см. рис. 1

экологического состояния водоёмов. Так, в эвтрофных водоёмах повышалась значимость представителей отдела Cyanophyta, тогда как в мезотрофных – Xantophyta (Яценко-Степанова, Немцева, 2009).

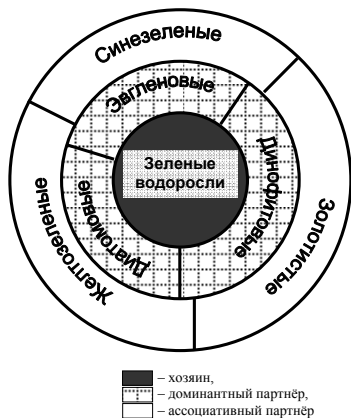


Рис. 3. Ассоциативно-симбионтные взаимоотношения сочленов фитопланктонного сообщества

В качестве «ассоциативных» компонентов симбиоза были рассмотрены представители отделов Xantophyta, Cyanophyta и др., отсутствие которых не меняло общую схему структуры фитопланктонного сообщества.

Схема структурно-функциональной организации водорослевого сообщества с позиций ассоциативного симбиоза представлена на рис. 3.

Анализ альгоценозов 9 разнотипных пойменных озёр на фоне универсальности структуры сообщества позволил выявить особенности группировок взаимозаменяемых симбионтов, определяемых их зависимостью от

Экологическая обусловленность реакции компонентов ассоциативного симбиоза нашла практическое применение в оценке уровня трофности водоёмов озёрного типа. С учетом особенностей симбиотической структуры фитопланктонного сообщества в качестве информативных биотических параметров отобраны роды водорослей, относящиеся к отделам Chlorophyta (*Scenedesmus* Meyen, *Crucigenia* Morr., *Coelastrum* Näg., *Tetraedron* Kütz. ex Korsch.) и Euglenophyta (*Trachelomonas* Ehr.), а также Cyanophyta (*Anabaena* Bory и *Aphanizomenon* Morr.). Среди абиотических факторов основными информативными параметрами оказались «Среднедекадная температура воздуха», «Количество осадков за декаду» и «Прозрачность». Выявленные информативные параметры использованы

АССОЦИАТИВНЫЙ СИМБИОЗ ГИДРОБИОНТОВ И ЕГО ЗНАЧЕНИЕ

в качестве предикторов для получения регрессионной модели диагностики трофности водоёмов. Это позволило разработать способ дифференцировки мезотрофного и эвтрофного состояния пресных непроточных водоёмов (Бухарин и др., 2008), преимуществом которого явилась минимизация количества параметров, удобство практического применения и ускоренное получение результата при определении уровня трофии водоёмов степного Приуралья. При этом был найден алгоритм определения границ уровня трофности и поиска информативных параметров, являющийся методическим ключом для построения математических моделей, пригодных для диагностики уровня трофности водоёмов для других физико-географических территорий (рис. 4).

Апробация разработанного нового метода экологического состояния лентических водоёмов Степного Приуралья выявила простоту его практического применения, возможность ускоренного получения достоверных результатов, что и послужило основанием для использования разработанного метода (см. рис. 4) в системе мониторинга эколого-гигиенического состояния водоёмов озёрного типа (Немцева и др., 2008).

Оценивая полученные материалы, можно заключить, что гидробиоценозы и, в частности, альгоценозы, являющиеся открытыми системами с эффектами самоорганиза-

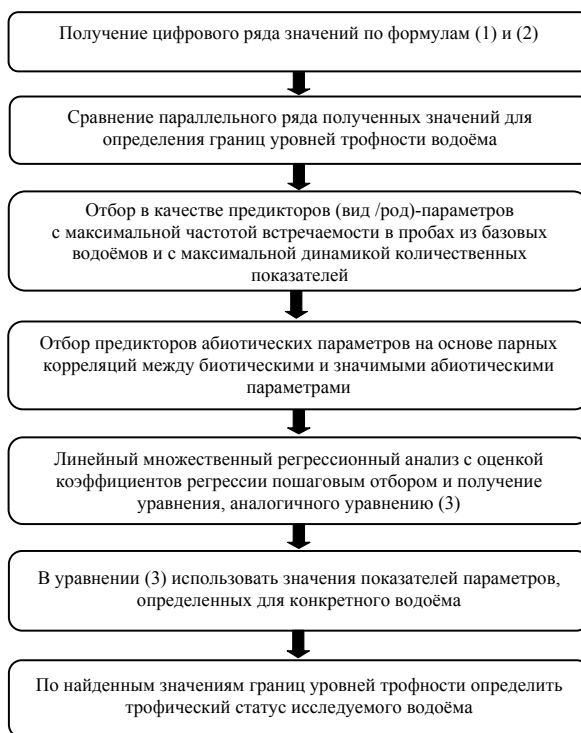


Рис. 4. Алгоритм определения границ уровня трофности водоёмов. Формула расчета вариационного ряда значений для эвтрофного озера:

$$n = (\ln \text{ОЧЭ}) - (\ln \text{ОЧМ}) + (\text{АНЭ} - \text{АНМ}), \quad (1)$$

где n – числовое значение; ОЧЭ – общая численность водорослей эвтрофного водоёма, кл./мл; ОЧМ – общая численность водорослей мезотрофного водоёма, кл./мл; АНЭ – антропогенная нагрузка на эвтрофный водоём, баллы; АНМ – антропогенная нагрузка на мезотрофный водоём, баллы.

Формула расчета вариационного ряда значений для мезотрофного водоёма:

$$n = (\ln \text{ОЧЭ}) - (\ln \text{ОЧМ}), \quad (2)$$

где n – числовое значение; ОЧЭ – общая численность водорослей эвтрофного водоёма, кл./мл; ОЧМ – общая численность водорослей мезотрофного водоёма, кл./мл.

$$Y = a + b_1 \cdot X_1 + b_2 \cdot X_2 + \dots + b_p \cdot X_p. \quad (3)$$

ции, могут быть рассмотрены с позиций ассоциативного симбиоза. В результате определена структурированность альгосообщества и функциональная нагрузка симбионтов. В конечном итоге, это позволило, выявить группу информативных биотических параметров, которые в совокупности с абиотическими факторами оказались пригодными для оценки трофности лентических водоёмов и их экологического состояния.

Работа выполнена при финансовой поддержке Программы Президиума РАН «Биологическое разнообразие» (проект № 12-П-4-1039).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бухарин О. В., Лобакова Е. С., Немцева Н. В., Черкасов С. В. Ассоциативный симбиоз. Екатеринбург : УрО РАН, 2007. 264 с.

Бухарин О. В., Немцева Н. В., Яценко-Степанова Т. Н. Оценка взаимоотношений симбионтов фитопланктонового сообщества // *Экология*. 2010. № 1. С. 17 – 21.

Бухарин О. В., Яценко-Степанова Т. Н., Немцева Н. В. Новый метод оценки трофического статуса лентических водоемов // *Изв. Самар. науч. центра РАН*. 2008. Т. 10. № 5/1. С. 228 – 232.

Немцева Н. В., Яценко-Степанова Т. Н., Бухарин О. В. Определение уровня трофии водоемов озерного типа // *Журн. микробиологии, эпидемиологии и иммунобиологии*. 2008. № 4. С. 100 – 102.

Яценко-Степанова Т. Н., Немцева Н. В. Структурная организация фитопланктонного сообщества водоемов с позиций концепции ассоциативного симбиоза // *Вестн. Оренб. гос. ун-та*. 2009. № 12. С. 72 – 77.

Яценко-Степанова Т. Н., Немцева Н. В., Шабанов С. В. Альгофлора Оренбуржья. Екатеринбург : УрО РАН, 2005. 202 с.