



СОДЕРЖАНИЕ

Баженов Ю. А., Караман Н. К., Шепелев А. А., Осипова О. В., Котенкова Е. В. Ольфакторное сигнальное поле синантропных домовых мышей как фактор, оказывающий влияние на формирование видового состава населения грызунов в постройках	239
Владимирова Э. Д. Экологические связи горностая (<i>Mustela erminea</i>) в Рождественской пойме р. Волги	249
Комулайнен С. Ф., Круглова А. Н., Барышев И. А. Структура сообществ водных организмов притоков Выгозерского водохранилища	261
Опаев А. С. Поведение и вокализация клинохвостого сорокопута (<i>Lanius sphenocercus</i> Cabanis, 1873) на ранних стадиях гнездового цикла	271
Опарин М. Л., Опарина О. С., Мамаев А. Б., Рубан О. А. Структура населения наземногнездящихся птиц саратовского Заволжья и её внутривековая и межгодовая динамика	280
Подольский С. А. Методический подход к оценке значимости природных и антропогенных факторов динамики численности копытных на примере зоны влияния Зейского водохранилища	291
Пожидаева Н. В. Особенности формирования фауны мелких млекопитающих северного побережья Рыбинского водохранилища (на примере Дарвинского заповедника)	304
Рахчеева М. В. Особенности кормового поведения ополовников в послегнездовой период в Чувашской республике	316
Розенцвет О. А., Нестеров В. Н., Богданова Е. С., Лысенко Т. М. Особенности состава липидов двух видов рода <i>Suaeda</i> Scop. в условиях Приэльтона	325
Трофимов И. А., Трофимова Л. С., Яковлева Е. П. Агроландшафты Центрального Черноземья	336

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

Алексеев Ю. Г. Пауки как индикаторы основных типов Засызранских степей	346
Ахмадуллин Р. Ш., Зайцев Г. А. Особенности строения корневых систем ивы белой (<i>Salix alba</i> L.) в условиях Уфимского промышленного центра ...	354



CONTENTS

Bazhenov Yu. A., Caraman N. K., Shepelev A. A., Osipova O. V., and Kottenkova E. V. Olfactory environment of commensal house mice as a factor that affects the formation of the species composition of the population of rodents in buildings	239
Vladimirova E. J. Ecological relations of ermine (<i>Mustela erminea</i>) in the Rozhdestvenskaya Volga flood-lands	249
Komulaynen S. F., Kruglova A. N., and Baryshev I. A. Aquatic organism community structure in the Vygozero Reservoir inflows	261
Opaev A. S. Behaviour and vocalization of the Chinese Gray Shrike (<i>Lanius sphenocercus</i> Cabanis, 1873) at the beginning of its breeding cycle	271
Oparin M. L., Oparin O. S., Mamayev A. B., and Ruban O. A. Population structure of ground-nesting birds in the Saratov Trans-Volga region and its intra-century and interannual dynamics	280
Podol'sky S. A. Methodical approach to evaluating the significance of natural and anthropogenic factors of the abundance dynamics of ungulates within the impact zone of the Zeya reservoir	291
Pozhidaeva N. V. Features of the development of small mammalian fauna in the northern shore of the Rybinskoye reservoir (with the Darvinsky reserve as an example)	304
Rakhcheeva M. V. Features of the feeding behavior of long-tailed tits in the post-nesting period in the Chuvash Republic	316
Rozentsvet O. A., Nesterov V. N., Bogdanova E. S., and Lysenko T. M. Features of the halophytic lipid composition in the conditions of Lake Elton	325
Trofimov I. A., Trofimova L. S., and Iakovleva E. P. Agrolandscapes of the Central Chernozem region	336

SHORT COMMUNICATIONS

Alekseenko Yu. G. Spiders as indicators of basic types of the Trans-Syzran steppes	346
Akhmadullin R. Sh. and Zaitsev G. A. Structural peculiarities of the root systems of white willow (<i>Salix alba</i> L.) under the conditions of the Ufa industrial centre	354

УДК 569.323.4:591.5

**ОЛЬФАКТОРНОЕ СИГНАЛЬНОЕ ПОЛЕ
СИНАНТРОПНЫХ ДОМОВЫХ МЫШЕЙ КАК ФАКТОР,
ОКАЗЫВАЮЩИЙ ВЛИЯНИЕ НА ФОРМИРОВАНИЕ
ВИДОВОГО СОСТАВА НАСЕЛЕНИЯ ГРЫЗУНОВ В ПОСТРОЙКАХ**

**Ю. А. Баженов¹, Н. К. Караман², А. А. Шепелев³,
О. В. Осипова⁴, Е. В. Котенкова⁴**

¹ Государственный природный биосферный заповедник «Даурский»
Россия, 674480, Забайкальский край, с. Нижний Цасучей, Комсомольская, 76

² Институт зоологии АН Молдовы

Республика Молдова, MD 2028, Кишинёв, Академическая, 1

³ Государственный природный заповедник «Приволжская лесостепь»
Россия, 440031, Пенза, Окружная, 12А

⁴ Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН
Россия, 119071, Москва, Ленинский просп., 33

E-mail: evkotenkova@yandex.ru

Поступила в редакцию 04.02.13 г.

Ольфакторное сигнальное поле синантропных домовых мышей как фактор, оказывающий влияние на формирование видового состава населения грызунов в постройках. – Баженов Ю. А., Караман Н. К., Шепелев А. А., Осипова О. В., Котенкова Е. В. – Исследование реакции экзотропного вида *Myodes glareolus* и факультативно синантропного *Microtus levis* в Y-образном лабиринте на запах мочи синантропного вида *Mus musculus* показало инстинктивное избегание полёвками запаха мышей. Мыши, напротив, дольше находились в отсеке с запахом полёвок. Избегание полёвками запаха синантропных мышей проявлялось сильнее, чем избегание других незнакомых запахов – мочи кролика и экзотропной курганчиковой мыши (*Mus spicilegus*). Предполагается, что резкий запах синантропных мышей является адаптацией, направленной на удержание и защиту от других видов грызунов особой экологической ниши – человеческих построек.

Ключевые слова: *Mus musculus*, *Myodes glareolus*, *Microtus levis*, ольфакторные сигналы, конкуренция, синантропные виды.

Olfactory environment of commensal house mice as a factor that affects the formation of the species composition of the population of rodents in buildings. – Bazhenov Yu. A., Caraman N. K., Shepelev A. A., Osipova O. V., and Kotenkova E. V. – It was demonstrated that in Y-maze individuals of outdoor species *Myodes glareolus* and facultative synanthropic species *Microtus levis* avoided the urine odor of commensal *Mus musculus*. On the contrary mice stayed longer in the maze compartment with the odor of voles. The level of avoidance of commensal mice odor was higher than the other strange odors (urine of rabbit or outdoor mouse *Mus spicilegus*). It is assumed that the sharp smell of commensal mice is an adaptation designed to hold and protect against other species of rodents a particular ecological niche – the human buildings.

Key words: *Mus musculus*, *Myodes glareolus*, *Microtus levis*, olfactory cues, competition, species.

ВВЕДЕНИЕ

Рядом исследований показано, что в природе межвидовые взаимоотношения грызунов, в том числе конкуренция, могут оказывать влияние на формирование ви-

дового состава населения и характер распределения видов в определенном местообитании, причем при определенных условиях наиболее конкурентоспособный вид может вытеснять менее конкурентоспособный (Гаузе, 1935, 2002). Некоторые механизмы конкуренции и, в частности, роль поведения в межвидовых взаимоотношениях в настоящее время исследованы недостаточно.

Надвидовой комплекс *Mus musculus* sensu lato включает в себя две дивергентные группы: синантропных (*Mus musculus* L., 1758; *M. domesticus* Schwarz et Schwarz, 1943; *M. castaneus* Waterhouse, 1842) и экзoантропных (*M. spicilegus* Petenyi, 1882; *M. macedonicus* Petrov et Ruzic, 1983; *M. spretus* Lataste, 1883) видов (Boursot et al., 1993). В отличие от экзoантропных, синантропные виды домашних мышей обладают уникальным сочетанием морфологических, эколого-физиологических и этологических адаптаций, в совокупности обеспечивающих их успешное обитание рядом с человеком, в том числе и в современных мегаполисах (Котенкова, Мунтяну, 2007). Не встречающееся у других видов сочетание адаптивных особенностей превратило этих животных в самые «инвазийные» виды мировой фауны, широко расселившиеся по всему земному шару вместе с людьми. Большой научный интерес представляет вопрос: чем обусловлен такой успех домашних мышей как «настоящих синантропов» по сравнению с другими видами грызунов? Как отмечает В. В. Кучерук (1988), более 20 видов грызунов, обитающих в населенных пунктах на территории бывшего СССР, в той или иной степени склонны к синантропии. Однако домашние мыши препятствуют проникновению других видов грызунов на занятую ими территорию (Краснов, Хохлова, 1988; Краснов и др., 1990; Sjerpe, 1967). Есть данные, что при отсутствии домашних мышей человеческие строения активно заселяются различными видами грызунов (Рыльников, 1977; Кузиков и др., 1979), но при наличии оседлых группировок представителей этого вида лесные мыши (*Apodemus uralensis* Pallas, 1811) и рыжие полёвки (*Myodes glareolus* Schreber, 1780) лишь эпизодически встречаются в строениях (Краснов, Хохлова, 1988, 1989). Для изучения механизмов вытеснения домашними мышами других видов грызунов проводили парные ссаживания домашних мышей с лесными мышами и рыжими полёвками в разных сочетаниях. Оказалось, что на освоенной территории самцы домашних мышей проявляли агрессивное поведение по отношению к самцам и самкам рыжих полёвок, т. е. они способны изгонять их со своей территории (Краснов, Хохлова, 1988). На нейтральной и освоенной полёвками территории резкого проявления агрессии со стороны домашних мышей не отмечено, тем не менее, полёвки избегали контактов с домашними мышами. Таким образом, механизмом, препятствующим заселению построек экзoантропными видами грызунов, может служить прямая агрессия со стороны домашних мышей (Краснов, Хохлова, 1988). Этот вывод был подтвержден и наблюдениями за стабильными группировками домашних мышей, обитающими в помещении площадью 20 м². Все представители своего и других видов (лесные мыши, рыжие полёвки, джунгарские хомячки – *Phodopus sungorus* Pallas, 1773; полёвки-экономки – *Microtus oeconomus* Pallas, 1776) погибали в течение нескольких суток после подсаживания на территорию, занятую стабильной группировкой домашних мышей, в результате агрессии со стороны резидентов. Максимальную агрессивность проявлял доминантный самец. Погибали

также все самостоятельно проникшие на территорию домовых мышей мелкие грызуны. Эти данные подтверждены и прямыми наблюдениями в естественных условиях. Так, А. Г. Банников (1954) пишет, что в домах г. Улан-Батор неоднократно наблюдал нападения домовых мышей в домах на более крупных барабинских хомячков (*Cricetulus barabensis* Pallas, 1773), которые всегда оказывались побежденными. Таким образом, наличие в строении стабильной группировки домовых мышей служит надежной гарантией от проникновения в него других видов грызунов (Краснов и др., 1990). Сходные данные известны и для другого синантропного вида *M. domesticus*. В Британской Колумбии было показано, что численность в постройках этого вида и численность оленьего хомячка (*Peromyscus maniculatus* Wagner, 1845) связаны обратной зависимостью (Sheppe, 1967).

Синантропные виды домовых мышей в отличие от экзотропных обладают резким запахом, который в результате концентрации в закрытых помещениях сразу ощущается людьми, сигнализируя о наличии представителей этого вида. С позиций концепции сигнального поля, разработанной Н. П. Наумовым (1971, 1973, 1977), в помещениях формируется ольфакторное сигнальное поле, которое обеспечивает «направленную передачу информации» между особями в популяции и между популяциями в биоценозе, создавая структуру и повышая устойчивость надорганизменных систем, при этом «имеет разное информационное содержание даже для рядом живущих видов». Люди оценивают запах домовых мышей как «неприятный», в то время как запах экзотропного вида *M. spicilegus* испытываемые характеризуют как «неприятный, но мягкий», «нейтральный», а в ряде случаев «приятный» или «ароматный» (Котенкова и др., 2012). Сильный запах выдает присутствие мышей не только людям, но и хищникам, и по этой причине эволюционно не выгоден. В то же время это означает, что признак не является нейтральным и, скорее всего, должен быть полезен его носителям по другой причине. Высказывалось предположение, что наличие резкого запаха могло закрепиться в ходе эволюции как способ подавления размножения других видов грызунов (Котенкова, 2006). В экспериментальных условиях было показано, что фертильность впервые спарившихся с самцами самок восточноевропейской полёвки (*Microtus levis* Miller, 1908) – вида, склонного к факультативной синантропии, снижается при экспозиции запаха синантропных видов домовых мышей (Котенкова, 2006; Котенкова, Осадчук, 2009).

Целью работы была проверка предположения о значимости резкого запаха мочи синантропных домовых мышей как одной из адаптаций, направленных на удержание и защиту от других видов грызунов созданной человеком особой экологической ниши – построк. Задачи исследований состояли в сравнительном изучении реакции гемисинантропного (восточноевропейская полёвка) и экзотропного (рыжая полёвка) видов на запах синантропного вида – домовой мыши (*M. musculus*); реакции представителей этого синантропного вида на запах гемисинантропного – восточноевропейской полёвки.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проведены на научно-экспериментальной базе «Черноголовка» Института проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН. Используются

животные лабораторного разведения: ранее не размножавшиеся восточноевропейские и рыжие полёвки, синантропные домовые мыши (*M. musculus*). Особи каждого из видов содержались в изолированных помещениях в отсутствие представителей других видов и их запахов. Число экспериментальных зверьков, предъявляемые запахи, число проведенных экспериментов указаны в табл. 1, 2. Рыжие полёвки использовались в эксперименте по одному разу. Одни и те же особи восточноевропейской полёвки использовались в разных сериях экспериментов, но только по одному разу в каждой серии.

Опыты проводили в У-образном лабиринте, который был изготовлен из оргстекла и состоял из камеры и двух рукавов. Рукава и стартовый отсек камеры имели съемные крышки. Стартовый отсек был отделен перегородкой. Для более комфортного пребывания животных в лабиринте дно посыпали очень тонким слоем чистых сухих опилок. За сутки до эксперимента каждое животное помещали в пустой лабиринт на 2 ч для привыкания. Перед началом опыта в один рукав на пол и опилки наносили 0.5 – 0.6 мл мочи вида-донора, а в другой контрольный – 0.5 – 0.6 мл воды, либо мочи другого вида-донора. Предъявление запахов в рукавах лабиринта чередовали случайно. Затем животное-реципиента помещали в стартовый отсек лабиринта, где зверек находился в течение 5 мин. После этого открывали перегородку, выпуская его в основную камеру. С этого момента начинался непосредственно эксперимент, длившийся 20 мин. Эксперименты проводили в часы активности животных (для полёвок – утром с 9 до 12 ч; для мышей – вечером с 23 до 2 ч).

Мочу для экспериментов собирали в чашки Петри при взятии животных-доноров в руки или при высаживании их в специальные клетки из сетки (12×6×6 мм), под которые ставили чашки Петри. Мочу от пяти животных (2 самцов и 3 самок) сливали в одну пробирку, имитируя запах семейной группы. Свежесобранную мочу замораживали, а размораживали лишь перед началом эксперимента. В качестве доноров использовано 12 самцов и 8 самок *M. musculus*, 5 самцов и 6 самок *M. spicilegus*, 1 самец *Oryctolagus cuniculus* L., 1758 (в этом случае в лабиринте предъявляли мочу от одного животного).

Все эксперименты записывались на цифровую видеокамеру в отсутствие экспериментатора. Результаты экспериментов обработаны с помощью компьютерных программ «The Observer VideoPro» и «AVSVideoConverter». Регистрировали время, проведенное зверьком в каждом из рукавов камеры, а также число заходов в рукава. Полученные результаты были обработаны с помощью программы «StatSoftStatistica» с использованием непараметрического критерия Вилкоксона для сопряженных пар отдельно за 10 и 20 мин опыта. Такая обработка была связана с особенностями поведения животных. Дело в том, что одни особи наиболее активно реагировали на запахи и перемещались по лабиринту в течение первых 10 мин опыта, после чего выбирали какое-то укромное место, например, стартовую камеру, и сидели в ней. Другие особи могли оставаться в стартовой камере в течение первых 7 – 10 мин опыта и были наиболее активны в течение следующих 10 мин.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты экспериментов приведены в табл. 1, 2. В таблицы включены результаты лишь тех опытов, в которых животные заходили в оба рукава лабиринта за 20 (см. табл. 1) и 10 мин (см. табл. 2) эксперимента соответственно. Во всех случаях без исключения наблюдалось значительно более длительное общее время пребывания (и соответственно среднее) восточноевропейских и рыжих полёвок в рукаве лабиринта без запаха мышей. Однако достоверные различия во времени их нахождения в рукавах лабиринта за 20 мин опыта получены только в случае объединения данных для самцов и самок, а для рыжих полёвок – и за первые 10 мин опыта.

Таблица 1

Реакция грызунов на запахи других видов за 20 мин эксперимента в лабиринте

Реципиенты запаха	Число опытов	Предъявляемые запахи в рукавах лабиринта	Время нахождения в рукаве лабиринта с запахом (общее/среднее), с	Достоверность различий по критерию Вилкоксона для сопряженных пар
<i>Microtus levis</i> ♀♀(n = 16) + ♂♂ (n = 7)	23	<i>Mus musculus</i> Без запаха	5049 (220±61) 10013 (435±44)	T=56.00; Z=2.49; P=0.013*
<i>Microtus levis</i> ♀♀ (n = 8) + ♂♂ (n = 5)	13	<i>Mus spicilegus</i> Без запаха	3834 (295±112) 10852 (835±171)	T=14.00; Z=2.20; P=0.03*
<i>Microtus levis</i> ♂♂	6	<i>Mus musculus</i> <i>Mus spicilegus</i>	451 (75±12) 3262 (544±157)	T=0.00; Z=2.20; P=0.03*
<i>Microtus levis</i> ♀♀	8	То же	2447 (306±104) 5005 (626±138)	T=9.00; Z=1.26; P=0.21
<i>Microtus levis</i> ♀♀+♂♂	14	«	2898 (207±65) 8267 (591±97)	T=16.00; Z=2.29; P=0.02*
<i>Myodes glareolus</i> ♂♂	15	<i>Mus musculus</i> Без запаха	2640 (176±57) 6693 (446±105)	T=29.00; Z=1.76; P=0.08
<i>Myodes glareolus</i> ♀♀	23	То же	4077 (177±34) 5463 (238±38)	T=85.00; Z=1.35; P=0.18
<i>Myodes glareolus</i> ♀♀+♂♂	38	«	6717 (177±29) 12156 (320±49)	T=201.00; Z=2.27; P=0.02*
<i>Mus musculus</i> ♂♂	11	<i>Microtus levis</i> Без запаха	3610 (328±77) 1886 (171±33)	T=16.00; Z=1.51; P=0.13
<i>Mus musculus</i> ♀♀	8	То же	2478 (310±64) 1825 (228±40)	T=12.00; Z=0.84; P=0.40
<i>Mus musculus</i> ♀♀+♂♂	19	«	6088 (320±51) 3711 (195±26)	T=51.00; Z=1.77; P=0.08

* Различия статистически достоверны.

Аналогичные результаты получены для восточноевропейских полёвок по отношению к запаху экзoантропоного вида – курганчиковой мыши (в опытах с водой в качестве контроля). В то же время полёвки этого вида в большей степени избегали запах именно синантропных мышей по сравнению с экзoантропными, что проявилось при одновременном предъявлении двух запахов в разных рукавах лабиринта. При этом за 20 мин опыта достоверные результаты получены при объединении данных для самцов и самок, а за первые 10 мин опыта данные достоверны как для самцов, так и самок, а также при объединении данных. Сходным образом

рыжие полёвки предпочитали дольше находиться в рукаве лабиринта с мочой кролика, чем с мочой синантропных мышей. При этом достоверные различия получены за 20 мин опыта при объединении данных для самцов и самок, а за 10 мин – только для самцов.

Таблица 2

Реакция грызунов на запахи других видов за первые 10 мин эксперимента в лабиринте

Реципиенты запаха	Число опытов	Предъявляемые запахи в рукавах лабиринта	Время нахождения в рукаве лабиринта с запахом (общее/среднее), с	Достоверность различий по критерию Вилкоксона для сопряженных пар
<i>Microtus levis</i> ♀♀(n = 17) + ♂♂ (n = 7)	24	<i>Mus musculus</i> Без запаха	3581 (149±22) 4776 (199±27)	T=80.00; Z=0.93; P=0.35
<i>Microtus levis</i> ♀♀(n = 16) + ♂♂ (n = 7)	13	<i>Mus spicilegus</i> Без запаха	2043 (157±46) 3297 (254±51)	T=31.00; Z=1.01; P=0.31
<i>Microtus levis</i> ♂♂	6	<i>Mus musculus</i> <i>Mus spicilegus</i>	323 (54±9) 1472 (245±47)	T=0.00; Z=2.20; P=0.03*
<i>Microtus levis</i> ♀♀	8	То же	668 (84±22) 2804 (351±58)	T=1.00; Z=2.38; P=0.02*
<i>Microtus levis</i> ♀♀+♂♂	14	«	991 (71±13) 4276 (305±39)	T=1.00; Z=3.11; P=0.002*
<i>Myodes glareolus</i> ♂♂	11	<i>Mus musculus</i> Без запаха	2582 (235±59) 1078 (98±33)	T=9.00; Z=2.13; P=0.03*
<i>Myodes glareolus</i> ♀♀	13	То же	855 (66±16) 1560 (120±26)	T=23.00; Z=1.57; P=0.12
<i>Myodes glareolus</i> ♀♀+♂♂	24	«	1933 (81±17) 4142 (173±31)	T=12.00; Z=2.34; P=0.02*
<i>Myodes glareolus</i> ♂♂	9	<i>Mus musculus</i> <i>Oryctolagus cuniculus</i>	770 (86±25) 2050 (228±47)	T=3.00; Z=2.31; P=0.02*
<i>Myodes glareolus</i> ♀♀	9	То же	669 (74±34) 1158 (129±40)	T=9.00; Z=1.60; P=0.11
<i>Myodes glareolus</i> ♀♀+♂♂	18	«	1439 (80±21) 3208 (178±32)	T=18.50; Z=1.89; P=0.06
<i>Mus musculus</i> ♂♂	11	<i>Microtus levis</i> Без запаха	1410 (128±36) 1176 (107±23)	T=27.50; Z=0.49; P=0.62
<i>Mus musculus</i> ♀♀	8	То же	1156 (145±31) 862 (108±13)	T=12.00; Z=0.84; P=0.40
<i>Mus musculus</i> ♀♀+♂♂	19	«	2566 (135±24) 2038 (107±14)	T=69.50; Z=1.03; P=0.30

* Различия статистически достоверны.

Следует отметить, что в ряде вариантов предъявления запахов самцы рыжей полёвки в большей степени, чем самки, проявляли избегание. Так, в первые 10 мин опыта достоверное избегание мочи синантропных видов мышей по сравнению с водой, а также и мочой кролика, проявилось у самцов, но не у самок этого вида. Мы не приводим данные о числе заходов животных в рукава, так как по этому показателю статистически достоверных различий выявлено не было.

В эксперименте с предъявлением запаха восточноевропейской полевки домовым мышам (см. табл. 1, 2) статистически достоверных различий во времени нахождения в рукавах лабиринта с запахом и без запаха не обнаружено. В целом же

наблюдается в среднем более длительное нахождение мышей в рукаве с запахом полёвок (как самок, так и самцов; как за 10, так и за 20 минут). То есть поведение мышей впервые столкнувшихся с запахом незнакомого ранее вида грызунов отличается от поведения восточноевропейской и рыжей полёвок в аналогичной ситуации.

Таким образом, для представителей гемисинантропного вида грызунов, восточноевропейской полёвки, оказались репеллентными как запах синантропных, так и экзоантропных курганчиковых мышей. По-видимому, это связано с избеганием ими любого нового запаха, но степень выраженности этой реакции в ответ на запах синантропных домовых мышей проявлялась гораздо сильнее. Представители экзоантропного вида – рыжей полёвки – также избегали запах синантропных домовых мышей.

Поскольку синантропные виды домовых мышей вытесняют другие виды грызунов из строений в результате проявляемой агрессии (Котенкова, Мальцев, 2010), резкий запах первых может оказаться своего рода предупреждающим. Сам по себе резкий мышинный запах не является препятствием для вселения других видов в занятые представителями *M. musculus* постройки, но подкрепленный физическим воздействием может быть своего рода предостерегающим, или апосематическим запахом.

По-видимому, конкурент домовых мышей может запомнить этот ольфакторный сигнал в его связи с донором и в дальнейшем избегать как самих мышей, так и их запах. Избегание уменьшает риск встречи представителей других видов мелких грызунов с синантропными домовыми мышами в постройках человека, которая может привести даже к гибели первых (Краснов, Хохлова, 1988; Краснов и др., 1990). Для мышей следствием попыток вселения представителей других видов грызунов на занятую ими территорию могут быть лишние энергозатраты на их вытеснение, а, вероятно, в некоторых случаях и физические ранения. Наши данные также показывают, что избегание предостерегающего запаха синантропных мышей является врожденным.

Таким образом, нами показано, что гемисинантропный (восточноевропейская полёвка) и экзоантропный (рыжая полёвка) вид избегают запах синантропных домовых мышей в большей степени, чем запах экзоантропной курганчиковой мыши или кролика.

Мы предполагаем, что резкий запах мочи синантропных домовых мышей является адаптацией, направленной на удержание и защиту от других видов грызунов созданной человеком особой экологической ниши – построек, являясь предупреждающим (апосематическим) запахом по отношению к конкурентам.

Химический анализ показал существенные различия в составе мочи домовых и курганчиковых мышей, причем резкий запах мочи синантропных видов определяется в значительной степени наличием серосодержащих соединений (Mucignat-Caretta et al., 2010). Моча курганчиковой мыши (*M. spicilegus*) содержит уникальный компонент кумарин, который, по мнению исследователей, может служить метаболическим маркером данного вида, а ряд неприятно пахнущих серосодержащих компонентов в их моче отсутствуют, либо содержатся в очень низких концентрациях (Soini et al., 2009). Помимо легколетучих серосодержащих соединений в моче мышей содержится более 30 малолетучих сульфат стероидов, которые мо-

гут выполнять феромональные функции (Nodari et al., 2008). В связи с этим можно провести аналогию с влиянием запаха хищников на поведение и размножение грызунов. В условиях лаборатории показано, что у целого ряда видов млекопитающих запах хищника вызывает врожденную реакцию страха, что позволяет использовать синтетические аналоги компонентов выделений плотоядных в практических целях как репелленты (Lindgren et al., 1995). Запах хищников оказывает подавляющее влияние на размножение грызунов за счет снижения числа детенышей в помете, сдвига соотношения полов в сторону самцов, нарушения эструсовых циклов и материнского поведения (Voznessenskaya et al., 1994, 2004, 2005). Примечательно то, что экспозиция беременным самкам домашних кошек феромона и его производного меркаптана достоверно снижает размер выводка и изменяет соотношение полов в них в пользу самцов (Клинов и др., 2012). Таким образом, можно предположить, что именно серосодержащие компоненты мочи синантропных видов домашних мышей могут вызывать реакцию избегания и оказывать влияние на размножение других видов грызунов. Безусловно, это предположение нуждается в дополнительной экспериментальной проверке.

Возвращаясь к проблеме межвидовых взаимоотношений, следует отметить, что на основании анализа целого ряда данных высказано предположение, согласно которому представители синантропных видов домашних мышей доминируют при прямых контактах с представителями других склонных к синантропии видов именно в постройках человека, препятствуя их заселению этими видами (Котенкова, Мальцев, 2010). В наших опытах представители *M. musculus* не проявляли избегания запаха восточноевропейских полёвок, несмотря на то, что, как показывают наблюдения, проведенные в вольерах и на островах, в открытых местообитаниях, домовые мыши практически всегда уступают другим видам грызунов и оказываются менее конкурентоспособными. Дело в том, что в этих условиях конкурентные отношения определяются не столько поведенческими взаимодействиями, сколько иными причинами (успешностью конкуренции за корм, отношением к погодным условиям, способностью рыть норы и т.п.) (см. обзор – Котенкова, Мальцев, 2010). Вероятно, в открытых местообитаниях запахи не могут быть настолько концентрированными, как в закрытых помещениях, и вряд ли могут оказывать существенное влияние на размножение других видов.

Таким образом, можно предположить, что создаваемое семьей домашних мышей ольфакторное сигнальное поле может до определенной степени препятствовать заселению строений другими видами грызунов. В настоящее время достаточно сложно оценить степень его воздействия на разные виды, что может быть предметом дальнейшего изучения.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 11-04-90815 моб_ст, 12-04-90819 мол_рф_нр).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Банников А. Г. Млекопитающие Монгольской народной республики. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1954. 669 с.

ОЛЬФАКТОРНОЕ СИГНАЛЬНОЕ ПОЛЕ СИНАНТРОПНЫХ ДОМОВЫХ МЫШЕЙ

Гаузе Г. Ф. Исследования над борьбой за существование в смешанных популяциях // Зоол. журн. 1935. Т. 14, № 2. С. 243 – 270.

Гаузе Г. Ф. Борьба за существование / Ин-т компьютерных исследований. Ижевск, 2002. 160 с.

Клинов А. Б., Маланинъина Т. В., Вознесенская В. В. Влияние феромона кошачьих и его предшественника L-фелинина на репродукцию домовых мышей : этологические и физиологические механизмы // Актуальные проблемы экологии и эволюции в исследованиях молодых ученых : тез. докл. 5-й конф. молодых ученых. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2012. С. 25.

Котенкова Е. В. Влияние запаха синантропных домовых мышей на размножение восточноевропейской полевки *Microtus rossiaemeridionalis* // Популяционная экология животных : материалы Междунар. конф. «Проблемы популяционной экологии животных» / под ред. Н. С. Московитиной, М. П. Мошкина, Л. П. Агулова, В. Н. Куранова, Н. Г. Сучкова, Н. П. Большакова. Томск : Изд-во Томск. гос. ун-та, 2006. С. 304 – 305.

Котенкова Е. В., Мальцев А. Н. Межвидовые отношения домовых мышей и их роль в эволюции надвидового комплекса *Mus musculus sensu lato* // Успехи соврем. биол. 2010. Т. 130, № 3. С. 306 – 318.

Котенкова Е. В., Мунтяну А. И. Феномен синантропии : адаптации и становление синантропного образа жизни в процессе эволюции домовых мышей надвидового комплекса *Mus musculus s.l.* // Успехи соврем. биол. 2007. Т. 127, № 5. С. 525 – 539.

Котенкова Е. В., Осадчук Л. В. Влияние запаха синантропных домовых мышей на размножение восточноевропейской полевки *Microtus rossiaemeridionalis* // Докл. РАН. 2009. Т. 426, № 2. С. 283 – 285.

Котенкова Е. В., Стахеев В. В., Мальцев А. Н. Дивергенция обонятельных сигналов подвидов домовой мыши *Mus musculus* // V Всерос. конф. по поведению животных : сб. тез. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2012. С. 100.

Краснов Б. Р., Смирин Ю. М., Шилова С. А. Домовая мышь как фактор, препятствующий заселению строений другими видами грызунов // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1990. Т. 95, № 5. С. 30 – 37.

Краснов Б. Р., Хохлова И. С. Взаимоотношения синантропных и диких грызунов в сельских населенных пунктах и последствия мероприятий по контролю численности // Зоол. журн. 1988. Т. 67, № 4. С. 600 – 609.

Краснов Б. Р., Хохлова И. С. Лабильность пространственно-этологической структуры группировок домовой мыши как стратегия адаптации к условиям внешней среды // Домовая мышь / под ред. В. Е. Соколова, Е. В. Котенковой, Б. Р. Краснова, Н. Н. Мешковой / Ин-т эволюционной морфологии и экологии животных АН СССР. М., 1989. С. 223 – 235.

Кузиков И. В., Ковалевский Ю. В., Липаев В. М., Чипанин В. И., Митейко В. Ф., Волков В. И., Долгих А. М., Беляева Н. С. Мелкие млекопитающие Амуро-Буреинского участка БАМа // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1979. Т. 84, № 2. С. 3 – 14.

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

Наумов Н. П. Уровни организации живой материи и популяционная биология // Журн. общ. биологии. 1971. Т. 32, № 6. С. 651 – 666.

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

Наумов Н. П. Биологические (сигнальные) поля и их значение в жизни млекопитающих // Успехи современной териологии / под ред. В. Е. Соколова. М. : Наука, 1977. С. 93 – 110.

Рыльников В. А. Возможность синантропизации красной полевки в местах первичного освоения тайги // Проблемы дезинфекции и стерилизации : материалы симп. : в 2 ч. М. : Минздрав СССР, 1977. Ч. 2. С. 94.

Boursot P., Auffray J.-C., Britton-Davidian J., Bonhomme F. The evolution of house mice // *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 1993. Vol. 24. P. 119 – 152.

Lindgren P. M. F., Sullivan T. P., Crump D. R. Review of synthetic predator odor semiochemicals as repellents for wildlife management in the Pacific Northwest // *National Wildlife Research Center Repellents Conference / Univ. of Nebraska. Lincoln, 1995. P. 217 – 320.*

Mucignat-Caretta C., Redaelli M., Orsetti A., Perriat-Sanguinet M., Zagotto G., Ganem G. Urinary volatile molecules vary in males of the two European subspecies of the house mouse and their hybrids // *Chem. Senses.* 2010. Vol. 35, № 8. P. 647 – 654.

Nodari F., Hsu F-F., Fu X., Holekamp T. F., Kao L-F., Turk J., Holy T. E. Sulfated steroids as natural ligands of mouse pheromone-sensing neurons // *J. Neurosci.* 2008. Vol. 28, № 25. P. 6407 – 6418.

Sheppe W. Habitat restriction by competitive exclusion in the mice *Peromyscus* and *Mus* // *Can. Field. Natur.* 1967. Vol. 81, № 2. P. 81 – 98.

Soini H. A., Wiesler D., Koyama S., Féron C., Baudoin C., Novotny M. V. Comparison of urinary scents of two related mouse species : *Mus spicilegus* and *Mus domesticus* // *J. Chem. Ecol.* 2009. Vol. 35, № 5. P. 580 – 589.

Voznessenskaya V. V., Wysocki C. J., Zinkevich E. P. Regulation of the rat estrous cycle by predator odors : role of vomeronasal organ // *Chemical Signals in Vertebrates 6 / eds. R. L. Doty, D. Muller-Schwarze. New York : Plenum Press, 1994. P. 281 – 284.*

Voznessenskaya V. V., Naidenko S. V., Feoktistova N. Yu., Krivomazov G. J., Miller L. A., Clark L. Predator odours as reproductive inhibitors for Norway rats // *Rats, Mice and People : Rodent Biology and Management. ACIAR Monographs. Canberra, 2004. P. 151 – 154.*

Voznessenskaya V. V., Makarova A. M., Voznesenskaia A. E., Clark L. The influence of predator odors on maternal behavior in mice // *Abstracts of 29-th Intern. Conference of Association for Chemoreception Sciences. Sarasota, USA, 2005. P. 109.*

УДК [599.742.4:591.5](470.43)

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ СВЯЗИ ГОРНОСТАЯ (*MUSTELA ERMINEA*) В РОЖДЕСТВЕНСКОЙ ПОЙМЕ р. ВОЛГИ

Э. Д. Владимирова

*Самарский государственный аэрокосмический университет им. акад. С. П. Королева
Россия, 443086, Самара, Московское шоссе, 34
E-mail: elyna-well@nm.ru*

Поступила в редакцию 06.04.12 г.

Экологические связи горностая (*Mustela erminea*) в Рождественской пойме р. Волги. – Владимирова Э. Д. – Исследованы относительная численность, распределение следов, климатические предпочтения и трофические связи горностая, обитающего в Рождественской пойме р. Волги. Выявлена зависимость численности горностая от численности водяной полёвки. Высокие положительные значения индекса биотопической избирательности горностая отмечены для лесных просек, прибрежных лугов и лесо-луговых экотон. Показаны особенности сосуществования горностая и родентофагов других видов.

Ключевые слова: горностай, метод зимних троплений, относительная численность, предпочитаемые биотопы, кормопоисковая активность.

Ecological relations of ermine (*Mustela erminea*) in the Rozhdestvenskaya Volga flood-lands. – Vladimirova E. J. – The relative numbers, trace distribution patterns, climatic preferences and trophic relations of the ermine lived in the Rozhdestvenskaya Volga flood-lands were studied. A correlation between the abundances of ermine and aquatic vole was revealed. High positive values of the biotopic selectivity index of ermine are noted for forest cuttings, coast meadows, and forest-meadow ecotones. Features of the coexistence of ermine and other rodentophage species are shown.

Key words: ermine, winter tracking technique, relative abundance, preferred biotopes, foraging activity.

ВВЕДЕНИЕ

Биоценотическая роль хищных млекопитающих определяется их способностью воздействовать на состояние и развитие экосистем – в качестве верхнего звена трофической цепи (Элтон, 1934; Jordán et al., 2012). Ограничивая рост численности травоядных, хищники оказывают влияние на возобновление и продуктивность фитоценозов (Griffin et al., 2008; Sivy et al., 2011) и в конечном счете «изменяют состояние экосистем» и «управляют экосистемами» (Estes et al., 2011, p. 303). Устойчивость и подвижный баланс экосистем обеспечивается в ряду прочих факторов разнообразием хищников (Уиттекер, 1980), поскольку разные виды этой группы животных по-своему влияют на численность и распределение живых организмов в составе биогеоценоза (Калабухов, 1935; Schmitz, 2006). Нисходящие эффекты, производимые группой хищников и оказывающие влияние на величину, скорость и направление потоков энергии в невырожденных экосистемах, различаются в зависимости от видового состава, демографических характеристик, телесных размеров и кормовой базы плотоядных (Borgvall, Ebenman, 2006; Christiansen, Wroe, 2007; Urban, 2007; Bruno, Cardinale, 2008; Martin, Fahring, 2012).

Горноста́й существенно отличается по своим демографическим и энергетическим признакам от других видов куньих, характерных для Средней полосы России. Так, для популяций горноста́я свойственны максимальные среди куньих размахи критических показателей плотности (Юргенсон, 1968; Soest, Bree, 1970). Несмотря на малые телесные размеры, животные этого вида способны переносить низкие температуры среды обитания (Беглецов, 2001). Такие особенности, как густой мех и высокая подвижность, ярко выраженное хищничество, потенциально широкая кормовая база в сочетании с приуроченностью горноста́я к околоводным биотопам, а также рождение детенышей ранней весной свидетельствуют о высоком адаптивном потенциале этого широко распространенного представителя нашей фауны (Гептнер и др., 1967; Насимович, 1977; Беглецов, 2001; Филипьев, 2006). Способный выносить экстремальные факторы естественной природы, горноста́й, по-видимому, оказался чувствительным к антропогенному воздействию, поскольку в последние десятилетия повсеместно снизил численность или исчез (Машкин и др., 2009; Большаков, Корытин, 2012; Монахов, 2012). В этой связи исследование экологии горноста́я представляет особый интерес для зоологической теории и практики экомониторинга.

Особенности движения численности популяций горноста́я, его климатические предпочтения, биотопическое распределение следов и гетероспецифические отношения остаются изученными недостаточно (Плешак, 1988; Филипьев, 2006; Sidorovich et al., 2012). Несинхронность популяционной динамики куньих отмечена в литературе (Насимович, 1949; Сметкина и др., 2011; Sidorovich et al., 2008, 2012). Известно, что определяющим фактором экологии хищных млекопитающих выступает трофическая составляющая экологической ниши (Гептнер и др., 1967; Sidorovich et al., 2005, 2008). По всей лесостепи Поволжья видовой состав и плотность населения псовых и куньих, обитающих в поймах рек и ручьев, выше регионального уровня (Гептнер и др., 1967; Григорьев, 1977; Беляченко, 2011). Это объясняется повышенной влажностью пойменных биотопов и, как следствие, удовлетворительным состоянием пойменной растительности, служащей пищей для мышевидных грызунов (Шемятихина, 2012). Среди остальных экологических факторов для горноста́я имеют значение климатические показатели среды обитания и состояния популяций конкурентов-гетероспецификов (Беглецов, 2001; Sidorovich et al., 2008). Известно, что на успешность выживания сеголеток горноста́я влияют погодные условия весны (Беглецов, 2001), хотя в отношении низких температур в целом вид обладает выносливостью (Насимович, 1977; Soest, Bree, 1970). Сосуществование млекопитающих-родентофагов, принадлежащих к разным видам, обеспечивается механизмами снижения конкуренции (Насимович, 1949; Соболь..., 1973; Соколов, Рожнов, 1979; Песец..., 1985; Владимирова, 2012; Sidorovich et al., 2008). Экологическая ниша горноста́я перекрывается в высокой степени с нишами ласки и лесной куницы и в средней степени – с нишей обыкновенной лисицы (Филипьев, 2006; Владимирова, 2012; Sidorovich et al., 2008, 2012). Тем не менее, в Рождественской пойме р. Волги горноста́й обитает совместно с данными видами животных. В этой связи сохраняется актуальность исследования зимней экологии горноста́я, особенно его трофических и конкурентных отношений, что составляет предмет данной статьи.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Тропления следов горностая (*Mustela erminea* Linnaeus, 1758), обыкновенной лисицы (*Vulpes vulpes* Linnaeus, 1758), лесной куницы (*Martes martes* Linnaeus, 1758) и ласки (*Mustela nivalis* Linnaeus, 1758) проводили в 1993 – 2012 гг. на территории Рождественской поймы р. Волги. Данные за 1977 – 1992 гг. были предоставлены Д. П. Мозговым. Район исследования площадью 2400 га посещали 2 – 6 раз в месяц, отмечая сведения биогеоценотического характера, изучали локализацию индивидуальных участков зверей, мест отдыха, перемещения. Угодья, населенные в конце зимы вышеназванными видами с плотностью от 0.4 – 2.1 особей на 1000 га (горностай, куница) до 1.7 – 3.0 особей (ласка, лисица), представляют собой биотопы Волжского Правобережья. Площадь, занятая лесом, составляет 36.2% территории Рождественской поймы, водоёмами – 9.9%, открытыми пространствами – 53.9%. Уровень антропогенной трансформации природы средний.

Численность горностая, ласки, лесной куницы и обыкновенной лисицы оценивали в конце января, до начала весеннего оживления активности. Подсчеты проводили на вторые (горностай, ласка, лисица) – третьи (куница) сутки после снегопада. Одному баллу соответствовал 0 – 1 локус со свежими следами на 5 км маршрута, проложенного по биотопам, предпочитаемым видом, двум баллам – 2 – 3 локуса, трем баллам – более 3. Шкала относительной численности хищных млекопитающих Рождественской поймы (в баллах, от 1 до 3) была составлена на основании многолетних данных по встречаемости следов. Поскольку маршруты учета сохранялись неизменными, условия были приближены к стационарным. На стационарах квалитетическая шкала «позволяет получить надёжную картину тенденции в динамике численности» (Граков, 2002, с. 196). Случаи отсутствия снегопада в течение 2 – 3 недель при плотных сугробах давали возможность дифференцировать низкую численность и низкую активность.

Численность водяной полёвки (*Arvicola terrestris* Linnaeus, 1758) оценивали в конце июня по числу жилых нор на береговых линиях: 1 балл – менее 5 жилых нор на 1000 м, 2 балла – 5 – 15 нор, 3 балла – более 15 нор. Численность других видов мелких мышевидных грызунов оценивали в сухую погоду методом ловчих цилиндров (Охотина, Костенко, 1974). Рыжие полёвки (*Myodes glareolus* Schreber, 1780) составляли 80 – 95% пойманных экземпляров, остальные принадлежали к следующим видам: *Microtus arvalis* Pallas, 1778; *Sylvaemus flavicollis* Melchior, 1834; *Sylvaemus uralensis* Pallas, 1811. Относительная численность мышевидных учитывалась в баллах: 1 балл – 0 – 1 экз./10 цилиндро-суток, 2 балла – 2 – 5 экз., 3 балла – выше 5 экз. Летом учитывали число нор и троп грызунов, наблюдали их вечернюю активность, зимой отмечали количество следов.

Определялась биотопическая избирательность местообитаний горностая. Для этого была проведена классификация биотопов по ценотическому принципу (Соचाва, 1963). Использовались собственные материалы по локализации растительности того или иного типа на территории Рождественской поймы. Правильность определения разновидностей биотопа и его границ проверялась самарским фитоценологом О. А. Мозговой. Площади биотопов рассчитывались наложением мелкоячеистой прямоугольной сетки на карты территории исследования, взятые в поиск

ковой Интернет-системе Yandex. Аналогично были выделены некоторые виды экотон, рельефогенных и антропогенных стадий, имеющие особое значение для экологии горностая (Юргенсон, 1934). Метеорологические данные, зафиксированные на ближайшей к Рождественской пойме метеостанции, были получены на Интернет-сайтах «Климатический монитор погоды в Самаре» (www.meteo.ru/climate/temp.php) и «Росгидрометео» (www.pogoda.ru.net/monitor.php?id).

Степень использования местообитания каждого типа определяли по продолжительности следов, оставленных горностаем, с учетом сдвоек и петель. Данные получены на основании анализа 60 троплений наседок горностаев – по 30 троплений, проведенных в периоды его высокой и невысокой численности. Для каждого периода было исследовано по 20 наседок, свидетельствующих о кормовом поведении особи, оставившей следы (в сумме – около 14 000 м), и по 10 следов «жировок», сочетающихся с переходами к другим кормовым участкам или убежищам (15 000 м). Для оценки привязанности горностая к различным местообитаниям был применен индекс избирательности – разность процентных значений использования данного типа местообитания и его наличия, отнесенная к их сумме $(A - B)/(A + B)$ (Sidorovich et al., 2005).

С помощью программы STATISTICA-6 проводилось вычисление попарных корреляций четырех переменных (численности водяной полёвки и горностая, суммарные зимние осадки и средние мартовские температуры).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

1. Биотопическая избирательность. Соотношение площадей биотопов и стадий различных типов, выявленных в Рождественской пойме, было следующим: поверхности водоёмов – 9.9%, разнотравные, злаковые и осоковые луга, произрастающие по берегам водоёмов, – 8.1%, кустарниковые и кустарничковые луга по берегам водоёмов – 12.0%. Крутые, обнаженные до грунта берега водоёмов, с выступающими корнями деревьев и кустарников и редким травяным покровом, – 1.7%. Экотоны по окраинам леса и луга, граничащего с водоёмом, – 4.4%. Центральные части осинников составили 5.7%, мелколесья – 1.2%, дубрав – 17.3%. Лесные поляны, расположенные между узкими полосками леса на возвышениях, составили 7.0%, просеки в лесу (захлапленные древесиной) – 0.2%, сосновые лесопосадки – 0.9%. Луга и травянистые поляны, содержащие высокую долю сорных и однолетних трав, локализованные не по берегам водоёмов, составили 13.9%, песчаные и илистые берега, заболоченные участки – 5.2%, ивняки – 3.7%, прибрежные осокорники – 3.7%. Селитебная территория (турбазы, отдельные строения, дворы, огороды, коммуникации, свалки мусора) составила 5.1%.

Территория поймы использовалась горностаем неравномерно. За период исследования следы горностая чаще всего встречались по берегам водоёмов в местах, где вкрапления кустарников перемежаются с луговым крупнотравьем (таблица). Судя по высоким положительным значениям индекса избирательности, в снежное время года горностаи предпочитают кормиться на лесных просеках (0.9), лугах, локализованных по берегам водоёмов (0.3 – 0.6), а также по лесо-луговым экотонам, граничащим с водоёмами (0.3 – 0.5) (см. таблицу, рис. 1). Горностаи

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ СВЯЗИ ГОРНОСТАЯ (*MUSTELA ERMINEA*)

избегает замерзших поверхностей водоёмов (-0.9), центральных частей лесных массивов (-0.7 – -0.1), прибрежных ивняков и осокорников (-0.3 – -0.1), хотя отдельно стоящие осокори (*Populus nigra* L.), растущие на краю дубравы у берега водоёма, использует для дневок. В Рождественской пойме его следов не было обнаружено в сосновых лесопосадках, на травянистых полянах, произрастающих вдали от водоёмов, а также на территориях турбаз.

Избирательность местообитаний горностаем
(Рождественская пойма р. Волги, 1993 – 2012 гг.)

Тип биотопа (станции), посещаемого горностаем	Распределение следов, %; индекс избирательности		
	годы низкой и средней численности	годы высокой численности	весь период
Кустарниковые и кустарничковые луга по берегам водоёмов *	44.5 (0.6)	23.1 (0.3)	33.8 (0.5)
Разнотравные, злаковые и осоковые луга по берегам водоёмов *	24.2 (0.5)	25.8 (0.5)	25.0 (0.5)
Экотоны между лесом и лугом, граничащим с водоёмом*	10.8 (0.4)	10.5 (0.4)	10.6 (0.4)
Крутые берега водоёмов **	6.3 (0.6)	8.0 (0.6)	7.2 (0.6)
Лесные поляны, расположенные между участками леса на возвышениях *	–	13.9 (0.3)	6.9 (0.0)
Просеки в лесу *	6.5 (0.9)	6.4 (0.9)	6.5 (0.9)
Прибрежные осокорники**	2.0 (-0.3)	3.7 (0.0)	2.9 (-0.1)
Ивняки **	2.7 (-0.1)	3.9 (0.0)	3.3 (-0.1)
Центральные части леса и мелколесья, растущего на возвышениях **	2.1 (-0.7)	3.5 (-0.7)	2.8 (-0.7)
Замерзшие поверхности водоёмов, песчаные и илистые берега, заболоченные участки**	0.9 (-0.9)	1.2 (-0.9)	1.0 (-0.9)

* Главным образом следы кормового поведения; ** в основном следы переходов.

В годы невысокой и высокой численности горностая локализация его следов отличалась, но индивидуальные участки самок всегда располагались поблизости от участков самцов. (В исследованной субпопуляции горностая в конце зимы соотношение самцов и самок обычно составляло 1.5 : 1). В годы высокой численности горностая (1983, 1991, 2012) следы его жировок обнаруживали преимущественно в местах обитания водяной полёвки, т. е. среди вегетативных зарослей тростника южного (*Phragmites australis* Cav. (Trin ex Steud.), а в годы невысокой численности – в местах произрастания кустарников, кустарничков и крупнотравья – шиповника майского (*Rosa majalis* Herzm.), дрока красильного (*Genista tinctoria* L.), козлобородника волжского (*Tragopogon volgensis* S. Nikit.), скерды двулетней (*Crepis biennis* L.), латука (молокана) татарского (*Lactuca tatarica* L.), – то есть там, где для мышевидных грызунов было много корма и убежищ. (Правильность определения растений проверена О. А. Мозговой, неоднократно принимавшей участие в полевых выходах.) В целом в годы высокой численности горностаи ходили по пойме разнообразнее, используя для жировок и переходов дренированные возвышенности, поросшие островками леса с лесными полянами и кустарником. По крутым берегам водоёмов горностаи переходили к другим кормовым участкам, а также шли к местам отдыха.

На просеке, вдоль которой проложены ЛЭП и грунтовая дорога, следы горно-стая были локализованы вдоль зарослей лопуха паутинистого (*Arctium tomentosum* Mill.), гравилата речного (*Geum rivale* L.), череды трехраздельной (*Bidens tripartita* L.), репешка волосистого (*Agrimonia pilosa* Ledeb.).



Рис. 1. Двучётка горностая, проложенная по свежему рыхлому снегу на границе дубравы и закустаренного луга. Слева – следы зайца-беляка. Рождественская пойма р. Волги, 20 февраля 2012 г.

Эти растения дают обильные семена, поедаемые мышевидными грызунами, что, по-видимому, и обуславливает приуроченность следов горно-стая к местам их произрастания. На границах леса, возле древесной поросли из клена татарского (*Acer tataricum* L.), ильма (*Ulmus glabra* Huds. (*U. scabra* Mill.)) и ясени зеленого (*Fraxinus lanceolata* Borch.), следы горно-стая были ориентированы следами мышевидных, кормящихся на настe семенами этих деревьев. (По-видимому, ясень зеленый, не характерный для

природы Рождественской поймы, пророс из семян, занесенных из г. Самары.)

Обнаруженные убежища горностая были локализованы следующим образом: 1) в кустарнике, растущем по окраинам леса – 5; 2) в кустарниковых зарослях, произрастающих среди луга – 4; 3) на прибрежных склонах, в расщелинах грунта, скрытых кустами и древесной порослью – 3; 4) в укрытиях, локализованных вдоль просек, сформировавшихся из срубленных и невывезенных стволов деревьев, растительного мусора и кустарника, проросшего сквозь завалы – 2; 5) в прикорневых полостях и дуплах осокорей, произрастающих по берегам водоёмов – 2.

2. Трофические связи и климатические предпочтения. Кроме водяной полёвки, горностаи используют в пищу рыжую полёвку – предпочитаемый кормовой объект лесной куницы, лисицы и ласки, а также мышшь желтогорлую и серых полёвок. Выявлен подъем численности горностая на следующий год после многоснежной зимы, причем этот феномен сопровождался подъемом летней численности водяной полёвки (рис. 2). Статистическая обработка показала зависимость январской численности горностая от летней численности водяной полёвки ($r = 0.83$ при $p < 0.05$) и от суммарного количества зимних осадков в предыдущую зиму ($r = 0.47$ при $p < 0.05$). Отмечено повышение численности ласки по учетам в январе 2008 г. в ответ на высокую численность рыжей полёвки летом и осенью 2007 г. Других зависимостей численности родентофагов от численности мышевидных грызунов в 2005 – 2012 гг. обнаружено не было, вероятно, в связи с полифагией куниц и лисиц, а также обусловленностью процессов их популяционной динамики множест-

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ СВЯЗИ ГОРНОСТАЯ (*MUSTELA ERMINEA*)

вом факторов (Соболь..., 1973; Песец..., 1985). На фоне стабильно средней и высокой численности обыкновенной лисицы представители куньих, обитающие в Рождественской пойме р. Волги, – лесная куница, горностаи и ласка, достигали высоких значений численности в разные годы (рис. 3). Интересно, что морозной зимой 2010 – 2011 г., наступившей после засушливого лета, на территории исследования отмечена средняя численность лисиц, куниц и ласок при средней летней численности рыжих полёвок. Горностаи отзывался низкой численностью (1988, 1995, 2004, 2006) на морозные март – начало апреля в предыдущий год. Зависимости численности горностаев от условий весеннего паводка выявлено не было: максимальной зимней численности за период 1993 – 2012 гг. горностаи достиг в январе 2012 г., после многоводного паводка 2011 г.

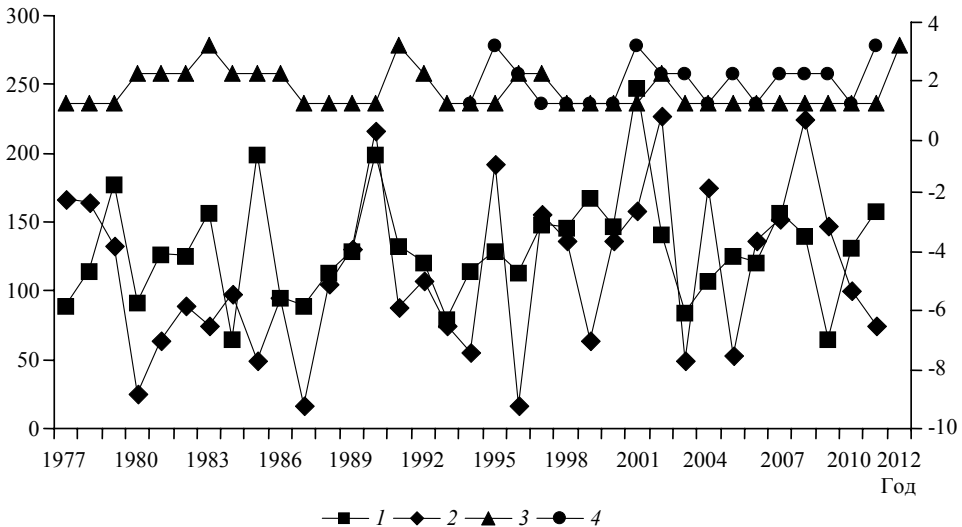


Рис. 2. Связь численности горностаев, обитающего в Рождественской пойме р. Волги, с погодными условиями: 1 – сумма осадков за предыдущий декабрь, а также январь, февраль и март, см (левая шкала); 2 – средняя температура воздуха в марте, °С (правая шкала); 3 – относительная численность горностаев, баллы, правая шкала; 4 – относительная численность водяной полёвки, баллы (правая шкала)

3. *Связи горностаев с гетероспецификами-родентофагами. Влияние антропогенной трансформации среды на экологию и поведение хищных млекопитающих.* В Рождественской пойме р. Волги разные виды куньих (Carnivora, Mustelidae) предпочитают различные станции. Следы лесного хорька (*Mustela putorius* Linnaeus, 1758) были найдены в январе – феврале 1998, 2003 и 2010 гг., на заболоченном лугу, неподалеку от с. Рождествено, а в 2012 г. – на задворках турбазы (зверёк обследовал место, где летом держали кур). Следов горностаев и куниц здесь не было. Следы норок (*Mustela vison* Schreber, 1777) располагались вдоль русел, вблизи ледяных торосов, а также по крутым берегам проток. Горностаи эти территории для

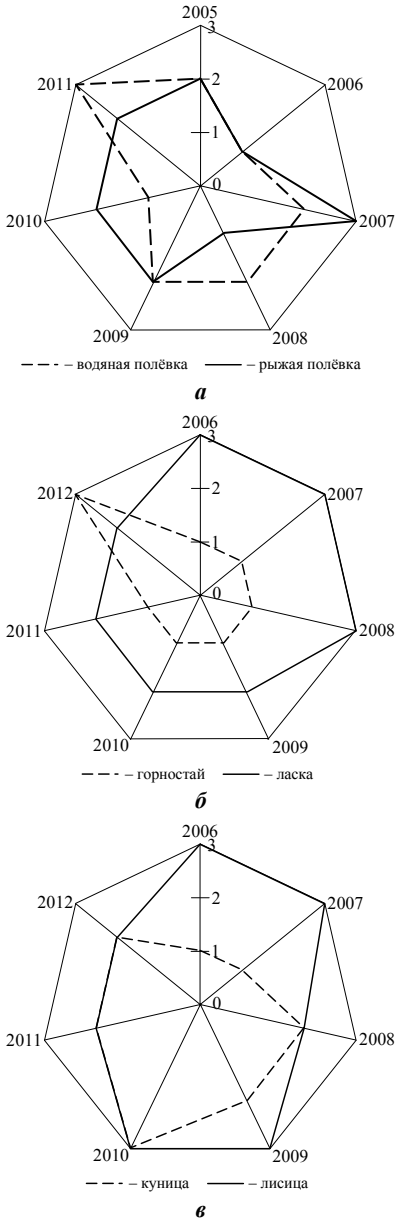


Рис. 3. Относительные численности мышевидных грызунов (а) и млекопитающих-родентофагов (б, в) в Рождественской пойме р. Волги, в баллах

жировок и переходов не использовали (иногда поблизости устраивались на лежку). Барсуки (*Meles meles* Linnaeus, 1758) обитали за пределами территории исследования, на «коренном» берегу р. Волги, к северу от с. Рождествено (в некоторые годы барсуки проявляли следовую активность в период оттепелей).

Следы горностаев были приурочены к территориям по берегам водоёмов, где ласки, лисицы и куницы не кормились (лисицы и куницы иногда переходили здесь к другим кормовым участкам). При поиске корма лисицы передвигались по удаленным от водоёмов кустарникам и границам леса (в конце многоснежных зим они держались неподалеку от сёл Рождествено и Выползово). Ласки предпочитали кормиться в кустарнике на лугах и опушках леса, по окраинам турбаз, в верхней части склонов овражков и балок, а также по обочинам дорог. Куницы добывали мышевидных грызунов на возвышенных участках леса. Ласки заходили под наст в углублениях, образованных лисьими следами, что для горностаев отмечено не было.

По локализации участков интенсивной добычи кормовых объектов и общему характеру кормопоискового поведения можно предположить, что у горностаев и родентофагов других видов, активных зимой, наблюдается незначительное перекрытие основных кормов. При этом дополнительные, второстепенные и эпизодические корма могут обнаруживать сходство, особенно в годы низкой численности мышевидных, что было подтверждено анализом испражнений. Лесная куница в основном употребляет в пищу рыжую полёвку, горностаев – водяную полёвку, лисица – рыжую полёвку и полёвок рода *Microtus*, а также широко использует корма антропогенного происхождения; ласка, помимо лесных и луговых мышевидных, добывает их синантропных представителей. Вегетативные заросли тростника, в которых кормится горностаев, ласки не посещают, а куницы и лисицы пересекают эти

участки большими прыжками. Куницы иногда охотятся на птиц в прибрежном кустарнике, что не характерно для горностаев. Особи обоих полов исследованных видов родентофагов Рождественской поймы р. Волги по несколько суток держатся возле падали или остатков трапез других особей. При этом ласки, горностаи и куницы отдыхают в неподалеку расположенных укрытиях, к которым, при отсутствии снегопадов, формируются хорошо заметные тропы (по-видимому, в этой ситуации для всех исследованных видов, кроме лисицы, фактор безопасности «уходит» на второй план).

В годы высокой численности горностаи следы его жировок, кроме берегов водоёмов, наблюдались на дренированных участках суши, где обычно кормилась куница. При этом горностаи проявлял кормопоисковую активность на опушках и в кустарниках, т. е. между островками леса, а куница – на лесных участках (самки куниц – по границе «островков» леса, самцы – шире). Иногда горностаи шел, ориентируясь на следы куницы. При этом следы куницы располагались по склону выше, а следы горностаев – ниже. В местах жировок горностаев и куниц были отмечены следы охоты ночных хищных птиц (вероятно, обыкновенной неясыти, *Strix aluco* Linnaeus, 1758), которые, в связи с низкой численностью, трофической конкуренции для млекопитающих-родентофагов здесь не составляют.

Проведенное исследование позволило выявить ряд адаптивных особенностей горностаев. В целом плотность и разнообразие кормовых объектов из группы мышевидных грызунов, характерные для Рождественской поймы, достаточны для совместного обитания обыкновенной лисицы, лесной куницы, ласки и горностаев. Специфика ниши горностаев по водяным полёвкам обеспечивает подъёмы численности хищника вслед за подъёмами численности этих мышевидных, причем относительно крупные размеры добычи усиливают экономический эффект добычи водяных полёвков.

При низкой численности горностаев населяют одни и те же, лучшие для вида, станции Рождественской поймы (один – два участка кустарничковой поймы, неподалеку от зарослей генеративного тростника), что, по-видимому, позволяет сохранять «хорологическое ядро популяции» (Пономарев, Малышев, 2012). Аналогичные результаты были получены при фазах падения численности горностаев в дубравах Новой Зеландии (Purday et al., 2004), что дает основания считать подобную избирательность видоспецифическим адаптивным свойством. В годы средней и высокой численности горностаев «излюбленные» станции Рождественской поймы всегда бывают ими заселены, кроме того, следы разных особей этого вида встречаются по пойме шире (и выше по рельефу).

Антропогенная трансформация Рождественской поймы оказывает негативное воздействие на лесную куницу, которая перестает посещать кормовые участки, пересеченные дорогами, заборами, кострищами, гарями, а также тратит много энергии (в виде двигательных реакций) на защитное поведение (Vladimirova, 2011). Лисица держится вблизи человеческого жилья (особенно в конце многоснежных зим). На повышение уровня человеческого влияния на природу поймы этот вид отвечает увеличением численности (Мозговой, 2005). Ласка, судя по следам на снегу, не реагирует на антропогенные объекты негативно. Строительство новых баз отдыха привело к увеличению площади сорняков, богатых семенами.

Этот фактор оказался благоприятным для лисиц и ласок, добывающих грызунов в местах произрастания лопуха большого (*Arctium lappa* L.), щавеля конского (*Rumex confertus* Willd.), крапивы двудомной (*Urtica dioica* L.), горца вьюнкового (*Fallopia (Polygonum) convolvulus* L.), бодяка серого (*Cirsium canum* L.), чертополоха курчавого (*Carduus crispus* L.).

Сохранению горностая в Рождественской пойме способствует двойное отношение животных этого вида к антропогенным объектам: горностай реагирует на них большим числом защитных реакций при переходах и не замечает их при жировках. Некоторые особи горностая изменяют направление хода при контактах с новыми антропогенными объектами, хотя давно функционирующие лыжни, дороги и тропинки, пересекающие места жировок, их не беспокоят. Конкуренция горностая с лаской минимизируется в Рождественской пойме за счет использования ласками окрестностей селитебных участков, избегаемых горностаем (Владимирова, 2012). Эти сведения позволяют сделать оптимистическое заключение: при невысокой антропогенной нагрузке горностай, обитающий в Рождественской пойме р. Волги, обладает потенциальными возможностями выживания.

ВЫВОДЫ

На территории Рождественской поймы р. Волги имеются станции, благоприятные для обитания горностая, заселение которых позволяло исследованной части популяции переживать фазы низкой численности. Повышение зимней численности горностая было сопряжено с высокой численностью водяной полёвки в предшествующее лето. Кроме того, наблюдалась зависимость численности горностая от погодных условий в предыдущую зиму. В годы высокой численности горностая имело место перекрытие мест жировок горностая и лесных куниц обоих полов, в годы невысокой – горностая и самцов куницы.

В целом усиление антропогенной нагрузки на природу Рождественской поймы р. Волги не оказывает существенного негативного влияния на обыкновенную лисицу и ласку, но неблагоприятно для горностая и лесной куницы в связи с увеличением в их поведении доли защитных реакций (и снижением доли пищевых).

Автор выражает благодарность самарским биологам – доценту кафедры экологии Самарского государственного университета кандидату биологических наук О. А. Мозговой и доценту кафедры ботаники Поволжской социально-педагогической академии кандидату биологических наук Н. С. Ильиной за неоднократные консультации в области флористики и фитоценологии Среднего Поволжья.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Беглецов О. А. Горностай плато Путорана : динамика численности, особенности биологии и экологии : автореф. дис. ... канд биол. наук. Норильск, 2001. 25 с.

Беляченко А. В. Картографическое моделирование распределения плотности видов млекопитающих в ландшафтах южной части Приволжской возвышенности // Териофауна России и сопредельных территорий : тез. докл. IX съезда Териол. о-ва при РАН. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2011. С. 49.

Большаков В. Н., Корытин Н. С. Антропогенная трансформация экосистем и проблемы охотничьего хозяйства // Современные проблемы природопользования, охотоведения и звероводства : материалы Междунар. конф., посвящ. 90-летию ВНИИОЗ / Всерос. науч.-

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ СВЯЗИ ГОРНОСТАЯ (*MUSTELA ERMINEA*)

исслед. ин-т охотничьего хозяйства и звероводства им. проф. Б. М. Житкова РАСХН. Киров, 2012. С. 6 – 7.

Владимилова Э. Д. Особенности использования местообитаний млекопитающими-родентофагами в Рождественской пойме р. Волга // Вестн. Удмурт. ун-та. 2012. Вып. 4. С. 52 – 63.

Гетнер В. Г., Наумов Н. П., Юргенсон П. Б., Слудский А. А., Чиркова А. Ф., Банников А. Г. Млекопитающие Советского Союза : в 3 т. М. : Высш. шк., 1967. Т. 2, ч. 1. 1002 с.

Граков Н. Н. Маршрутный относительный учет в системе мониторинга охотничьих животных // Современные проблемы природопользования, охотоведения и звероводства : материалы Междунар. конф., посвящ. 90-летию ВНИИОЗ / Всерос. науч.-исслед. ин-т охотничьего хозяйства и звероводства им. проф. Б. М. Житкова РАСХН. Киров, 2012. С. 196 – 197.

Григорьев Н. Д. Горностаи. Региональные особенности динамики запасов, экологии и хозяйственного использования. Волжско-Камский край // Колонок, горностаи, выдра. Размещение запасов, экология, использование и охрана / отв. ред. А. А. Насимович. М. : Наука, 1977. С. 109 – 120.

Калабухов Н. И. Закономерности массового размножения мышевидных грызунов // Зоол. журнал. 1935. Т. 14, № 2. С. 209 – 241.

Машикин В. И., Пиминов В. Н., Панкратов А. П. Бюллетень состояния охотничьих ресурсов, их численность и добыча по регионам России в сезон 2008 – 2009 гг. Киров : Изд-во ВНИИОЗ, 2009. 78 с.

Мозговой Д. П. Информационно-знаковые поля млекопитающих : теория и практика полевых исследований : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Тольятти, 2005. 49 с.

Моныхов В. Г. Зональная активность угодий по хищным млекопитающим Свердловской области за последние 20 лет // Современные проблемы природопользования, охотоведения и звероводства : материалы Междунар. конф., посвящ. 90-летию ВНИИОЗ / Всерос. науч.-исслед. ин-т охотничьего хозяйства и звероводства им. проф. Б. М. Житкова РАСХН. Киров, 2012. С. 59 – 61.

Насимович А. А. Биология ласки на Кольском полуострове в связи с конкурентными отношениями с горностаем // Зоол. журн. 1949. Т. 28, вып. 2. С. 177 – 182.

Насимович А. А. Горностаи. Общие сведения // Колонок, горностаи, выдра. Размещение запасов, экология, использование и охрана / отв. ред. А. А. Насимович. М. : Наука, 1977. С. 72 – 79.

Охотина М. В., Костенко В. А. Полиэтиленовая пленка – перспективный материал для изготовления ловчих заборчиков // Фауна и экология наземных позвоночных Дальнего Востока СССР. Владивосток : Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1974. С. 193 – 196.

Песец, лисица, енотовидная собака. Размещение запасов, экология, использование и охрана / отв. ред. А. А. Насимович, Ю. А. Исаков. М. : Наука, 1985. 158 с.

Плешак Т. В. К маркировочной деятельности горностаи // Коммуникативные механизмы регулирования популяционной структуры и млекопитающих : материалы Всесоюз. совещ. / Всесоюз. териол. о-во АН СССР. М., 1988. С. 135 – 137.

Пономарев Г. В., Малышев Ю. С. Новое направление в ресурсоведении и охране млекопитающих // Актуальные проблемы современной териологии : тез. докл. Всерос. конф. / Ин-т систематики и экологии животных СО РАН. Новосибирск, 2012. С. 174.

Сметкина Е. А., Цветкова Ю. Н., Халевина А. Н., Хлопотина О. В. Несинхронность популяционной динамики куньих // Териофауна России и сопредельных территорий : Тез. докл. IX съезда Териол. о-ва при РАН. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2011. С. 446.

Соболь, куницы, харза. Размещение запасов, экология, использование и охрана / отв. ред. А. А. Насимович. М. : Наука, 1973. 230 с.

Соколов В. Е., Рожнов В. В. Территориальность, агрессивность и маркировка у куньих (*Mustelidae*) // Млекопитающие. Исследования по фауне Советского Союза. М. : Изд-во МГУ, 1979. С. 163 – 214.

- Сочава В. Б. Биотика ландшафта и пути ее картографирования // Совещание по вопросам зоологической картографии : тез. докл. М. : Изд-во МОИП, 1963. С. 113 – 116.
- Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. М. : Прогресс, 1980. 328 с.
- Филиппов А. О. Эколого-фаунистическая характеристика хищных млекопитающих семейства куньи (Carnivora, Mustelidae) севера Нижнего Поволжья : дис. ... канд. биол. наук. Саратов, 2006. 165 с.
- Шемятина Г. Б. Мышевидные грызуны на территории Ульяновской области (динамика численности, соотношение видов в сообществе, роль в передаче природно-очаговых инфекций) : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ульяновск, 2012. 20 с.
- Элтон Ч. Экология животных. Л. : Биомедгиз, 1934. 83 с.
- Юргенсон П. Б. К методике бонитировки угодий для пушных зверей из семейства куницевых // Зоол. журн. 1934. Т. 13, вып. 1. С. 117 – 127.
- Юргенсон П. Б. Охотничьи звери и птицы (прикладная экология). М. : Лесн. пром-сть, 1968. 308 с.
- Borrvall C., Ebenman B. Early onset of secondary extinctions in ecological communities following the loss of top predators // Ecology Letters. 2006. Vol. 9, № 4. P. 435 – 442.
- Bruno J. F., Cardinale B. J. Cascading effects of predator richness // Frontiers in Ecology and the Environment. 2008. Vol. 6, № 10. P. 539 – 546.
- Christiansen P., Wroe S. Bite forces and evolutionary adaptations to feeding ecology in Carnivores // Ecology. 2007. Vol. 88, № 2. P. 347 – 358.
- Estes J. A., Terborgh J., Brashares J. S., Power M. E., Berger J., Bond W. Trophic Downgrading of Planet Earth // Science. 2011. Vol. 333, № 6040. P. 301 – 306.
- Griffin J. N., Hays K. L., Hawkins S. J., Thompson R. C., Jenkins S. R. Predator diversity and ecosystem functioning: density modifies the effect of resource partitioning // Ecology. 2008. Vol. 89, № 2. P. 298 – 305.
- Jordán F., Livi C.M., Lecca P. Structural and dynamical heterogeneity in ecological networks // Systemic approaches in bioinformatics and computational system biology : recent advances. Toronto : ABBE Book Series. 2011. P. 141 – 162.
- Martin A. E., Fahrig L. Measuring and selecting scales of effect for landscape predictors in species-habitat models // Ecological Applications. 2012. Vol. 22, № 8. P. 2277 – 2292.
- Purday D. C., King C. M., Lawrence B. Age structure dispersion and diet of a population of stoats *Mustela erminea* in southern Fiordland during the decline phase of the beechmast cycle // New Zealand J. Zoology. 2004. Vol. 31. P. 193 – 203.
- Schmitz O. J. Predators have large effects on ecosystem properties by changing plant diversity, not plant biomass // Ecology. 2006. Vol. 87, № 6. P. 1432 – 1437.
- Sidorovich V., Krasko D., Dyman A. Landscape-relates differences in diet, food supply and distribution pattern of pine marten, *Martes martes* in the transitional mixed forest of northern Belarus // Folia Zool. 2005. Vol. 54, № 1 – 2. P. 39 – 52.
- Sidorovich V. E., Polozov A. G., Solovej I. A. Niche separation between the weasel *Mustela nivalis* and the stoat *Mustela erminea* in Belarus // Wildlife Biology. 2008. Vol. 14, № 2. P. 199 – 210.
- Sidorovich V. E., Faibich A. N., Ivanovskiy V. V. Linkage of population parameters in vertebrate predators in Paazerje Forest, Northern Belarus // Весці НАН Беларусі. Сер. біял. навук. 2012. № 1. С. 113 – 118.
- Sivy K. J., Ostojka S. M., Schupp E. W., Durham S. Effects of rodent species, seed species, and predator cues on seed fate // Acta Oecologica. 2011. Vol. 37, № 4. P. 321 – 328.
- Soest R. W., Bree P. J. Sex and composition of a stoat population (*Mustela erminea* L. 1758) from a coastal dune region of the Netherlands // Beaufortia. 1970. Vol. 17, № 226. P. 51 – 77.
- Urban M. C. The growth-predation risk trade-off under a growing gape-limited predation threat // Ecology. 2007. Vol. 88, № 10. P. 2587 – 2597.
- Vladimirova E. J. Specific Functional Forms of Behavior in Pine Martens (*Martes martes*) (based on snow tracking data) // Rus. J. Theriology. 2011. № 2. P. 47 – 58.

УДК 574.5(470.2:556.53)

СТРУКТУРА СООБЩЕСТВ ВОДНЫХ ОРГАНИЗМОВ ПРИТОКОВ ВЫГОЗЕРСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

С. Ф. Комулайнен, А. Н. Круглова, И. А. Барышев

*Институт биологии Карельского научного центра РАН
Россия, 185910, Петрозаводск, Пушкинская, 11
E-mail: komsf@mail.ru*

Поступила в редакцию 21.11.12 г.

Структура сообществ водных организмов притоков Выгозерского водохранилища. – Комулайнен С. Ф., Круглова А. Н., Барышев И. А. – Исследования сообществ гидробионтов были выполнены в 8 реках бассейна Выгозерского водохранилища и включали анализ таксономического состава, экологии и пространственной динамики. В статье обсуждаются основные принципы изменения структуры и функционирования фитоперифитона, зоопланктона и зообентоса в реках. Показано, что особенности ландшафта оказывают влияние на пространственную структуру фитоперифитона, зоопланктона и зообентоса в пределах конкретного водотока. В большинстве исследованных нами рек «классический» континуум нарушен наличием проточных озер и усилением антропогенной нагрузки.

Ключевые слова: фитоперифитон, зоопланктон, зообентос, таксономия, численность, биомасса, Выгозерское водохранилище.

Aquatic organism community structure in the Vygozero Reservoir inflows. – Komulaynen S. F., Kruglova A. N., and Baryshev I. A. – Hydrobiont communities were studied in 8 rivers of the Vygozero Reservoir basin, including analysis of their taxonomic composition, ecological features, and space dynamics. The paper discusses main principles of changes in the structure and functioning of the phytoplankton, zooplankton and zoobenthos communities in these rivers. Landscape peculiarities are shown to influence the spatial structure of the phytoplankton, zooplankton and zoobenthos communities within a certain watercourse. In most rivers studied by us, their «classical» continuum was disturbed by the presence of lotic lakes and the impact of human activity.

Key words: phytoplankton, zooplankton, zoobenthos, taxonomy, abundance, biomass, Vygozero reservoir.

ВВЕДЕНИЕ

Гидробиологические исследования на территории Карелии имеют давнюю историю, однако для многих водоёмов и водотоков инвентаризация гидробионтов и оценка роли их сообществ в формировании трофической структуры водных экосистем все еще актуальна. Несмотря на прогресс в изучении влияния абиотических факторов на структуру и функционирование гидробиоценозов, комплексная оценка роли широтной неоднородности, особенностей ландшафта и морфометрии водоёмов остается одной из важнейших задач гидробиологии.

Исследования на оз. Выгозеро и других водоёмах, вошедших в систему Беломоро-Балтийского канала, проводятся с 20-х гг. прошлого века. Первые комплексные гидробиологические исследования на старом Выгозере были организованы в 1921 – 1922 гг. Олонецкой научной экспедицией (Верещагин, 1924). После образо-

вания в 1933 г. водохранилища структура гидробиоценозов изучалась экспедициями Карельского отделения ГосНИОРХа. С 1964 г. регулярный мониторинг на водоёме осуществляется сотрудниками Отдела водных проблем Карельского филиала АН СССР, а позднее Института водных проблем Севера Карельского научного центра РАН (Гидробиология Выгозерского водохранилища, 1978; Современное состояние..., 1998; Гидроэкологические проблемы Карелии..., 2003; Состояние водных объектов Республики Карелия..., 2007). Первоначально исследования были направлены на оценку влияния промстоков Сегежского ЦБК и Надвоицкого алюминиевого завода, в дальнейшем охватили всю акваторию водохранилища и систему Беломорско-Балтийского канала. Изучение гидробиоценозов водотоков проводилось значительно реже.

Фитоперифитон в водотоках бассейна Выгозерского водохранилища и системы Беломорско-Балтийского канала не исследовался. Имеются лишь некоторые указания о влиянии речного стока на формирование фитопланктона в литоральной зоне (Вислянская, 1978, 1998) и отрывочные данные о его структуре в устьевых участках рек Сегежи и Нижнего Выга (Вислянская, 2007). Более детально исследована структура зоопланктона (Куликова, 1978). Наблюдения, выполненные на 15 притоках Выгозера, в том числе и рек Урокса, Унежма и Вожма, показали, что их планктофауна представлена широко распространенными видами. Наибольшее количество видов ракообразных и коловраток (25) обнаружено в р. Унежма, отличающейся относительно высоким (13.7%) коэффициентом озёрности. Максимальное развитие планктонной фауны (р. Вожма, более 46 тыс. экз./м³) отмечено в июле в период наибольшего прогресса речных вод. Изучение зообентоса в реках бассейна Выгозерского водохранилища также не проводилось.

Цель работы – оценить современное состояние притоков Выгозерского водохранилища по гидробиологическим показателям. Выявить основные закономерности изменения структуры и функционирования сообществ фитоперифитона, зоопланктона и зообентоса.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Выгозерское водохранилище (Выгозеро) расположено в Республике Карелия (между), создано в 1933 г. при строительстве Беломорско-Балтийского канала путём подпора р. Нижний Выг и оз. Выгозеро. Находившиеся рядом озёра Телекино и Бобровое вошли в его состав. Уровень воды повысился на 7 м, площадь увеличилась почти вдвое и в настоящее время составляет 1250 км². Средняя глубина 6.2 м, максимальная около 24 м. Колебания уровня 0.50 – 1.3 м. В водохранилище впадает более 50 рек, наиболее крупными являются Верхний Выг, Вожма, Сегежа и Онда. Сток из Выгозерского водохранилища происходит по шлюзованной реке Нижний Выг в Белое море (Ресурсы поверхностных вод СССР, 1970).

Материалом для настоящей работы послужили результаты исследований авторов, проведенных в 2008 – 2010 гг. на 6 притоках Выгозерского водохранилища и р. Нижний Выг (рис. 1) и итоги более ранних наблюдений.

СТРУКТУРА СООБЩЕСТВ ВОДНЫХ ОРГАНИЗМОВ

Большинство исследованных рек мало подвержены антропогенному воздействию, различаются по морфометрии русла и водосборов. Они характеризуются низкой минерализацией (< 50 мг/л) и низкими величинами pH (6.3 – 6.8), высоким содержанием органического вещества (цветность 60 – 130 град.) (Ресурсы поверхностных вод СССР, 1970).

Пробы фитоперифитона были отобраны во всех водотоках, зоопланктона – в реках Вожма, Урокса, Унежма и Летняя, а зообентоса – в реках Лекса, Вожма, Унежма и Летняя в период летней межени (июль – август) на порожистых участках рек, расположенных от истока к устью. Для того чтобы оценить роль биотопической неоднородности, выбирали участки, отличающиеся глубинами (0.2 – 0.7 м), скоростями течения (0.1 – 0.7 м/с) и расходом воды (0.2 – 1.8 м³/с), находящиеся на разном удалении от проточных озёр и в разной мере подвергаемые антропогенному воздействию. Отбор проб и камеральная обработка собранного материала проводились по общепринятым методикам (Макрушин, 1974; Руководство..., 1983; Комулайнен и др., 1989; Комулайнен, 2003).

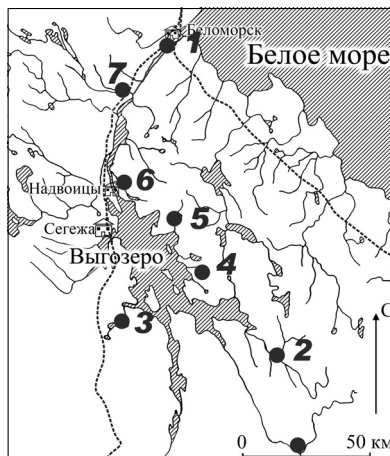


Рис. 1. Карта-схема расположения исследованных рек: 1 – Нижний Выг, 2 – Лекса, 3 – Вожма, 4 – Урокса, 5 – Шигеренджа, 6 – Унежма, 7 – Шоба, 8 – Летняя

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Фитоперифитон. В фитоперифитоне исследованных рек определено 126 таксонов водорослей рангом ниже рода, относящихся к 59 родам, 38 семействам, 20 порядкам и 9 отделам: Raphidophyta – 1, Euglenophyta – 1, Cyanophyta – 21, Chrysoophyta – 2, Dinophyta – 1, Bacillariophyta – 73, Chlorophyta – 23, Xanthophyta – 1, Rhodophyta – 3.

Основа фитоперифитона в исследованных реках сформирована относительно небольшим количеством видов. Подавляющее большинство водорослей, определенных в перифитоне, – единичные формы с низкими показателями численности. При этом более 50% видов зарегистрированы только на одной и 16% – на двух станциях. Главным образом это бентосные и планктонные виды. Кроме того, ограниченное распространение имеют многие арктоальпийские виды. К видам, доминирующим по численности на отдельных станциях, отнесено 22 таксона: Raphidophyta – *Gonystomum semen* (Ehr.) Diesing; Cyanophyta – *Microcystis aeruginosa* Kütz., *Stigonema mammosum* (Lyngb.) Ag., *Tolypothrix saviczii* Kossinsk., *Rivularia aquatica* (de Wild.) Geitl., *Oscillatoria aghardii* Gom., *O. nigra* Gom.; Bacillariophyta – *Aulocosira ambigua* (Grun.) Simonsen, *A. islandica* (O. Müll.) Simonsen, *Fragilaria capucina* Desm., *F. pinnata* Ehr., *Tabellaria fenestrata* (Lyngb.) Kütz., *T. flocculosa* (Roth.) Kütz., *Eunotia pectinalis* Kütz., *Cocconeis placentula* Ehr., *Achnanthes minutissima* Kütz.,

Frustulia saxonica Rabenh., *Cymbella affinis* Kütz., *Gomphonema angustatum* (Kütz.) Rabenh., *G. parvulum* (Kütz.) Grun.; Chlorophyta – *Zygnema* sp.; Xanthophyta – *Vaucheria* sp.

Однако реально структуру фитоперифитона в реках определяют 11 видов (*Gonystomum semen*, *Microcystis aeruginosa*, *Aulacoseira islandica*, *Tabellaria fenestrata*, *T. flocculosa*, *Eunotia pectinalis*, *Cocconeis placentula*, *Achnanthes minutissima*, *Frustulia saxonica*, *Zygnema* sp. и *Vaucheria* sp.), которые образуют более 10% его суммарной численности и биомассы, формируемой в конкретных реках. Эколого-географические спектры доминирующего комплекса фитоперифитона отличаются от выявленных для альгофлоры видов в целом. В его составе более разнообразны евперифитонные формы, при сохранении структуры географического спектра отмечается увеличение доли галофобных и ацидофильных форм.

Видовое богатство альгофлоры определяют пеннатные диатомеи порядков *Araphales* и *Raphales*, среди которых доминировали и были наиболее постоянными в альгоценозах обрастаний евперифитонные формы родов *Tabellaria*, *Eunotia*, *Synedra*, *Cocconeis* и *Gomphonema* – комплекс видов, как правило, определяющий структуру водорослевых обрастаний в реках региона (Комулайнен, 2004 а; Комулайнен и др., 2006; Komulaynen, 2008). Среди зелёных водорослей основным ценообразователем была *Zygnema* sp. – вид, часто определяющий биомассу альгоценозов обрастаний в реках Карелии (Komulaynen, 2009). Отмечено характерное для северных флор преобладание числа семейств и родов с одним таксоном (Комулайнен, 2004 б), что объясняется и низкой минерализацией поверхностных вод.

Большая часть определенных видов (50.0%) – евперифитонные формы. Они формируют структуру группировок фитоперифитона во всех исследованных водотоках, составляя от 63.4 до 94.3% суммарной численности. Кроме евперифитонных форм в группировках постоянно присутствуют планктонные (34.1%) и донные водоросли (15.9%). В перифитоне рек Нижний Выг, Урокса и Шоба относительное обилие планктонных видов в августе 2010 г. превышало 20%, что объясняется не только наличием проточных озёр, но и хорошим прогревом воды (до 23°C) в период наблюдений.

Положение на шкале галобности известно для 101 таксона водорослей, подавляющее большинство которых олигогалобы. Среди них преобладают индифференты – 72.0% от общего числа определенных в перифитоне видов. Из 10 видов-галофилов ни один не достигает высокой численности. Массовыми чаще являются галофобные виды, среди которых максимальная встречаемость отмечена для *Tabellaria fenestrata* и *T. flocculosa*. Именно благодаря их доминированию относительное обилие галофобных видов в перифитоне рек Урокса, Нижний Выг и Летняя превышает 20%.

Среди индикаторов pH в перифитоне также преобладают индифференты – 52.5% таксонов. Алкалифилы и ацидофилы составляют соответственно 22.8 и 24.8%. Разнообразие и обилие алкалифилов увеличивается в менее гумифицированных реках с более высокой минерализацией – Урокса и Унежма. Из ацидофилов встречены обычные обитатели болот и торфяников – *Closterium*, *Cosmarium* и *Eunotia*. Доминантами альгоценозов обрастаний являются *Tabellaria fenestrata*, *T. flocculosa*, *Eunotia pectinalis* и *Frustulia saxonica*.

СТРУКТУРА СООБЩЕСТВ ВОДНЫХ ОРГАНИЗМОВ

Изменение структуры фитоперифитона от верховья к устью особенно четко выражено в р. Летней. В верхнем течении этой реки наблюдалось массовое развитие *Gonystomum semen* – обычного обитателя сфагновых болот. В среднем течении доминировал типичный для олиготрофных водотоков Карелии комплекс, который включал *Tabellaria flocculosa*, *Eunotia pectinalis* и *Frustulia rhomboides*. В нижнем течении на открытых хорошо освещенных участках отмечено массовое развитие зелёных нитчатых водорослей: *Zygnema* sp., *Mougeotia* sp. и *Spirogyra* sp.

Сравнение видового состава перифитона (рис. 2) позволило выделить несколько групп рек.

Группа А объединяет реки Нижний Выг и Урокса с более высокой озёрностью водосборов и р. Летняя, для которой характерно доминирование плёсовых участков в нижнем течении. Своеобразие структуры фитоперифитона в них связано с постоянным присутствием, а часто с доминированием аллохтонных, планктонных видов. Список доминирующих видов в перифитоне рек, объединенных в группу

Б, обычен для олиготрофных, полугорных водотоков Европейского Севера. Это типичные реофилы родов *Tabellaria*, *Cocconeis*, *Cymbella*, *Gomphonema*, *Achnanthes*.

Численность водорослей в перифитоне была невысока, за исключением порогов, расположенных в населенных пунктах, где при оптимальной освещенности доминировали зелёные нитчатые водоросли. Размах колебаний численности в конце биологического лета (август) достигал нескольких порядков – от 0.2×10^3 до 210×10^4 кл/см², биомасса изменялась от 0.01 до 35.4 мг/см² субстрата.

Определение по индикаторным видам качества воды рек показало, что значения индекса Сладчека изменяется от 0.5 до 1.0, а Трофического Диатомового Индекса (TDI) – от 1.4 до 2.2, что соответствует II – III классу и объясняется доминированием в перифитоне β-, β-О и О-сапробных видов.

Зоопланктон. В зоопланктоне четырех исследованных рек бассейна Выгозерского водохранилища обнаружено 22 вида, в том числе: коловраток – 7 видов (27.3%); клadoцер – 11 (50%) и копепод – 5 (22.7%). Количество видов и соотношение таксономических групп зоопланктона в реках различно.

Основу списка видов планктонных организмов рек составляли ракообразные, главным образом ветвистоусые (табл. 1).

Из них наибольшим видовым разнообразием отличалось семейство Chydoridae, представители других семейств (Daphniidae, Bosminidae, Moinidae) включали по 1 – 2 вида. Коловратки, входящие в 5 семейств (Asplanchnidae, Euch-

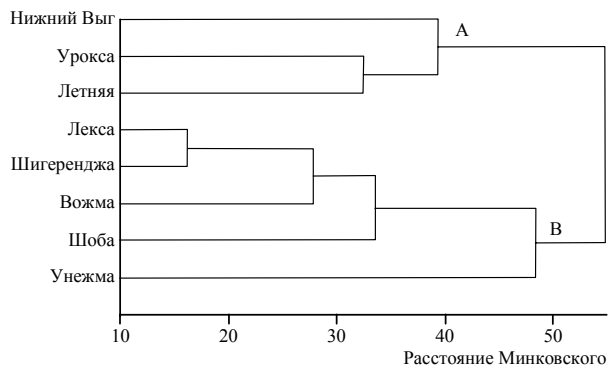


Рис. 2. Дендрограмма сходства видового состава фитоперифитона рек

lanidae, Brachionidae, Testudinellidae, Conochilidae), представлены 1 – 2 видами. Из веслоногих ракообразных зарегистрированы 4 вида сем. Cyclopidae и один вид каланид (*E. gracilis*, сем. Diaptomidae).

Видовой состав исследованного участка р. Урокса включает 5 видов ракообразных и коловраток. Основу численности (80%) и биомассы (более 99%) зоопланктона этой реки создавали ракообразные.

Таблица 1

Характеристика зоопланктона исследованных рек

Реки	Количество видов			Всего видов
	коловратки	клардоцеры	копеподы	
Урокса	1 (20.0%)	3 (60.0%)	1 (20.0%)	5
Унежда	1 (16.7%)	4 (66.6%)	1 (16.7%)	6
Вожма	–	2 (50.0%)	2 (50.0%)	4
Летняя	4 (27.0%)	8 (53.0%)	3 (20.0%)	15

Из них наиболее многочисленны *A. costata* и копеподитные стадии циклопов (по 30% от общей численности). Остальные организмы встречались единично. Для зоопланктона р. Унежда также характерно небольшое количество обнаруженных видов (6) и преобладание как по численности (свыше 94%), так и по биомассе (до 100%) ракообразных, преимущественно ветвистоусых (*A. costata*, *A. rectangula*). Планктонная фауна р. Вожма представлена всего 4 видами ракообразных, из которых наибольшую численность (до 65%) имели веслоногие (*Mesocyclops*, *Acanthocyclops*). Эти же виды доминировали (71%) и по биомассе. Особенности гидрографического строения речных бассейнов (площадь водосбора, озёрность и др.) находят некоторое отражение в формировании основного комплекса планктонной фауны рек. Наибольшее видовое разнообразие (15 видов) зоопланктона наблюдалось в р. Летняя, характеризующейся наличием плёсовых участков в нижнем течении и значительной площадью водосбора. Только в зоопланктоне р. Летняя присутствовали элементы озёрной планктофауны, включающей ракообразных (*Bosmina coregoni*, *Daphnia cristata*, *Eudiaptomus gracilis*) и коловраток (*Asplanchna priodonta*, *Kellicottia longispina*), сносимых из озёр. Максимальные количественные показатели зоопланктона характерны также для р. Летняя. Планктонная фауна остальных рек в основном формируется видами фитофильного и прибрежного комплексов (*Bosmina longirostris*, виды родов *Alona*, *Alonella*, *Acroperus*, *Euchlanis*). Основу численности (80 – 97%) и биомассы (до 100%) речного зоопланктона составляют ракообразные, в основном ветвистоусые. Уровень количественного развития зоопланктона в исследованных реках невысок (табл. 2).

Половина ракообразных и коловраток, отмеченных в зоопланктоне исследованных рек, представлена видами, имеющими всесветное распространение. Оставшуюся часть планктонной фауны составляют виды голарктические (20%), бореальные и палеарктические (по 15%). Основу видового состава зоопланктона рек (80%) создают олиго- и $O - \beta$ мезосапробы. На долю β и β -альфа мезосапроб приходится 20% от общего числа видов индикаторов.

В целом исследованные участки рек бассейна Выгозерского водохранилища отличаются небогатым видовым составом и довольно низкими количественными показателями зоопланктона. Доминирующее положение по численности и биомассе планктона занимают ракообразные, главным образом клардоцеры. Фауна рако-

СТРУКТУРА СООБЩЕСТВ ВОДНЫХ ОРГАНИЗМОВ

образных и коловраток в исследованных реках типична для водотоков Карелии и Мурманской области (Куликова, Сярки, 1990; Комулайнен и др., 2005; Круглова, 2008). Проведение дальнейших гидробиологических исследований на реках позволит значительно дополнить сведения о структуре и функционировании сообществ зоопланктона.

Таблица 2

Количественные показатели зоопланктона исследованных рек

Реки	Коловратки		Кладоцеры		Копеподы		Всего	
	$\frac{N}{B}$	%	$\frac{N}{B}$	%	$\frac{N}{B}$	%	$\frac{N}{B}$	%
Урокса	$\frac{20}{0.007}$	$\frac{20}{0.25}$	$\frac{50}{2.15}$	$\frac{50}{76.32}$	$\frac{30}{0.66}$	$\frac{30}{23.43}$	$\frac{100}{2.817}$	100
Унежма	$\frac{10}{0.004}$	$\frac{5.88}{0.05}$	$\frac{130}{6.46}$	$\frac{76.47}{91.45}$	$\frac{30}{0.60}$	$\frac{17.65}{8.50}$	$\frac{170}{7.064}$	100
Вожма	–	–	$\frac{60}{2.05}$	$\frac{35.29}{29.03}$	$\frac{110}{5.01}$	$\frac{64.71}{70.97}$	$\frac{170}{7.06}$	100
Летняя	$\frac{60}{0.84}$	$\frac{12.76}{9.01}$	$\frac{255}{7.13}$	$\frac{54.26}{76.51}$	$\frac{155}{1.35}$	$\frac{32.98}{14.48}$	$\frac{470}{9.32}$	100

Примечание. N – численность, экз/м³; B – биомасса, мг/м³.

Зообентос. В составе зообентоса исследованных водотоков выявлены: Nematoda, Oligochaeta (*Cognettia glandulosa* (Michaelsen 1888), *Fridericia callosa* (Eisen 1878)), Hirudinea, Bivalvia, Hydracarina, Heteroptera (*Aphelocheirus aestivalis* (Fabricius 1794)), Ephemeroptera (*Baetis rhodani* (Pictet 1843), *Baetis vernus* Curtis 1834, *Baetis fuscatus* (Linnaeus 1761), *Nigrobaetis digitatus* (Bengtsson 1912), *Nigrobaetis niger* (Linnaeus 1761), *Serratella ignita* (Poda 1761), *Heptagenia sulphurea* (Muller 1776), *Heptagenia dalecarlica* Bengtsson 1912), Plecoptera (*Taeniopteryx nebulosa* (Linnaeus 1758), *Leuctra fusca* (Linnaeus 1758), *Leuctra* sp., *Diura bicaudata* (Linnaeus 1758), *Isoperla difformis* (Klapalek 1909), *Isogenus nubecula* Newman 1833), Trichoptera (*Hydropsyche pellucidula* (Curtis 1834), *Hydropsyche sitalai* Doehler 1963, *Cheumatopsyche lepida* (Pictet 1834), *Arctopsyche ladogensis* (Kolenati 1859), *Rhyacophila nubila* Zetterstedt 1840, *Neureclipsis bimaculata* (Linnaeus 1758), *Brachycentrus subnubilus* Curtis 1834, *Lepidostoma hirtum* (Fabricius 1775), *Silo pallipes* (Fabricius 1781), *Oecetis notata* (Rambur 1842)), Diptera (Simuliidae – *Wilhelmia equina* (Linnaeus 1758), *Simulium* sp.; Chironomidae – *Eukiefferiella* sp., *Polypedilum pedestre* (Meigen 1830), *Glyptotendipes glaucus* (Meigen 1818); Ceratopogonidae; *Atherix ibis* (Fabricius 1798), *Dicranota* sp.), Odonata (*Onychogomphus forcipatus* (Linnaeus 1758)), Coleoptera (*Limnius* sp., *Elmis maugetti* Latreille 1798, *E. aenea* (Müller 1806)).

По численности и биомассе в зообентосе преобладали личинки амфибиотических насекомых – подёнок, ручейников, двукрылых (мошки, хирономиды). Средние численность и биомасса зообентоса пороговых участков водотоков бассейна Выгозерского водохранилища составили 3.2 ± 0.37 тыс. экз./м² и 10.3 ± 2.50 г/м². Количественные характеристики зообентоса по участкам представлены в табл. 3.

Таблица 3

Состав зообентоса исследованных водотоков

Группа	Река											
	Вожма		Унежма		Лекса		Летняя					
	N	B	N	B	N	B	среднее течение		приток р. Черная		низовье	
N							B	N	B	N	B	
Oligochaeta	0.00	0.00	0.14	0.00	0.00	0.14	0.03	0.01	0.01	0.05	0.20	0.26
Hirudinea	0.12	2.19	0.00	0.12	2.19	0.00	0.03	0.34	0.00	0.00	0.00	0.00
Bivalvia	0.37	11.94	0.05	0.37	11.94	0.05	2.13	8.67	0.02	0.08	0.09	0.02
Ephemeroptera	0.13	0.26	1.43	0.13	0.26	1.43	0.38	0.36	0.07	0.05	0.16	0.18
Plecoptera	0.11	0.54	0.22	0.11	0.54	0.22	0.24	0.11	0.12	0.09	0.11	0.10
Trichoptera	1.01	9.80	0.48	1.01	9.80	0.48	0.10	0.16	0.02	0.02	0.00	0.00
Simuliidae	0.53	0.73	0.50	0.53	0.73	0.50	0.04	0.01	0.90	1.29	0.00	0.00
Chironomidae	2.45	1.50	0.50	2.45	1.50	0.50	0.28	0.12	0.21	0.08	0.96	0.20
Прочие	0.15	2.52	0.39	0.15	2.52	0.39	0.48	2.56	0.05	0.90	0.13	1.26*
Всего	4.86	29.48	3.71	4.86	29.48	3.71	3.71	12.34	1.38	2.55	1.65	2.02
H	1.48		2.11		1.66		1.70		1.44		1.42	
Сапробность	1.66		1.55		1.73		1.62		1.37		2.00	

Примечание. * Преобладают брюхоногие моллюски; H – индекс Шеннона; N – средняя численность, тыс. экз./м²; B – средняя биомасса, г/м².

Численность и биомасса зообентоса в реках Унежма, Лекса и Летняя в среднем и верхнем течении, не подверженных влиянию хозяйственной деятельности человека и крупных озёр, соответствует средним значениям, характерным для водотоков бассейна Белого моря (Барышев, Веселов, 2005; Khrennikov et al., 2007). Биомасса зообентоса в р. Вожма выше, чем в других реках, за счет крупных двустворчатых моллюсков и личинок ручейников *Hydropsyche pellucidula* (*t*-критерий Стьюдента, $p = 0.05$) и выше средних значений по региону. Наблюдаемое повышение биомассы фильтрующих организмов отмечено на участках, расположенных ниже проточных озёр, что объясняется поступлением лимнического сестона в водоток. Сходное явление отмечено для более крупных, равнинных рек с многочисленными плёсами.

Для исследованных водотоков нами выявлены довольно низкие значения сапробности, что в целом соответствует средним для региона значениям (Барышев, 2011). Максимальные значения индекса сапробности отмечены для устьевых участков р. Летняя на территории пос. Летнереченский.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Состав и количественные характеристики сообществ водных организмов в исследованных реках в целом типичны для рек Республики Карелия. Основными факторами, определяющими структуру гидробиоценозов в водотоках и их участках, является освоенность прибрежной территории, озёрность и заболоченность водосборов. Чередование речных и озёрных участков, характерное для гидрографической сети Восточной Фенноскандии, объясняет присутствие в гидробиоценозах наряду с типичными реофильными формами случайных, часть которых доминирует в не свойственных им биотопах. Это особенно часто наблюдается на по-

СТРУКТУРА СООБЩЕСТВ ВОДНЫХ ОРГАНИЗМОВ

граничных (река – озеро) участках, сочетающих лотические и лентические условия, что, несомненно, необходимо учитывать при организации мониторинга в озёрно-речных системах. Влияние освоения прибрежной территории часто связано не только с поступлением повышенного количества биогенов, но и с увеличением освещенности и стока с прилегающей территории.

Результаты выполненных исследований структуры и функционирования сообществ водных организмов необходимы для инвентаризации флоры и фауны; оценки состояния и прогнозирования возможных изменений в речных экосистемах, для разработки системы водоохранных мероприятий.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Барышев И. А. Оценка сапробности сообществ зообентоса пороговых участков рек Восточной Фенноскандии по методу Пангле – Букка // Экология малых рек в XXI веке : Биоразнообразие, глобальные изменения и восстановление экосистем : тез. докл. Всерос. конф. с междунар. участием. Тольятти : Кассандра, 2011. С. 21.

Барышев И. А., Веселов А. Е. Количественная характеристика зообентоса некоторых рек бассейна Белого моря (Карельский, Терский и Архангельский берега) // Лососевидные рыбы Восточной Фенноскандии. Петрозаводск : Изд-во КарНЦ РАН, 2005. С. 23 – 30.

Верещагин Г. Ю. Возникновение и общий ход работ Олонецкой научной экспедиции в 1918 – 1923 гг. // Тр. Олонецкой науч. экспедиции. Ч. 1. Общие вопросы и организация экспедиции. Л., 1924. Вып. 1 – 2. 60 с.

Вислянская И. Г. Фитопланктон Выгозерского водохранилища // Гидробиология Выгозерского водохранилища. Петрозаводск : Изд-во КарФ АН СССР, 1978. С. 15 – 42.

Вислянская И. Г. Фитопланктон // Современное состояние водных объектов Республики Карелия. Петрозаводск : Изд-во КарНЦ РАН, 1998. С. 112 – 115.

Вислянская И. Г. Фитопланктон // Состояние водных объектов Республики Карелия. Петрозаводск : Изд-во КарНЦ РАН, 2007. С. 147 – 151.

Гидробиология Выгозерского водохранилища. Петрозаводск : Изд-во КарФ АН СССР, 1978. 192 с.

Гидроэкологические проблемы Карелии и использование водных ресурсов / под ред. Н. Н. Филатова, В. Х. Лифшица, Т. И. Регеранд, Ю. В. Карпечко. Петрозаводск : Изд-во КарНЦ РАН, 2003. 171 с.

Комулайнен С. Ф. Методические рекомендации по изучению фитоперифитона в малых реках. Петрозаводск : Изд-во КарНЦ РАН, 2003. 43 с.

Комулайнен С. Ф. Фитоперифитон рек Республики Карелия // Бот. журн. 2004 а. Т. 89, № 3. С. 18 – 35.

Комулайнен С. Ф. Экология фитоперифитона малых рек Восточной Фенноскандии. Петрозаводск : Изд-во КарНЦ РАН, 2004 б. 182 с.

Комулайнен С. Ф., Круглова А. Н., Барышев И. А. Структура гидробиоценозов в некоторых реках Карельского побережья Белого моря // Проблемы изучения, рационального использования и охраны ресурсов Белого моря : материалы IX Междунар. конф. Петрозаводск : КарНЦ РАН, 2005. С. 156 – 164.

Комулайнен С. Ф., Круглова А. Н., Хренников В. В., Широков В. А. Методические рекомендации по изучению гидробиологического режима малых рек. Петрозаводск : Изд-во КФ АН СССР, 1989. 41 с.

Комулайнен С. Ф., Чекрыжева Т. А., Вислянская И. Г. Альгофлора озер и рек Карелии. Таксономический состав и экология. Петрозаводск : Изд-во КарНЦ РАН, 2006. 78 с.

Круглова А. Н. О планктофауне малых лососевых рек Кольского полуострова // Биология внутренних вод. 2008. № 3. С. 8 – 13.

Куликова Т. П. Зоопланктон Выгозерского водохранилища // Гидробиология Выгозерского водохранилища Петрозаводск : Изд-во КарФ АН СССР, 1978. С. 80 – 89.

Куликова Т. П., Сярки М. Т. Особенности формирования планктонной фауны притоков Онежского озера // Притоки Онежского озера. Петрозаводск : Изд-во КарНЦ РАН, 1990. С. 77 – 99.

Макрушин А. В. Биологический анализ качества вод / Зоол. ин-т АН СССР. Л., 1974. 60 с.
Ресурсы поверхностных вод СССР. Т. 1. Кольский полуостров. Л. : Гидрометеиздат, 1970. 315 с.

Руководство по методам гидробиологического анализа поверхностных вод и донных отложений. Л. : Гидрометеиздат, 1983. 239 с.

Современное состояние водных объектов Республики Карелия. По результатам мониторинга 1992 – 1997 гг. / под ред. Н. Н. Филатова, Т. П. Куликовой, П. А. Лозовика. Петрозаводск : Изд-во КарНЦ РАН, 1998. 188 с.

Состояние водных объектов Республики Карелия. По результатам мониторинга 1998 – 2006 гг. / под ред. П. А. Лозовика, Т. П. Куликовой, Н. Н. Мартынова. Петрозаводск : Изд-во КарНЦ РАН, 2007. 210 с.

Khrennikov V. V., Baryshev I. A., Shustov Y. A., Pavlov V. N., Ilmast N. V. Zoobenthos of salmon rivers in the Kola Peninsula and Karelia (north east Fennoscandia) // Ecohydrology and Hydrobiology. 2007. Vol. 7, № 1. P. 71 – 77.

Komulainen S. The green algae as structural element of phytoplankton communities in streams of the northwestern Russia // Biology. 2008. Vol. 63, № 6. P. 859 – 865.

Komulainen S. Diatoms of periphyton assemblages of small rivers in north-western Russia // Stud. Trent. Sci. Nat. 2009. Vol. 84. P. 153 – 160.

УДК [598.292.2:591.5](571.61)

**ПОВЕДЕНИЕ И ВОКАЛИЗАЦИЯ КЛИНОХВОСТОГО СОРОКОПУТА
(*LANIUS SPHENOCERCUS* CABANIS, 1873)
НА РАННИХ СТАДИЯХ ГНЕЗДОВОГО ЦИКЛА**

А. С. Опаев

*Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН
Россия, 119017, Москва, Ленинский просп., 33
E-mail: opaev@rambler.ru*

Поступила в редакцию 24.02.13 г.

Поведение и вокализация клинохвостого сорокопуга (*Lanius sphenocercus* Cabanis, 1873) на ранних стадиях гнездового цикла. – Опаев А. С. – Клинохвостый сорокопуг – эндемик Восточной Азии, относящийся к компактной группе «серых сорокопугов». Сведения о его образе жизни немногочисленны. В работе приведены оригинальные материалы по поведению и вокализации этого вида на начальных стадиях гнездового цикла – от занятия участков до формирования и консолидации пары. Отмечена лабильность пространственных связей птиц в это время. Впервые проанализирована вокализация клинохвостого сорокопуга, наиболее разнообразная в это время. Прочие периоды жизни характеризуют данный вид как «молчаливый». Наиболее характерной вокализацией на начальных этапах гнездового цикла являются песни, свойственные как для самцов, так и для самок.

Ключевые слова: сорокопуги, социальное поведение, вокализация, песня.

Behaviour and vocalization of the Chinese Gray Shrike (*Lanius sphenocercus* Cabanis, 1873) at the beginning of its breeding cycle. – Opaev A. S. – The Chinese Grey Shrike is an endemic species in the Eastern Asia. It belongs to the Great Grey Shrike group, different from other representatives of the genus *Lanius* by a number of parameters. Data on the biology, vocalization and behavior of this species are scarce. Original materials on the behavior and vocalization of the Chinese Grey Shrike at the initial stages of its nesting cycle are given in the paper. The lability of the spatial behavior of birds within this time is noted. The vocalization of the Chinese Grey Shrike (most various at the initial stages of the nesting cycle) is analyzed for the first time. Songs (males and females both sing) are the most characteristic vocalization in this period.

Key words: shrike, social behavior, vocalization, song.

ВВЕДЕНИЕ

Клинохвостый сорокопуг относится к компактной группе «серых сорокопугов», по ряду признаков занимающих обособленное положение в роде *Lanius*. В современной трактовке эта группа, помимо интересующего нас вида, включает еще четыре: сорокопуги серый (*Lanius excubitor* Linnaeus, 1758), южный серый (*Lanius meridionalis* Temminck, 1820), большеголовый (*Lanius ludovicianus* Linnaeus, 1776) и гигантский (*Lanius giganteus* Przewalsky, 1887). Ряд особенностей поведения и вокализации четко отличают эти виды от всех прочих представителей рода (Панов, 2008).

Наиболее изучены к настоящему времени виды, обитающие в Европе и Северной Америке. Это сорокопуги серый, южный серый и большеголовый. Информация об азиатских видах группы более скудна. Практически ничего не известно

об образе жизни гигантского сорокопута, обитающего в высокогорьях восточного Тибета и Наньшаня. До недавнего времени этот вид рассматривался лишь в качестве подвида клинохвостого сорокопута.

Недостаточно изучен и второй азиатский эндемик – сорокопут клинохвостый. Сведения по биологии данного вида в Амурской области получены С. В. Винтером (1986)¹, а в Приморье – В. А. Нечаевым (1976). В указанных работах, однако, практически не затрагиваются вопросы брачного поведения и вокализации вида. В 2009 г. в Амурской области нами получены данные по поведению клинохвостого сорокопута на ранних стадиях гнездового цикла – в периоды распределения участков, формирования и консолидации пар. Кроме того, впервые подробно описана вокализация, наиболее разнообразная именно в это время. Результаты исследований представлены в настоящей работе.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал собран в апреле – начале мая 2009 г. в Амурской области (Хинганский заповедник, Антоновское лесничество). Клинохвостый сорокопут является здесь малочисленным (но локально обычным) гнездящимся видом (Антонов, Париков, 2010).

Ежедневными маршрутами в сумме охвачена площадь около 25 км². Большая часть этой территории представлена типичными для клинохвостого сорокопута стациями. Это влажные лесостепи (так называемые «амурские прерии»), характерные для умеренного пояса Восточной Азии.

За весь период наблюдений отмечено 3 холостых сорокопута, занимавшие временные участки (на которых держались не более 1 дня), и 3 пары. В состав пар могли входить и некоторые из отмеченных нами холостых особей, поскольку наблюдения за ними проведены в разные сроки. Птиц не метили, однако индивидуальные особенности коротких песен, характерных как для самцов, так и для самок, помогали различать птиц.

Запись звуков сорокопутов производили на профессиональный магнитофон Marantz PMD-222 при помощи микрофона Philips-180 с полосой пропускания до 18 – 20 кГц. Суммарная длительность фонограмм составила около 15 мин. Записи оцифрованы с частотой дискретизации 22 кГц. Фонограммы визуализировали на компьютере при помощи программы Syrinx. При построении спектрограмм использовали длину преобразования Фурье, равную 256 точкам, и окно Хэмминга. Звуки описывали следующими параметрами: длительность звука (с точностью до 10 мс²), нижняя и верхняя границы частотного спектра (до 0.1 кГц). Для характеристики вариационных рядов использовали медиану.

¹ Данные С. В. Винтера, в том числе неопубликованные, обобщены в работе Е. Н. Панова (2008).

² В редких случаях, когда исследуемые временные параметры оказывались менее 10 мс, мы ограничивались только их провизорной оценкой.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ**Прилет, биотопическое размещение и плотность**

Первые одиночные сорокопуть появляются в Хинганском заповеднике в начале апреля. В это время они держатся молча и широко перемещаются, не занимая постоянных участков, поэтому видеть их приходится нечасто. В период с 1 по 23 апреля 2009 г. мы наблюдали птиц лишь дважды: 6 и 17 апреля. Первую сформировавшуюся пару отметили 23 апреля. К концу наших наблюдений, 8 мая, встреченные нами пары еще не приступили к гнездованию. Между тем, по литературным данным, в низовьях р. Бурея (Среднее Приамурье) откладка первых яиц у четверти пар приходится на 19 – 24 апреля (Винтер, 1986). Столь явные отличия приведенных материалов от наших собственных наблюдений объясняются, скорее всего, фрагментарностью полученного нами материала.

За время наших наблюдений на площади 25 км² в разное время мы 3 раза отмечали холостых особей (во всех случаях наблюдавшихся в данной точке в течение не более одного дня) и 3 пары. При этом, вследствие лабильности пространственных связей клинохвостого сорокопуть на начальных стадиях гнездового цикла, одновременно на нашей контрольной площадке присутствовало не более двух пар (0.08 пары / км²). Не исключено, что позже численность их увеличилась. Так, здесь же в 2008 г. А. И. Антоновым (личн. сообщ.) было найдено 5 гнезд, принадлежащих этому виду, т.е. плотность составила 0.2 пары / км².

Сопоставление приведенных здесь сведений с теми, что содержатся в работе С. В. Винтера (1986), показывают, что никаких существенных изменений численности сорокопутов за более чем двадцатилетний период не произошло. Указанный автор отмечает, что в наиболее благоприятных местообитаниях плотность в разные годы была 0.34 и 0.23 пары / км².

При этом в самое последнее время (2010 – 2013 гг.) в пределах нашей контрольной площадки сорокопуть не отмечались вообще (А. И. Антонов, личн. сообщ.), что может указывать на сокращение численности или перераспределение птиц в пределах популяционного ареала.

Особенности местообитаний, занимаемых клинохвостым сорококопутьом в Среднем Приамурье, подробно описаны С. В. Винтером (1986; см. также: Панов, 2008). Здесь птицы занимают лесостепные участки, особенно часто – по верхним надпойменным террасам рек. Реже встречаются, с одной стороны, непосредственно в поймах, а с другой – не поднимаются на сопки. Ландшафт в местообитаниях клинохвостого сорококопутьа – это чередование открытых участков с невысокой травянистой и разреженной древесно-кустарниковой растительностью (чаще всего – древовидные ивы *Salix* spp., нередко собранные в небольшие куртины) (рис. 1). Присутствуют здесь и березовые рёлки, но сорококопутьы их устойчиво избегают, встречаясь изредка лишь по периферии.

С. В. Винтер (1986) в качестве главных требований к гнездовому участку в пределах Амура-Зейского плато указывает на избегание видом сомкнутых древесно-кустарниковых насаждений и участков с высоким травостоем. Эти материалы совпадают с полученными нами данными.

Вокализация

Клинохвостый сорокопут в целом считается видом молчаливым (Панов, 2008). Сказанное справедливо, по-видимому, для большинства периодов жизни этого вида, за исключением начала брачной поры. В это время птицы вокализируют довольно часто. Ниже впервые приводится аналитическое описание акустической сигнализации клинохвостого сорокопута на начальных стадиях гнездового цикла.



Рис. 1. Варианты местообитаний клинохвостого сорокопута в Хинганском заповеднике. Стрелкой отмечено прошлогоднее гнездо, найденное в 2008 г. А. И. Антоновым

словами, птица издает серию одного варианта песен прежде, чем перейти к серии, состоящей из иного типа. Число песен одного типа, исполненных подряд, в нашей выборке варьирует от 3 до 31 (медиана 12, $n = 9$).

Песни. Основу вокализации в это время составляют песни. Звонкие и далеко слышные, они характерны как для самцов, так и для самок. Мы не обнаружили различий в структуре данного типа вокализации и особенностях его использования у представителей разных полов.

Песни (рис. 2, а – ж) – это короткие звуки длительностью около 200 – 400 мс. Каждая особь имеет в своем репертуаре несколько их вариантов. Так, у двух особей (самец и самка из разных пар), для которых мы располагаем наиболее продолжительными фонограммами, репертуары составили соответственно 3 (всего записано 60 песен) и 2 (всего 56 песен) варианта. Эти варианты изображены для самца на рис 2, в, г, ж, а для самки – на рис. 2, д – е.

Песни исполняются в режиме периодической вариативности – иными

ПОВЕДЕНИЕ И ВОКАЛИЗАЦИЯ КЛИНОХВОСТОГО СОРОКОПУТА

В сериях песен паузы, разделяющие последовательные песни, существенно превышают их по длине. Этот показатель составляет 2 с (приведена медиана, разброс значений 1.3 – 4.5 с, $n = 33$). В то же время в некоторых случаях можно наблюдать и существенно более продолжительные паузы, но они встречаются редко (поэтому мы не включили их в охарактеризованную выше выборку). Максимальная продолжительность паузы между последовательными песнями составила 52 с.

Говоря о структуре песен клинохвостого сорокопута, можно выделить два их типа. Частотно-временные параметры каждого из них приведены в таблице.

К типу I (см. рис. 2, *a – в*) относятся песни, основу которых составляет одна продолжительная тоновая нота, лишенная частотной модуляции (свист). Эта же нота характеризует и зону основной концентрации энергии таких песен, которая локализована здесь в области около 2 – 3 кГц. Кроме того, присутствуют еще несколько «минорных» нот, более коротких и тише звучащих. Поэтому они несильно изменяют основное звучание звука. Кроме того, рассматриваемые «минорные» звуки часто имеют выраженную частотную модуляцию, чем существенно увеличивают ее глубину как характеристику всей песни (см. таблицу). Наконец, необходимо отметить выявленные нами в некоторых песнях этого типа (см., например: рис. 2, *в*) явления бифонии, которые обычно связывают со способностью птиц к независимой фонации посредством правой и левой частей сирикса (Zollinger, Suthers, 2004).

Песни типа II (см. рис. 2, *г – ж*) включают акустические конструкции, представляющие собой объединение двух одинаковых звуков. Поэтому такие песни

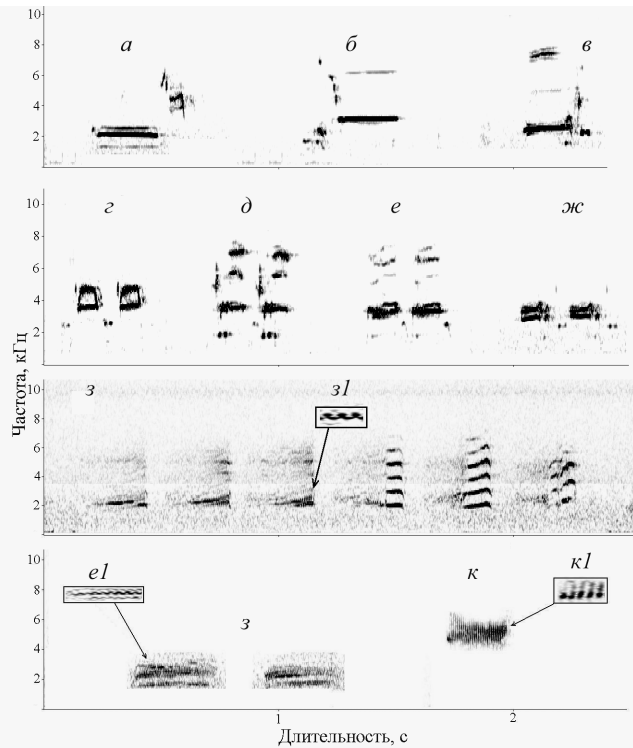


Рис. 2. Элементы вокализации клинохвостого сорокопута: песни типа I (*a – в*); «сдвоенные» песни типа II (*г – ж*); ювенильный сигнал (*з*), низкочастотный звук с неглубокой частотной модуляцией (*е*), «звонкая трель» (*к*); *зI*, *eI*, *кI* – фрагменты звуков, помеченные стрелками, но данные при большем временном разрешении

можно назвать «сдвоенными». Длительность песен типа II не отличается достоверно (критерий Манна – Уитни) от длительности песен типа I за счет того, что каждый из звуков в составе «сдвоенных» песен относительно короток (см. таблицу). Еще одно отличие между песнями разных типов касается занимаемого ими частотного диапазона. Более широкие его показатели, в пределах которых распределение энергии более равномерно в сравнении с песнями типа I (см. рис. 2), придают песням типа II более «резкое» звучание.

Частотно-временных параметры разных типов песен клинохвостого сорокопута

Тип песни	Длительность песни	Нижняя граница спектра	Верхняя граница спектра	Длительность звука в «сдвоенных» песнях	Длительность паузы между звуками в «сдвоенных» песнях
Тип I	360 мс (220 – 440 мс, <i>n</i> = 23)	6.4 кГц (3.1 – 7.5 кГц, <i>n</i> = 23)	1.3 кГц (1 – 2 кГц, <i>n</i> = 23)	–	–
Тип II	340 мс (250 – 420 мс, <i>n</i> = 34)	1.7 кГц (1.4 – 3.4 кГц, <i>n</i> = 34)	4.1 кГц (3.7 – 7.8 кГц, <i>n</i> = 34)	160 мс (100 – 200 мс, <i>n</i> = 30)	60 мс (40 – 100 мс, <i>n</i> = 32)

Примечание. Приведены медианы, в скобках указаны крайние значения и число измерений (*n*).

Всего в имеющихся в нашем распоряжении фонограммах мы выделили 7 вариантов песен: 3 из них относились к типу I, а остальные – к типу II. Большинство записанных песен принадлежало самцам (всего 3 особи). У нас имеется фонограмма лишь одной самки, на которой представлены два варианта песен, относящихся к типу II (см. рис. 2, *d* – *e*). Одинаковых песен у заведомо разных особей не отмечено, что позволяет предполагать определенную индивидуальную специфичность этого типа вокализации.

Иные вокализации (за исключением песен) встречаются на начальных стадиях гнездового цикла клинохвостого сорокопута реже. Наиболее характерная из них – это так называемый «ювенильный сигнал» (по терминологии: Панов, 2008). Название данного типа вокализации обусловлено его значительным сходством у взрослых птиц с сигналом «выпрашивания корма» птенцов (см., например: Yamagishi, Saito, 1985).

У видов группы серых сорокопутов этот сигнал часто используется птицами (преимущественно – самками) на начальных стадиях гнездового цикла – в периоды от формирования пары до начала откладки яиц. Физическая структура данного типа вокализации тоже в целом сходна у всех видов. У клинохвостого сорокопута нам удалось записать лишь несколько серий таких звуков в исполнении одной из находившихся под наблюдением самки. «Ювенильный сигнал» этого вида представляет собой серию звуков длительностью 70 – 310 мс (медиана 230, *n* = 33), разделенных паузами длиной 90 – 560 мс (медиана 150, *n* = 25). Количество звуков в секвенции может широко варьировать: серия максимальной длительности включала в себя 16 звуков. Говоря о структуре составляющих серии звуков, можно выделить два их крайних варианта, между которыми имеются переходные. Первый из них (первые три звука на рис. 2, *з*) представляет собой посылки с преимущест-

ПОВЕДЕНИЕ И ВОКАЛИЗАЦИЯ КЛИНОХВОСТОГО СОРОКОПУТА

венно шумовым спектром заполнения и максимумом концентрации энергии в области около 2 – 3 кГц. При большем временном разрешении видна «ступенчатая» частотная модуляция этих звуков с периодом около 5 мс (см. рис. 2, з1), обуславливающая их «трелеподобную» структуру. Ко второму варианту относятся посылки, характеризующиеся более широким частотным диапазоном, внутри которого вполне отчетливо видна их гармоническая структура (последние три звука на рис. 2, з). Оба названных варианта могут подчас присутствовать в одной и той же серии (одна из них представлена на рис. 2, з). При этом во всех отмеченных нами случаях звуки, относимые к разным вариантам, чередовались не хаотично, но, будучи организованы в последовательности, объединяющими сходные по своим частотно-временным параметрам звуки. Таким образом, здесь мы видим нечто вроде реализации принципа периодической вариативности, характерного для секвенций песен.

Кроме вышеописанных, нами выявлено еще два типа вокализаций клинохвостого сорокопута. Обе они редки и отмечены лишь по одному разу. Первая из них – это низкочастотный (максимальная концентрация энергии в области 1.5 – 3 кГц) шумоподобный трелевой звук с неглубокой частотной модуляцией (период около 5 мс). Нами записана короткая серия, состоящая из трех таких звуков (два из них изображены на рис. 2, е).

Наконец, на наших фонограммах имеется один звук, который, по аналогии с очень похожей посылкой из репертуара южного серого сорокопута, можно назвать «звонкой трелью» (Панов, 2008). Трель (см. рис. 2, к) представляет собой секвенцию из быстро следующих друг за другом коротких (около 5 мс) импульсов с максимумом концентрации энергии в области около 4.3 – 6 кГц. Длительность паузы, разделяющей последовательные импульсы, – около 2 мс. Единственная записанная нами «звонкая трель» включала в себя 31 импульс.

Поведение на ранних стадиях гнездового цикла

Поведение одиночных птиц. Холостые птицы (мы предполагаем, что в большинстве случаев это самцы) слабо привязаны к определенному участку, а поведение саморекламирования фактически не выражено. В это время сорокопуты широко перемещаются и держатся молча. Во всех случаях встреч холостых птиц мы наблюдали их на данном участке только в течение нескольких часов, а на следующий день (и в последующие) уже не отмечали.

Основной вид активности холостых птиц – это поиск пищи. Элементы, которые позволительно было бы отнести к категории демонстративного, встречаются редко. Действительно, даже характерное для серого сорокопута «пассивное саморекламирание» (птица молча сидит на вершине дерева, будучи хорошо заметной, – см., например: Опаев, 2012), встречается у рассматриваемого вида нечасто: эти птицы обычно используют в качестве присад кустарники или небольшие деревья (ивы и березы высотой около 1 – 3 м). Видеть сорокопутов на вершинах более высоких деревьев приходится редко. Этой особенностью поведение холостых птиц отличается от тех, которые уже сформировали пару.

В одном случае мы наблюдали, как одиночный сорокопут в течение около 20 с лазал в развилке главного ствола ивы (высотой около 5 м), часто касаясь вет-

вей своим брюхом. Такое поведение очень напоминает демонстрацию, связанную с начальными этапами гнездостроения у других видов из группы «серых сорокопутов» (Панов, 2008).

Формирование и консолидация пары. Первую встречу партнёров непосредственно наблюдать нам не удалось. Однако можно предполагать, что поведение птиц в это время мало выразительно и не обнаруживает существенных отличий от того, что уже описано нами для холостых птиц. Будущие партнёры держаться поблизости, перемещаясь в поисках подходящего участка. Интенсификация вокальной активности, равно как и усиление общей экспрессивности поведения птиц, наблюдается позже – тогда, когда участок выбран.

Так, 23 апреля мы наблюдали пару сорокопутов, держащихся на расстоянии не менее 5 – 10 м друг от друга. Определенного центра активности этой пары выявить не удалось, обычно были значительные перемещения (в одном случае птицы перелетели друг за другом на расстоянии не менее 600 м). Однако уже на следующий день участок обитания этой пары был вполне определен – сорокопуть обосновались примерно в 1 км от места их первой встречи.

Участок обитания пары сорокопутов не имеет чётких границ. У трех пар его размеры составили 22 га (3 дня наблюдений), 4 га (2 дня) и 20 га (2 дня). Все участки располагались изолированно друг от друга, поэтому никаких взаимодействий между их владельцами мы не отметили. В пределах участка обитания можно выделить центр активности. Обязательным его компонентом является наличие небольших (высотой около 5 – 8 м) густых ив, служащих излюбленным местом гнездования клинохвостых сорокопутов в Хинганском заповеднике (см. рис. 1).

Выбор участка обитания и, в особенности, центра активности парой сорокопутов совпадает с общей интенсификацией их брачного поведения. В это время оба партнёра часто издают серии коротких песен. Каждая особь имеет в своем репертуаре не менее их 2 – 3 вариантов, исполняемых в режиме периодической вариативности.

Роль социального доминанта принадлежит в это время самке. Во-первых, именно ее вокальная активность зачастую отмечается в центре активности, куда она таким образом привлекает самца. Во-вторых, именно самка чаще пытается сблизиться со своим партнёром. Типичной является следующая ситуация. Сидя на вершине ивы в центре активности, самка издает серии коротких песен. Самец, который находится часто на некотором удалении, отвечает ей сериями коротких песен и подлетает ближе. Часто он опускается на то же, либо соседнее дерево с тем, на котором сидит самка. В любом случае расстояние между партнерами не менее 5 м.

Наши наблюдения показывают, что самец избегает в это время сблизиться со своей партнёршей на более близкое расстояние, хотя она иногда и предпринимает такие попытки. Так, в одном случае самка попыталась приблизиться к сидящему в 5 – 6 м от нее самцу – последний сразу улетел. В другом случае мы наблюдали, как самец летел прямо к сидящей на вершине берёзы самке, однако, не долетев до нее несколько метров, резко изменил траекторию и опустился на землю.

Таковы основные особенности поведения сорокопутов непосредственно после выбора гнездового участка. Несколько позже, нередко уже в этот же день, либо на

ПОВЕДЕНИЕ И ВОКАЛИЗАЦИЯ КЛИНОХВОСТОГО СОРОКОПУТА

следующий, самка начинает все чаще издавать ювенильный сигнал. Среди других звуков, отмеченных в это время, можно указать «звонкую трель» самца (см. рис. 2, з) и «сигнал тревоги» (см. рис. 2, д) в исполнении самки (часто эти звуки перемежаются вполне типичными ювенильными сигналами).

В 2 из 3 наблюдаемых нами случаев пара после 1 – 2 дней описанных взаимодействий распалась. В течение 1 дня после этого мы отмечали на участке только одну птицу, затем и она исчезла. Что касается третьей из находившихся под наблюдением пар, то о дальнейшей ее судьбе данных мы не имеем. Эти птицы держались на участке не менее 3 дней, после чего мы закончили свои исследования. Таким образом, по крайней мере, часть пар распадается на ранних стадиях гнездового цикла, либо птицы перемещаются на другие участки. Это вполне подтверждает уже отмеченную нами лабильность пространственных связей клинохвостого сорокопута.

За помощь в организации и проведении полевых исследований мы благодарны сотрудникам Хинганского заповедника А. И. Антонову, М. С. Бабыкиной, М. П. Париллову и В. А. Кастрикину. Работа осуществлялась под руководством Е. Н. Панова.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 11-04-01302-а) и гранта Президента Российской Федерации (МК-4457.2013.4).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Антонов А. И., Париллов М. П. Кадастр птиц Хинганского заповедника и Буреинско-Хинганской (Архаринской) низменности / Ин-т водных и экологических проблем ДВО РАН. Хабаровск, 2010. 104 с.

Винтер С. В. Биология клинохвостого сорокопута в Среднем Приамурье // Орнитология. 1986. Вып. 21. С. 58 – 68.

Нечаев В. А. К биологии клинохвостого сорокопута в Приморье // Орнитология. 1976. Вып. 12. С. 118 – 124.

Онаев А. С. Поведение и вокализация серого сорокопута *Lanius excubitor* на ранних стадиях гнездового цикла // Тр. Окского государственного биосферного заповедника. Рязань : Голос губернии, 2012. Вып. 27. С. 17 – 34.

Панов Е. Н. Сорокопуть (семейство Laniidae) мировой фауны. Экология, поведение, эволюция. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2008. 650 с.

Zollinger S. A., Suthers R. A. Motor mechanisms of a vocal mimic : implication for birdsong production // Proc. R. Soc. London. B. 2004. Vol. 271, № 1538. P. 483 – 491.

Yamagishi S., Saito M. Function of courtship feeding in the Bull-headed Shrike, *Lanius bucephalus* // J. Ethol. 1985. Vol. 3, № 2. P. 113 – 121.

УДК [598.321:591.526](470.44-12)

СТРУКТУРА НАСЕЛЕНИЯ НАЗЕМНОГНЕЗДЯЩИХСЯ ПТИЦ САРАТОВСКОГО ЗАВОЛЖЬЯ И ЕЁ ВНУТРИВЕКОВАЯ И МЕЖГОДОВАЯ ДИНАМИКА

М. Л. Опарин, О. С. Опарина, А. Б. Мамаев, О. А. Рубан

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

Поступила в редакцию 24.05.13 г.

Структура населения наземногнездящихся птиц саратовского Заволжья и её внутривековая и межгодовая динамика. – Опарин М. Л., Опарина О. С., Мамаев А. Б., Рубан О. А. – Статья посвящена динамике структуры населения наземногнездящихся птиц степного Заволжья, рассматриваются как вековые тренды, так и ее межгодовые изменения. Показано, что в разные фазы внутривекового климатического цикла структура населения рассматриваемой экологической группы птиц меняется коренным образом. На примере населения жаворонков опустыненной степи северной части Прикаспийской низменности показана межгодовая динамика структуры населения этой таксономической группы птиц, которая выражается в ежегодной смене доминанта и изменении статуса отдельных видов.

Ключевые слова: сухие степи, опустыненные степи, наземногнездящиеся птицы, динамика структуры населения птиц, Саратовская область.

Population structure of ground-nesting birds in the Saratov Trans-Volga region and its intracentury and interannual dynamics. – Oparin M. L., Oparin O. S., Mamayev A. B., and Ruban O. A. – The paper is devoted to the structure dynamics of the population of ground-nesting birds in the steppe Trans-Volga region; both intracentury trends and interannual changes are considered. The population structure of the ecological bird group considered in different phases of its intracentury climatic cycle is shown to change radically. With lark populations in the deserted steppe of the northern Caspian Depression as an example, the interannual dynamics of the population structure of this taxonomic bird group is shown, which is expressed as an annual dominant change and changes in the status of separate species.

Key words: dry steppes, deserted steppes, ground-nesting birds, bird population structure dynamics, Saratov region.

ВВЕДЕНИЕ

В минувшем столетии в подзоне сухих степей Заволжья произошли значительные изменения орнитокомплексов степных местообитаний в результате антропогенной трансформации ландшафтов и спонтанной динамики ареалов и численности птиц, происходящих, скорее всего, в связи с изменением климата (Опарин и др., 2000 *а, б*, 2001, 2002, 2003; Опарин, Опарина, 2006; Опарин, 2007, 2008). Такие же явления наблюдались и в других степных регионах (Белик, 2000; Баник, Вергелес, 2000; Коханов, 2000 и др.).

В последнее десятилетие минувшего и в начале нового столетия эти процессы происходили на фоне демуляции растительности на значительных площадях залежных земель в трансформированных человеком степных экосистемах. Залежные

СТРУКТУРА НАСЕЛЕНИЯ НАЗЕМНОГНЕЗДЯЩИХСЯ ПТИЦ

и пастбищные сукцессии охватывают около 33% площади описываемого района. Возникает вопрос: каким образом реагируют на них орнитокомплексы кампофилов, сложившиеся в описываемом районе в конце 1990-х гг.?

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В основу нашего исследования был положен анализ литературных источников (Волчанецкий, Яльцев, 1934; Волчанецкий, 1937; Юдин, 1952; Лебедева, 1968; Лебедева, Мозговой, 1968) и наблюдения авторов статьи, выполненные в описываемом районе в 1996 – 2013 гг. (Опарин и др., 2000 *а, б*, 2001, 2002, 2003; Опарин, Опарина, 2006; Опарин, 2008).

Для характеристики населения жаворонков в Прикаспийской низменности в Александрово-Гайском и Новоузенском районах Саратовской области в мае 2011 – 2013 гг. выполнены маршрутные учёты их численности. Плотность гнездовых пар определялась по поющим самцам, один поющий самец приравнивался к гнездящейся паре. Использовался маршрутный метод с нефиксированной шириной учётной полосы (Бибби и др., 2000). Учёты осуществлялись в утренние и предзакатные часы во время наибольшей активности птиц. Пешие маршруты располагались на открытых целинных участках. Длина одного маршрута варьировала от 1000 до 2000 м. Всего за три сезона по маршрутам пройдено 55.485 км. Для экологического анализа авифауны мы использовали показатель обилия птиц – плотность гнездового населения на 100 км², а для характеристики структуры населения – долю вида в % (Бигон и др., 1989).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

По данным И. Б. Волчанецкого и Н. П. Яльцева (1934), состав населения птиц, гнездящихся в фоновых местообитаниях сухой степи Заволжья в конце 1920-х гг., был следующим. Доминировал малый жаворонок (*Calandrella brachydactyla*), субдоминантами были серый (*Calandrella rufescens*) и чёрный (*Melanocorypha yeltoniensis*) жаворонки, а второстепенными – белокрылый (*Melanocorypha leucoptera*), степной (*Melanocorypha calandra*), полевой (*Alauda arvensis*) и хохлатый (*Galerida cristata*) жаворонки. Обыкновенная каменка (*Oenanthe oenanthe*) и каменка-плясунья (*Oenanthe isabellina*) были содоминантами, изредка встречалась каменка-пleshанка (*Oenanthe plechanka*). К второстепенным видам относились полевой конёк (*Anthus campestris*), жёлтая (*Motacilla flava*) и желтолобая (*Motacilla lutea*) трясогузки, луговой чекан (*Saxicola rubetra*), серая славка (*Sylvia communis*), садовая овсянка (*Emberiza hortulana*), камышовая овсянка (*Emberiza schoeniclus*), северная бормотушка (*Hippolais caligata*). Немногочисленны были дрофы (*Otis tarda*), чаще встречались стрепеты (*Tetrax tetrax*). Из гнездящихся в степи куликов обычны были чибисы (*Vanellus vanellus*), степные тиркушки (*Glareola nordmanni*), более редкими парами встречались кречётки (*Chettusia gregaria*), большой кроншнеп (*Numenius arquata*), авдотка (*Burhinus oedicnemus*). Достаточно обычны были коростель (*Crex crex*), перепел (*Coturnix coturnix*), серая куропатка (*Perdix perdix*). Из хищных птиц, гнездящихся на земле, обыкновенен был степной орёл (*Aquila nipalensis*), встречались редкие пары орлана-долгохвоста (*Haliaeetus leucorhynchus*),

весьма обычен был степной лунь (*Circus macrourus*), реже встречался луговой лунь (*Circus pygargus*), редкими парами, но постоянно, гнезвился в Приерусланской степи полевой лунь (*Circus cyaneus*).

В 1940 – 1960-х гг. население птиц степных местообитаний оставалось примерно таким же, однако редким на гнездовании стал степной орёл, исчез орлан-долгохвост; стрепет и дрофа также были крайне немногочисленны, тиркушка и кречётка лишь предполагались на гнездовании, так как были встречены только во время пролета. Среди жаворонков доминировали серый и малый, субдоминантами были белокрылый и полевой, второстепенным – чёрный жаворонок, не упоминался вовсе степной жаворонок. Численность полевого конька и каменки-плясуньи оценена К. А. Юдиным (1952) как низкая. Л. А. Лебедева (1968), обследовав эту территорию в самом конце 1950-х – начале 1960-х гг., к доминантам отнесла белокрылого жаворонка, к субдоминантам – чёрного и полевого, к второстепенным видам – степного, малого и серого жаворонков, а также обыкновенную каменку (табл. 1).

Таблица 1
Внутривековая динамика структуры населения жаворонков в зональных местообитаниях сухих степей Волго-Уральского междуречья

Вид	Статус вида в структуре населения			
	Годы наблюдений			
	1920	1940	1960	2000
<i>Calandrella rufescens</i>	■	■	■	■
<i>Calandrella cinerea</i>	■	■	■	■
<i>Melanocorypha yeltoniensis</i>	■	■	■	■
<i>Melanocorypha leucoptera</i>	■	■	■	■
<i>Melanocorypha calandra</i>	■	■	■	■
<i>Alauda arvensis</i>	■	■	■	■
<i>Galerida cristata</i>	■	■	■	■

Примечание. 1920-е гг. – по И. Б. Волчанецкому, Н. П. Яльцеву (1934); 1940-е гг. – по К. А. Юдину (1952); 1960-е – по Л. А. Лебедевой (1968). ■ – доминантный, ■ – субдоминантный, ■ – второстепенный.

Материалы, полученные в результате ретроспективного анализа орнитокомплекса кампофилов и гнездящихся на земле дендрофилов на основе перечисленных выше фаунистических реперов, а также данные авторов статьи о современном состоянии этой группы видов приведены в табл. 1. Из приведенных данных следует, что в течение XX в. в подзоне сухих степей Заволжья из гнездящихся на земле 42 видов птиц сократили численность и в некоторых случаях исчезли на гнездовании 22 вида, из них подавляющее большинство являются представителями степного и пустынного фаунистических комплексов. В то же время увеличили численность, а в некоторых случаях вновь появились на описываемой территории 13 видов птиц, среди них более половины относятся к лесному фаунистическому комплексу, а вместе с широко распространенными они составляют две трети обитающих здесь видов. Не изменили численности всего 7 видов, среди них более половины являются широко распространенными.

В начале XX в. на описанной территории в степных местообитаниях зафиксировано 37 видов наземногнездящихся птиц. Среди них широко распространенные виды составляли 34.2%, лесные – 5.3%, степные – 36.8%, пустынные – 23.7%. В

СТРУКТУРА НАСЕЛЕНИЯ НАЗЕМНОГНЕЗДЯЩИХСЯ ПТИЦ

конце века здесь же зафиксировано 34 таких вида. Из них к широко распространенным относятся 34.4%, к лесным – 8.6%, степным – 40.0%, пустынным – 17.1%.

Таблица 2

Список видов наземногнездящихся птиц в фоновых местообитаниях
сухой степи Заволжья

Виды птиц	Обилие видов птиц	
	1920 – 1960-е гг.	1990 – 2010-е гг.
1	2	3
Виды, увеличившие обилие		
<i>Circus pygargus</i> – ш	С	Д
<i>Emberiza hortulana</i> – ш	С	Д
<i>Alauda arvensis</i> – с	С	Д
<i>Emberiza schoeniclus</i> – ш	Р	С
<i>Sylvia communis</i> – л	Р	С
<i>Circus aeruginosus</i> – ш	Р	С
<i>Saxicola rubetra</i> – л	Р	С
<i>Hippolais caligata</i> – п	Р	С
<i>Anthropoides virgo</i> – с	О	Р
<i>Motacilla citreola</i> – ш	О	У
<i>Saxicola torquata</i> – л	О	У
<i>Emberiza calandra</i> – с	О	У
<i>Emberiza bruniceps</i> – с	О	У
13 видов (ш – 5, л – 3, с – 4, п – 1)		
Виды, не изменившие обилие		
<i>Motacilla flava</i> – ш	С	С
<i>Motacilla lutea</i> – ш	С	С
<i>Asio flammeus</i> – ш	С	С
<i>Coturnix coturnix</i> – с	С	С
<i>Otis tarda</i> – с	С	С
<i>Vanellus vanellus</i> – ш	С	С
<i>Galeridae cristata</i> – п	Р	Р
7 видов (ш – 4, с – 2, п – 1)		
Виды, уменьшившие обилие		
<i>Oenanthe isabellina</i> – п	Д	С
<i>Tetrax tetrax</i> – с	Д	Р
<i>Grus grus</i> – ш	Р	О
<i>Perdix perdix</i> – с	Д	С
<i>Crex crex</i> – ш	С	Р
<i>Chettusia gregaria</i> – с	С	О
<i>Glareola nordmanni</i> – с	С	У
<i>Numenius arquata</i> – ш	С	Р
<i>Burhinus oedicephalus</i> – п	С	У
<i>Calandrella brachydactyla</i> – п	Д	Р
<i>Calandrella rufescens</i> – п	С	Р
<i>Melanocorypha yeltoniensis</i> – с	Д	О

Окончание табл. 2

1	2	3
<i>Melanocorypha leucoptera</i> – с	С	Р
<i>Melanocorypha calandra</i> – с	С	Р
<i>Anthus campestris</i> – с	С	Р
<i>Oenanthe oenanthe</i> – ш	С	Р
<i>Oenanthe plechanka</i> – п	Р	О
<i>Circus macrourus</i> – с	Д	У
<i>Circus cyaneus</i> – ш	Р	О
<i>Aquila nipalensis</i> – с	С	О
<i>Haliaeetus leucoryphus</i> – п	У	О
<i>Falco naumanni</i> – с	Р	О
22 вида (ш – 5, с – 11, п – 6)		
Всего видов	37	34

Примечание. Д – доминантный, С – субдоминантный, Р – редкий, У – уникальный, О – отсутствует; л – лесной, ш – широко распространенный, с – степной, п – пустынный (типизация видов на степные и т.п. приведена по Б. К. Штегману (1937) с дополнениями авторов статьи). Названия птиц даны по Л. С. Степаняну (2003).

Наиболее значительные отличия фиксируются в отношении изменения обилия наземногнездящихся степных птиц Заволжья. В 1990 – 2010-х гг. в подзоне сухих степей увеличили численность в основном лесные и широко распространенные виды. Сократили численность и исчезли на рассматриваемой территории в основном виды степного и пустынного фаунистических комплексов. Если рассматривать комплекс наземногнездящихся птиц без учета тенденций изменения численности, количество широко распространенных и лесных видов от начала к концу столетия увеличилось всего на 3.5%. Как и в начале века, более половины видов наземногнездящихся птиц являются степными и пустынными.

Следует отметить (см. табл. 1), что степной жаворонок присутствовал в описываемом районе в 1920-х гг., не регистрировался – в 1940-х гг. и отмечен в конце 1950-х гг. и в настоящее время. К концу 1950-х гг. доминантом вместо серого жаворонка стал белокрылый. В 1980 – 1990 гг. эти виды в Приерусланской степи Заволжья не регистрировались вовсе, и лишь в 2001 г. мы отметили гнездование белокрылого жаворонка у истоков и в верхнем течении Соленой Кубы на скотосбное и солонцовых комплексах. Весной этого года отдельные гнездящиеся пары белокрылых жаворонков были зарегистрированы нами на солонцовых пятнах в балке Чилижный Дол на востоке Краснопартизанского района, примерно в 200 км на северо-восток от описываемой территории. Этот вид был широко распространен в Заволжье вплоть до 2005 г., а в 2006 г. лишь в пустынной степи Прикаспийской низменности встречались отдельные пары этого жаворонка.

В конце 1990-х и начале 2010-х гг. в составе орнитокомплекса наземногнездящихся птиц в подзоне сухих степей Заволжья доминируют 3 вида: полевой жаворонок, луговой лунь и садовая овсянка. Данные процессы, с одной стороны, вызваны спонтанными изменениями ареалов и численности отдельных видов, вероятнее всего, в связи с изменением климата, с другой стороны, обусловлены антропо-

СТРУКТУРА НАСЕЛЕНИЯ НАЗЕМНОГНЕЗДЯЩИХСЯ ПТИЦ

погенными причинами и изменениями, происходящими в хозяйственной деятельности человека.

Из расселяющихся видов нами зарегистрирован журавль-красавка, который гнездится в описываемом районе на целине, паровых полях, заросших сорняками, и молодых залежах, редко на полях зерновых. Плотность гнездования составляет от 1 до 4 пар на 100 км². Черноголовый чекан гнездится очень редкими парами в луговых ассоциациях, имеющих в степи по мезопонижениям рельефа. На описываемой территории появилась также просянка, гнездовые пары которой встречаются на некоторых целинных участках с отдельно стоящими кустами, вблизи прудов, на которых производится выпас (Опарин и др., 2002).

Несколько видов, связанных в степи с локальными комплексами растительности (заросли степных кустарников, полыни высокой), в связи с появлением больших массивов залежей различного возраста расселились в них и изменили свое обилие. Это – садовая овсянка и северная бормотушка. Другие виды данного комплекса хотя и гнездятся на залежах, но не имеют высокой численности. Это серая славка, луговой чекан, камышовая овсянка (Опарин и др., 2001; Опарин, Опарина, 2006).

Господствующее положение в орнитокомплексах кампофилов занял второстепенный прежде вид – полевой жаворонок. С другой стороны, в силу спонтанных, либо наведенных антропогенным воздействием изменений численности и площади ареалов многие доминантные виды, определявшие физиономичность комплекса кампофилов степи (малый, серый, чёрный, белокрылый, степной жаворонки, каменка-плясунья, степной орёл и др.), либо вовсе не принимают участия в формировании современного птичьего населения, либо участие их крайне незначительно. Причины, обусловившие эти изменения, множественны, взаимодействие их сложно и не всегда явно. Однако сокращение численности каменки-плясуньи, сохранение лишь отдельных гнездящихся пар обыкновенной каменки и полное исчезновение гнездящихся пар степного орла обусловлено практическим исчезновением на этой территории поселений малого суслика (Опарин, Опарина, 2000). Причины исчезновения малого суслика кроются, по всей вероятности, в фрагментации пригодных для его поселений местообитаний, сокращении пастбищной нагрузки и наступлении неблагоприятной для этого вида гумидной фазы климатического цикла. Единственный участок с поселениями малого суслика с плотностью выше 20 особей на 1 га летом 2006 г. был обнаружен нами на юго-восток от пос. Александров-Гай Саратовской области. Он занимал площадь около 20 км², и в его пределах гнездились три пары степного орла и две пары курганников (*Buteo rufinus*). К 2013 г. численность сусликов в этом поселении резко сократилась, и здесь на гнездовании мы зарегистрировали лишь пару степных орлов и пару курганников. Доминирование в сообществе кампофилов Приерусланской степи полевого жаворонка обуславливается, по-видимому, его высокой экологической толерантностью к антропогенным воздействиям, благоприятной фазой современного климатического цикла и снятием прессы конкуренции со стороны резко сокративших численность или вовсе исчезнувших на большей части описываемой территории других видов жаворонков. Сокращение численности степной тиркушки и исчезновение кречётки, как и ряда жаворонков, вызвано, скорее всего, спонтанными

процессами, протекающими в природе, которые были усугублены антропогенным воздействием. В качестве иллюстрации данного предположения можно привести сокращение численности и практическое исчезновение белокрылого жаворонка в Приерусланской степи к концу 1970-х гг. при благоприятной для него пастбищной дигрессии растительности. На фоне процессов сокращения численности и исчезновения одних видов в последнее время в Приерусланской степи появились новые виды, для которых в настоящее время характерно расширение ареала. Это вселенцы, как с востока, так и с запада: журавль-красавка, черноголовый чекан, просянка.

Относительно полный комплекс населения жаворонков, свойственный прежде степям Волго-Уральского междуречья, сохранился в пределах Саратовской области лишь на крайнем юго-востоке в опустыненной степи Прикаспийской низменности.

Таблица 3

Межгодовая динамика численности жаворонков в опустыненной степи северной части Прикаспийской низменности

Виды	2011 г.	2012 г.	2013 г.
	особей на 100 га		
<i>Alauda arvensis</i>	25.3±6.1	51.5±5.8	142.5±5.2
<i>Calandrella rufescens</i>	108.5±3.6	16.7±1.3	97.8±2.9
<i>Melanocorypha leucoptera</i>	69.5±5.0	225.2±3.3	65.1±5.9
<i>M. yeltoniensis</i>	27.9±5.9	42.1±6.6	33.7±3.8
<i>M. calandra</i>	150.7±2.1	100.9±5.0	211.6±3.3
Суммарная плотность	381.9±4.5	436.5±6.6	550.6±4.2
Общая длина маршрутов, м	15325	18761	21399

Здесь обитают 5 видов жаворонков, которые в систематическом отношении распределяются по 3 родам (табл. 3).

На проложенных нами маршрутах полевой жаворонок встречался в палинах и сухих лиманах. В мае 2011 г. средняя плотность этого вида

жаворонков в районе исследований составляла 25.3±6.1 особ./100 га. Весной 2012 г. она достигала 51.5±5.8 особ./100 га. Весной 2013 г. численность полевых жаворонков заметно возросла и на маршрутах мы зарегистрировали 106 особей, а плотность этого вида составила 142.5±5.2 особ./100 га. В настоящее время полевой жаворонок распространен по всей Прикаспийской низменности саратовского Заволжья. На описываемой территории доля этого вида в сообществе жаворонков последовательно возрастала от 6.6% в 2011 г. до 7.3% в 2012 г., а в 2013 г. составила уже 21.4%. Однако его распространение имеет островной характер, и места гнездования вида приурочены к палинам и сухим пырейным лиманам, которые в исследованном районе занимают до 25% площади.

Серый жаворонок в саратовском Заволжье распространен в Прикаспийской низменности от р. Малый Узень на юге до широты пос. Ахматов на севере района. В первый сезон этот вид был обычным, его плотность составила 108.5±3.6 особ./100 га, но уже в 2012 г. она сократилась до 16.7±1.3 особ./100 га. Однако весной 2013 г. этот показатель значительно возрос и составил 97.8±2.9 особ./100 га. В сезон гнездования 2013 г., как и в 2011 г., серый жаворонок входил в состав доминирующих видов гнездового населения наземно-гнездящихся птиц описываемого района. Наиболее высокая плотность этого вида регистрировалась на наиболее сухих и низкотравных участках, где достигала 323.4±2.1 особ./100 га (окрестности пос. Ветёлки). Доля этого вида в гнездовом населении жаворонков в этот же период значительно

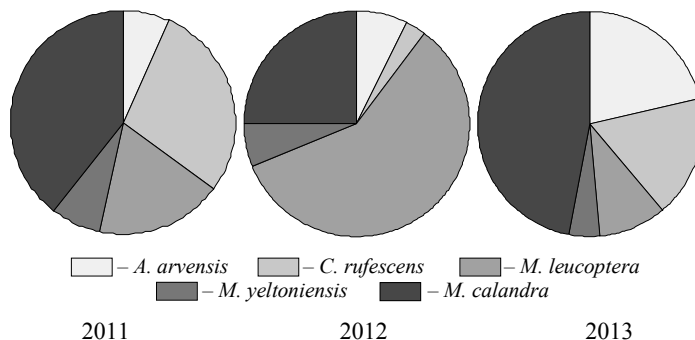
СТРУКТУРА НАСЕЛЕНИЯ НАЗЕМНОГНЕЗДЯЩИХСЯ ПТИЦ

колебалась по годам, составляя от 2.8 до 28.4%. В 2011 г. плотность гнездового населения белокрылого жаворонка составляла 69.5 ± 5.0 особ./100 га. Однако уже в 2012 г. на маршрутах нами было учтено 232 особи белокрылого жаворонка, а его плотность составила 225.2 ± 3.3 особ./100 га. Этот вид в 2012 г. являлся доминирующим на севере Прикаспийской низменности. Весной 2013 г. нами на маршрутах было встречено всего 49 особей этого вида, а его средняя плотность составила 65.1 ± 5.9 особ./100 га. Белокрылый жаворонок, в отличие от серого, встречался на всех маршрутах обследованного района на пространстве от р. Малый Узень до широты пос. Ровное (нежилое) Дергачевского района, расположенного уже в Сыртовой равнине Заволжья. В 2011 г. доля этого вида в гнездовом населении жаворонков в целом по обследованной территории составляла 18.2%, в 2012 г. скачкообразно увеличилась до 58.7%, а в 2013 г. она сократилась до 9.9%.

Чёрный жаворонок постоянно встречается в Прикаспийской низменности в пределах Саратовской области. Средняя плотность его гнездового населения составляла в 2011 г. 27.9 ± 5.9 особ./100 га, в 2012 г. – 42.1 ± 6.6 особ./100 га, в 2013 г. – 33.7 ± 3.8 особ./100 га. В ходе исследований замечено, что в гнездовой период чёрный жаворонок встречается как по одиночке, так и небольшими группами по 5 – 7 особей. Доля этого вида в гнездовом населении жаворонков обследованного района в 2011 г. составляла 7.3%, в 2012 г. – 6.1%, а в 2013 г. – 4.4%. Данный вид в качестве гнездовых станций использует солончаковые комплексы, окружающие лиманные депрессии.

Средняя плотность степного жаворонка, рассчитанная по данным всех маршрутов, в 2011 г. составила 150.7 ± 2.1 особ./100 га, в 2012 г. – 100.9 ± 5.0 особ./100 га, в 2013 г. его численность возросла,

а средняя плотность составила 211.6 ± 3.3 особ./100 га. Этот вид встречался на пространстве от юга Александрово-Гайского района в Прикаспийской низменности до широты пос. Лопухов Новоузенского района в Сыртовой равнине на севере. Доля этого вида в гнездовом населении жаворонков обследованного района в 2011 г. составила 39.5%, в 2012 г. – 25.1%, а в 2013 г. – 46.9%.



Динамика структуры населения жаворонков за три последовательных года в опустыненной степи Прикаспийской низменности в пределах Саратовской области (доля вида по обилию выражена в % общей численности всего населения жаворонков района в конкретный год исследований)

Динамика структуры населения жаворонков в опустыненной степи на севере Прикаспийской низменности за три последовательных года учетов численности в

гнездовой период представлена на рисунке, где структура населения жаворонков представлена в виде процентного соотношения долей их численности.

Из представленных данных следует, что наиболее устойчивый статус доминанта и субдоминанта в сообществе жаворонков опустыненной степи саратовского Заволжья имел степной жаворонок, чёрный жаворонок стабильно оставался второстепенным видом. Серый жаворонок в разные годы менял свой статус от субдоминанта до второстепенного вида. Наиболее сильно выражены колебания численности у белокрылого жаворонка. Он за три последовательных года наблюдений имел статус субдоминанта, доминанта, а затем второстепенного вида в структуре населения жаворонков.

Полевой жаворонок являлся в опустыненной степи второстепенным видом, но в последний год наблюдений численность его возросла, и он приобрел статус субдоминанта.

Следует отметить, что на обследованной территории обитает еще один вид жаворонка – хохлатый жаворонок (*Galerida cristata*), но так как он встречается лишь в черте населенных пунктов на выпасах вокруг них, на маршрутах пролегающих в степи он не регистрировался.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Из приведенных выше данных следует, что в заволжских степях комплексу наземногнездящихся птиц присущи как внутривековые, так и межгодовые колебания численности отдельных видов, которые приводят к изменению структуры населения рассматриваемой группы наземных позвоночных. Здесь надо разделять долговременные изменения, которые продолжаются десятки лет и могут быть вызваны как внутривековыми изменениями климата, так и климатическими колебаниями с более длительным периодом. Обусловленные динамикой климата тренды изменения структуры населения рассматриваемой экологической группы птиц проиллюстрированы нами в тексте данной статьи (см. табл. 1, 2). Следует отметить, что эти климатически обусловленные изменения границ ареалов и численности конкретных видов птиц могут трансформироваться и другими типами воздействий, в нашем случае это влияние антропогенных факторов, определяющееся в основном сельскохозяйственной деятельностью.

На примере комплекса жаворонков, обитающих в настоящее время в опустыненной степи Прикаспийской низменности в пределах Саратовской области, показаны межгодовые изменения структуры населения этой группы птиц, состоящей из пяти видов. Нами установлено, что при постоянстве видового состава гнездового населения жаворонков его структура чрезвычайно динамична и значительно колеблется в ряду последовательных лет наблюдений. У одних видов статус в структуре населения является стабильным, у других – он меняется значительно в разные годы наблюдений (см. табл. 3, рисунок). В каждый конкретный год доминирует один вид, субдоминант может быть один, иногда их бывает два, второстепенных обычно два или три вида.

Работа выполнена при финансовой поддержке Программ Президиума РАН «Живая природа: современное состояние и проблемы развития» и ОБН РАН «Био-

СТРУКТУРА НАСЕЛЕНИЯ НАЗЕМНОГНЕЗДЯЩИХСЯ ПТИЦ

логические ресурсы России: динамика в условиях глобальных климатических и антропогенных воздействий, Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 13-05-00401а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Баник М. В., Вергелес Ю. И. Просьянка (*Emberiza calandra* L.) в Харьковской области : возвращение вида или флуктуации численности в ареале // Птицы бассейна Северского Донца. Донецк : Изд-во Донец. нац. ун-та, 2000. С. 20 – 27.

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

Бибби К., Джонс М., Марсден С. Методы полевых экспедиционных исследований. Исследования и учеты птиц ; пер. с англ. / Союз охраны птиц России. М., 2000. 186 с.

Бигон М., Харперт Д., Таунсенд К. Экология. Особи, популяции, сообщества : в 2 т. М. : Мир, 1989. Т. 1. 667 с.; Т. 2. 477 с.

Волчанецкий И.Б. К орнитофауне Волжско-Уральской степи // Тр. науч.-исслед. зоол.-биол. ин-та Харьков. ун-та. Сектор экологии. 1937. Т. 4. С. 23 – 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.

Коханов В. Д. К итогам полувекового изучения орнитофауны окрестностей Красноголовки близ Донецка // Птицы бассейна Северского Донца. Донецк : Изд-во Донец. нац. ун-та, 2000. С. 40 – 47.

Лебедева Л. А. Видовой состав и распространение птиц // Вопросы биогеографии Среднего и Нижнего Поволжья. Саратов : Изд-во Саратов. ун-та, 1968. С. 141 – 159.

Лебедева Л. А., Мозговой Д. П. Эколого-фаунистические комплексы птиц // Вопросы биогеографии Среднего и Нижнего Поволжья. Саратов : Изд-во Саратов. ун-та, 1968. С. 160 – 167.

Опарин М. Л. Антропогенная трансформация и естественное восстановление биоты сельскохозяйственных ландшафтов Нижнего Поволжья и Закавказья : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 2007. 48 с.

Опарин М. Л. Современное население наземно-гнездящихся птиц степного Заволжья и его динамика в XX столетии // Изв. РАН. Сер. биол. 2008. № 4. С. 491 – 496.

Опарин М. Л., Опарина О. С., Кондратьев Г. П., Трофимова Л. С., Трофимов И. А., Вацке Х., Литцбарски Х. Динамика природных комплексов подзоны сухих степей Заволжья в XX столетии на примере Приерусланской степи // Проблемы природопользования и сохранения биоразнообразия в условиях опустынивания. Волгоград : Изд-во ВНИАЛМИ, 2000 а. С. 26 – 30.

Опарин М. Л., Опарина О. С., Трофимова Л. С., Вацке Х. Динамика экосистем в ходе залежной демутационной сукцессии растительности в подзоне сухих ковыльно-типчаковых степей Заволжья // Степи Северной Евразии. Оренбург : Оренбургская губерния, 2000 б. С. 290 – 293.

Опарин М. Л., Опарина О. С. Изменение ареалов сусликов (*Citellus pigmaeus* Pall., *C. major* Pall., *C. fulvus* Licht.) в Саратовском Заволжье на протяжении двадцатого столетия // Вопросы степеведения. Оренбург : Оренбургская губерния, 2000. С. 137 – 142.

Опарин М. Л., Опарина О. С. Динамика населения наземно-гнездящихся птиц в ходе залежной сукцессии растительности в дерновинно-злаковых степях Заволжья // Поволж. экол. журн. 2006. № 2/3. С. 154 – 163.

Опарин М. Л., Опарина О. С., Трофимова Л. С. Динамика орнитокомплексов кампофиллов подзоны сухих степей Заволжья // Современная динамика компонентов экосистем пустынно-степных районов России : материалы шк.-семинара молодых учёных «Динамика восстановительных процессов в степных экосистемах». М. : Изд-во РАСХН, 2001. С. 129 – 140.

М. Л. Опарин, О. С. Опарина, А. Б. Мамаев, О. А. Рубан

Опарин М. Л., Опарина О. С., Вацке Х. Miliaria calandra, Saxicola torquata и Melanocorypha leucoptera в саратовском Заволжье // Рус. орнитол. журн. 2002. Т. 11. Экспресс-выпуск № 186. С. 506 – 507.

Опарин М. Л., Опарина О. С., Тихонов И. А., Ковальская Ю. М., Капранова Т. А. Роль природных и антропогенных факторов в изменении границ ареалов и динамике численности млекопитающих и птиц степной зоны Волго-Уральского междуречья в 20 столетии // Аридные экосистемы. 2003. Т. 9, № 18. С. 16 – 29.

Степанян Л. С. Конспект орнитологической фауны России и сопредельных территорий (в границах СССР как исторической области). М. : Академкнига, 2003. 808 с.

Штегман Б. К. Основы орнитогеографического деления Палеарктики // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1937. № 4. С. 1149 – 1169.

Юдин К. А. Характеристика фауны птиц района Валуйской опытно-мелиоративной станции (Сталинградская область) // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1952. Т. 11. С. 235 – 264.

УДК [599.73+627.81] (571.61)

**МЕТОДИЧЕСКИЙ ПОДХОД К ОЦЕНКЕ ЗНАЧИМОСТИ ПРИРОДНЫХ
И АНТРОПОГЕННЫХ ФАКТОРОВ
ДИНАМИКИ ЧИСЛЕННОСТИ КОПЫТНЫХ
НА ПРИМЕРЕ ЗОНЫ ВЛИЯНИЯ ЗЕЙСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА**

С. А. Подольский

*Институт водных проблем РАН
Россия, 119333, Москва, Губкина, 3
E-mail: sergpod@mail.ru*

Поступила в редакцию 18.02.13 г.

Методический подход к оценке значимости природных и антропогенных факторов динамики численности копытных на примере зоны влияния Зейского водохранилища. – Подольский С. А. – На основе многолетних данных Зейского заповедника (1986 – 2010 гг.) оценивается роль природных и антропогенных факторов в динамике численности модельных видов диких копытных (кабарга, косуля, изюбрь) в условиях влияния Зейского водохранилища. У всех модельных видов отмечены значительные отклонения от естественной популяционной динамики, в том числе наиболее глубокие и длительные депрессии, а также повышенная амплитуда колебаний численности. Наиболее объективным количественным показателем воздействия водохранилища представляется разность между средней многолетней плотностью населения на «опытных» (побережье искусственного водоёма) и «контрольных» участках (вне побережья).

Ключевые слова: копытные, численность, динамика, Зейское водохранилище.

Methodical approach to evaluating the significance of natural and anthropogenic factors of the abundance dynamics of ungulates within the impact zone of the Zeya reservoir. – Podol'sky S. A. – The role of natural and anthropogenic factors in the density dynamics of several model species of wild ungulates (namely, musk-deer, roe, and Siberian stag) is evaluated according to our data collected in the Zeyskiy Nature reserve during 1986 – 2010. All the model species show significant differences from their natural population density dynamics, including the most deep and long depressions and amplified oscillations of the abundance. The difference between the average annual population density within the experimental (the reservoir coast) and reference (outside the coast) areas seems to be the most relevant quantitative index of the reservoir influence.

Key words: ungulates, several, dynamics, Zeya reservoir.

ВВЕДЕНИЕ

Создание крупных водохранилищ при гидроэлектростанциях стало одной из основных форм комплексного антропогенного воздействия на природу Дальнего Востока России. Уже функционируют Зейская и Бурейская ГЭС с водохранилищами, ведется строительство Нижне-Бурейской ГЭС, проектируются Нижне-Зейские гидроузлы.

В зонах влияния крупных водохранилищ меняются показатели обилия большинства видов животных. При этом в популяциях, попавших под влияние гидростроительства, продолжают и колебания численности, связанные с естественными природными процессами. Для объективной оценки экологического ущерба не-

обходимо выделить антропогенную составляющую динамики численности диких животных в зоне влияния водохранилища. Методические подходы к решению этой задачи представляют не только практический, но и научный интерес, так как позволяют охарактеризовать устойчивость тех или иных видов к антропогенным воздействиям.

Обычно о влиянии водохранилищ на животных судят, сравнивая состояние популяций до и после создания гидросооружения (Авакян, Подольский, 2002). Особенность разработанного нами метода в том, что определение антропогенной составляющей динамики численности животных проводится на основе сравнительного анализа многолетних рядов опытных, контрольных и фоновых наблюдений на побережье, на некотором удалении от водохранилища и на всей территории Амурской области. Этот метод может быть широко использован при изучении подобных процессов на побережьях искусственных водоёмов и весьма перспективен для использования как в самом начале их создания и заполнения, так и спустя многие годы после создания.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Зейское водохранилище находится на Севере Амурской области в пределах Верхнезейской низменности и Зейского ущелья, прорезающего систему хребтов Тукурингра – Сактахан. Наши исследования относятся главным образом к территории Зейского заповедника, расположенного в восточной части хребта Тукурингра. В настоящей работе использованы данные регулярных зоологических наблюдений Зейского заповедника за 24 года (1986 – 2010 гг.), в том числе в зоне влияния горной части Зейского водохранилища. Подобными зоологическими материалами не обеспечено ни одно из горных водохранилищ Сибири и Дальнего Востока.

Определение численности диких копытных проводилось с использованием методик зимнего маршрутного учета (ЗМУ) (Кузякин и др., 1990) и многодневного оклада (Русанов, 1986). При определении зимней плотности населения млекопитающих пересчетный коэффициент к формуле Формозова вычислялся на основе данных о встречаемости следов в пределах площадок многодневного оклада (Подольский, 1993). Общая протяженность маршрутов ЗМУ составила около 6000 км. Учет многодневным окладом проводился на 8 площадках общей площадью около 5000 га. Ежегодно обрабатывалось 3 – 5 площадок суммарной площадью не менее 2.5 тыс. га. Кроме того, использованы данные официальных учетов охотничьих видов зверей на территории Амурской области (1986 – 2010 гг.) и данные гидрометеообсерватории (ГМО) «Зея» о весенне-летних осадках (май – июнь) за период с 1981 по 2010 г. Обработка материала строилась на основе сравнения показателей численности зверей на «опытных» участках (занимающих побережья водохранилища, включая склоны и гребни хребтов непосредственно прилегающих к искусственному водоёму) и «контрольных» участках, удаленных от водохранилища и отделенных от него прибрежными хребтами.

Для решения поставленной задачи выбрано 3 модельных вида: кабарга, изюбрь, косяля. Выбор обусловлен следующими соображениями: все упомянутые виды обычны или многочисленны в регионе и в Зейском заповеднике, имеют важ-

МЕТОДИЧЕСКИЙ ПОДХОД К ОЦЕНКЕ ЗНАЧИМОСТИ ФАКТОРОВ

ное хозяйственное значение, надежно учитываются охотпользователями на территории Амурской области.

Создание крупных гидросооружений сопряжено с интенсивным воздействием на экосистемы целого ряда антропогенных факторов. Основные из них: затопление речных долин, появление крупного водоёма озёрного типа, колебание уровня водохранилища. С этим факторами связаны явления, влияющие на животное население: исчезновение большей части наиболее продуктивных пойменных биотопов; появление системы преград, нарушающих миграционные процессы и полностью или частично изолирующих популяционные группировки многих видов наземных позвоночных; подтопление; разрушение берегов; изменение водно-ледового режима; изменение микроклимата. Существенное значение имеют и такие сопутствующие антропогенные факторы, как усиление интенсивности браконьерства и беспокойства, лесосведение и лесочистка, увеличение частоты лесных пожаров. Кроме того, в условиях влияния водохранилища по-иному начинают действовать некоторые природные факторы: например, увеличивается пресс охоты хищников. Все это отражается на динамике численности копытных. При этом животные на побережьях водохранилищ продолжают испытывать воздействие естественных природных факторов; основные из них – многолетние колебания количества осадков и связанные с этим изменения кормности угодий, а также изменения высоты снежного покрова (рис. 1).

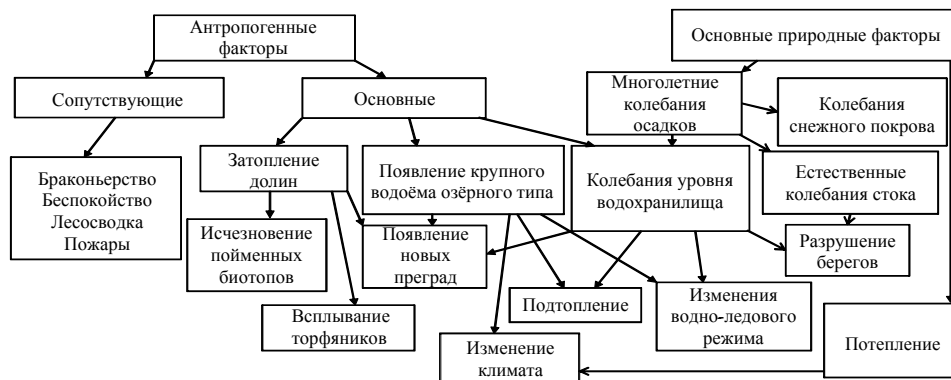


Рис. 1. Основные природные и антропогенные факторы воздействия на диких животных в верхнем бьефе крупного водохранилища

Динамика численности диких копытных определяется, главным образом, выживаемостью молодняка в зимний период, которая, в свою очередь, зависит от количества и доступности зимних кормов. Сумма осадков начала вегетационного периода (май – июнь) определяет величину прироста побегов древесных и кустарниковых пород (ива, осина и др.), представляющих основные зимние корма для большинства видов диких копытных: лося (Ломанов, 1995), изюбря, в меньшей степени косули. Весенне-летние осадки также влияют на фитомассу травянистых растений (что весьма существенно для косули и изюбря) и успех распространения

лишайников (что важно для кабарги). Величина снежного покрова определяет доступность зимних кормов и возможность свободного передвижения копытных, а также условия охоты хищников.

Не представляется возможным количественно оценить вклад того или иного фактора в динамику численности популяции. Однако очевидно, что в зоне существенного влияния водохранилища («опытные» участки), наряду с естественными причинами, значительное воздействие на динамику численности животных оказывает комплекс упомянутых антропогенных факторов. На «контрольных» участках Зейского заповедника, более или менее удаленных от водохранилища, действуют в основном естественные механизмы динамики численности. Влияние антропогенных факторов здесь незначительно и им можно условно пренебречь. Разница между многолетними данными о численности модельных видов зверей на «опытных» и «контрольных» участках может рассматриваться как объективный интегральный количественный показатель влияния водохранилища на их популяции. «Фоновые» данные учетов модельных видов на территории Амурской области используются для дополнительной характеристики основных региональных тенденций естественной динамики численности модельных видов.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Оценка влияния природных и антропогенных факторов на динамику численности модельных видов

Кабарга (*Moschus moschiferus* L, 1758) – типичный представитель фауны горной темнохвойной тайги. На территории Зейского заповедника этот вид обитает в большинстве лесных биотопов. По данным опросов старожилов, проведенных в 50-х гг. XX в., кабарга часто встречалась по долинам рек Зея и Гиллой; в типичных местообитаниях плотность населения могла составлять не менее 3.0 особей на 1000 га. Со второй половины 1960-х гг. в Зейском районе отмечалась глубокая депрессия численности кабарги, которая продолжалась до начала 1980 г. включительно. Наряду с естественными причинами, которые будут рассмотрены ниже, существенную роль могло играть строительство Зейской ГЭС. Так, в первой половине 2000-х гг. резкое усиление браконьерства и разрушение местообитаний (затопление, пожары) вызвало быстрое снижение численности кабарги в районе Бурейского гидроузла. На отдельных участках Бурейского каньона за год петлями уничтожалось до 30 – 40% поголовья кабарги (Проблемы охраны, 2004). Вероятно, аналогичную картину в конце 60-х и в 70-е гг. можно было наблюдать в районе строительства Зейского гидроузла. По данным учетов, в начале 80-х гг. на 1000 га приходилось около 1.5 особей (Бромлей и др., 1984).

Со второй половины 80-х гг. начался быстрый рост численности кабарги в Зейском заповеднике, в том числе и на побережье водохранилища (рис. 2). На большей части территории заповедника тенденция роста плотности населения кабарги сохранялась вплоть до 1998 г. С 1996 г. началось снижение численности вида на побережье водохранилища. Зимой 1999 – 2000 гг. резкое падение численности кабарги отмечено по всему Зейскому заповеднику и прилегающей территории. В 1999 – 2001 гг. на территории Зейского заповедника найдено несколько мертвых

особей кабарги без признаков повреждений. В 2000 – 2002 гг. плотность населения этого вида в заповеднике сократилась до минимума (0.3 – 1.0 особи /1000 га). Вероятно, в этом случае массовая гибель и падение численности кабарги были связаны с эпизоотией. Однако известно, что обычно эпизоотии поражают лишь те популяции, которые находятся в критическом состоянии. Сравнивая динамику численности кабарги в Зейском заповеднике и на всей территории Амурской области (рис. 2, 3), следует отметить, что на обоих графиках отмечаются пики в 1997 – 1998 гг. и депрессии в 2000 – 2002 гг. Однако снижение плотности населения кабарги по области было значительно более плавным, не достигало минимальных показателей и не было связано с эпизоотией.

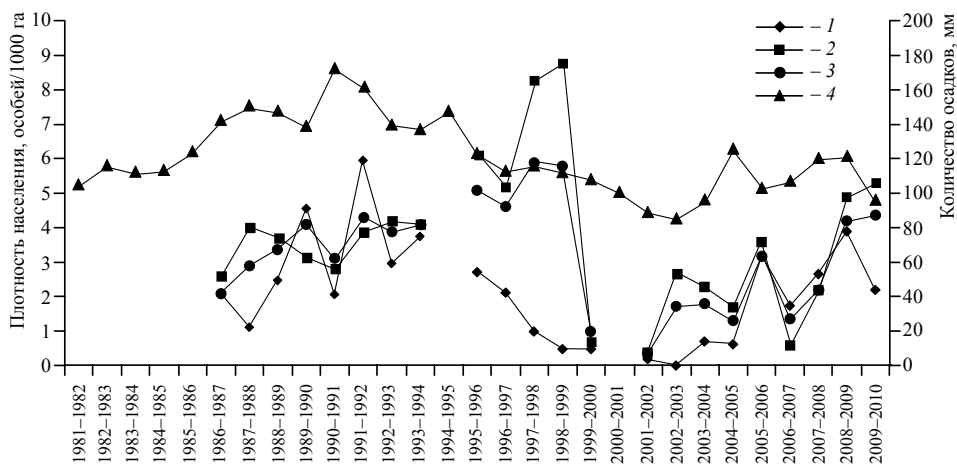


Рис. 2. Динамика плотности населения кабарги на территории Зейского заповедника: 1 – побережье водохранилища; 2 – вне побережий крупных водоёмов и водотоков; 3 – Зейский заповедник (все участки); 4 – сумма осадков мая и июня по данным Зейской ГМО, сглаженная методом 5-летней скользящей средней

Вероятно, первопричины снижения численности кабарги в конце 90-х – начале 2000-х гг. на территориях Амурской области и Зейского заповедника были связаны со сходными природными факторами, но в условиях влияния Зейского водохранилища депрессия приобрела катастрофический характер. На Дальнем Востоке и в Сибири основным кормом кабарги являются лишайники из семейства Usneaceae. Зимой их доля в питании может превышать 80%. Рост водоросли, являющейся составной частью лишайника, зависит от влажности воздуха и количества осадков. Наличие влажного субстрата способствует успеху распространения лишайников. Оптимальное соотношение этих показателей обеспечивается дождливой весной. При тех же условиях происходит наиболее интенсивная весенняя вегетация сосудистых растений, входящих в рацион кабарги. После периодов, когда несколько лет подряд следуют влажные весны (вторая половина 50-х гг., вторая половина 80-х гг., середина 2000-х гг.), происходит повышение численности ка-

барги (см. рис. 2); напротив, за несколькими «сухими» веснами (начало 70-х гг.; вторая половина 90-х гг.) следует снижение численности этого вида. Экстремальные отклонения суммы весенних осадков, отмечаемые в отдельные годы, не имеют решающего значения для динамики численности кабарги; более важны многолетние тренды.

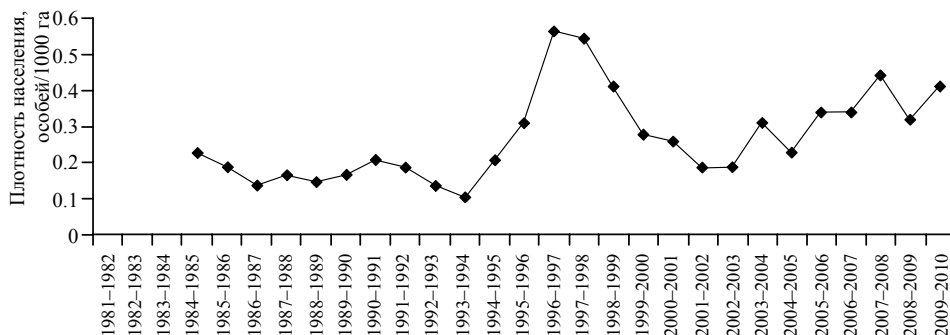


Рис. 3. Динамика плотности населения кабарги в лесных угодьях на территории Амурской области по данным Управления по охране, контролю и регулированию использования объектов животного мира и среды их обитания Амурской области

Плотность населения кабарги вне побережий водохранилища и на всей территории заповедника в целом хорошо коррелирует ($R = 0.48 - 0.53$) с тенденцией динамики суммы осадков мая и июня за предшествующие 5 – 6 лет, полученной путем сглаживания методом 5-летней скользящей средней (см. рис. 2, табл. 1).

Таблица 1

Коэффициенты корреляции между плотностью населения кабарги в Зейском заповеднике и весенне-летними осадками; между плотностью населения в Зейском заповеднике и Амурской области

Участки Зейского заповедника (расположение относительно водохранилища)	Коэффициент корреляции* с суммой осадков мая – июня 5-летней давности	Коэффициент корреляции* с плотностью населения кабарги в Амурской области
Зейский заповедник в целом	$r = 0.53; p = 0.01$	$r = 0.42; p = 0.05$
Вне побережий крупных водоёмов и водотоков	$r = 0.48; p = 0.05$	$r = 0.49; p = 0.05$
Побережье водохранилища	$r = 0.07; p > 0.1$	$r = -0.14; p > 0.1$

* Использован ряд данных, сглаженных методом 5-летней скользящей средней.

Имея представление об основном природном механизме динамики численности кабарги, следует обратить особое внимание на популяционную группировку побережья Зейского водохранилища. Здесь в первую очередь началось заметное снижение численности кабарги (1996 – 1997 гг.), раньше всего плотность населения упала ниже 1 особи /1000 га (1997 – 1998 гг.) и дольше всего (до 2004 – 2005 гг.) оставалась на минимальном уровне. Вероятно, в условиях бескормицы, иницииро-

МЕТОДИЧЕСКИЙ ПОДХОД К ОЦЕНКЕ ЗНАЧИМОСТИ ФАКТОРОВ

ванной естественной динамикой количества весенне-летних осадков, прибрежные популяционные группировки кабарги оказались подверженными инфекции из-за стрессового состояния, связанного с влиянием водохранилища. В качестве стрессобразующих факторов могут выступать: ухудшение кормовых и защитных условий; повышенный пресс охоты хищников; повышенная опасность получения травм на ледовых склонах сработки искусственного водоёма; микроклиматическое воздействие; частичная изоляция микрогруппировок полуостровов и др.

Необходимо отдельно остановиться на значении снежного покрова в жизни кабарги. Несмотря на свои небольшие размеры, кабарга, в отличие от большинства других копытных, хорошо приспособлена к многоснежью. Этому способствует ряд морфологических и поведенческих приспособлений: строение конечностей, обеспечивающее минимальное давление на грунт; особенности строения поясничных позвонков, позволяющие добывать корм, стоя на задних ногах; использование для передвижения по снегу постоянных троп и поваленных деревьев. При повышенном снежном покрове кабарга получает возможность доставать лишайники с тех ветвей, которые недоступны при малоснежье. В снежные годы кормность хвойных лесов (лучшие биотопы кабарги) существенно увеличивается – становятся доступны лишайники более высоких «резервных» уровней. Для периода роста численности (1992 – 1999 гг.) на территории Зейского заповедника установлена положительная корреляция ($R = 0.38$; $p = 0.08$) между плотностью населения кабарги и величиной снежного покрова. Увеличение высоты снежного покрова может быть выгодно кабарге лишь до определенного предела – 40 – 50 см. При более глубоком снеге кабарга становится слишком уязвимой для хищников. Аномально многоснежной зимой 2007 – 2008 гг., когда средняя величина снежного покрова в Зейском заповеднике составляла около 60 см, отмечались многочисленные случаи добычи кабарги соболем.

Можно констатировать, что состояние популяции кабарги в зоне влияния Зейского водохранилища обусловлено в первую очередь теми же природными факторами, что и на остальной рассматриваемой территории: весенне-летними осадками предшествующих 5 – 6 лет и высотой снежного покрова. Однако в условиях влияния крупного искусственного водоёма естественный ход динамики численности вида существенно нарушается. Для популяционной группировки на побережье Зейского водохранилища характерны повышенная амплитуда колебаний плотности населения и затяжной характер депрессий.

Изюбрь (*Cervus elaphus* L., 1758) – дальневосточный подвид благородного оленя, является одним из характерных представителей копытных Зейского заповедника и всего хребта Тукурингра. Он постоянно обитает во всех лесных биотопах за исключением подгольцовых аянских ельников, где отмечается очень редко. Как и у кабарги, главный популяционный фактор – смертность (или выживаемость) молодняка, которая определяется главным образом количеством и доступностью зимних кормов. Этот показатель, в свою очередь, зависит от погодных условий начала вегетационного периода (май – июнь), когда происходит наиболее интенсивный рост побегов ивы и других древесно-кустарниковых пород, используемых оленями в зимний период.

Кривая динамики плотности населения изюбря в Зейском заповеднике имеет определенное сходство с графиком, отражающим многолетние изменения количества весенне-летних осадков (рис. 4). Однако имеются и весьма существенные различия. Они в максимальной степени выражены на побережье водохранилища. До создания водохранилища в конце 1960-х – начале 1970-х гг. средняя плотность населения изюбря на территории заповедника оценивалась примерно в 1.3 особи на 1000 га. После начала заполнения Зейского водохранилища этот показатель заметно понизился: в 1979 – 1980 гг. он составлял около 0.8 особи на 1000 га, что можно объяснить ухудшением кормовых и защитных условий на берегах искусственного водоёма. В первую очередь – усилением пресса охоты волков: выгон добычи на гладкий лед водохранилища стал их основным охотничьим приемом. Усиление охотничьего пресса волков на побережье искусственного водоёма подтверждается многолетними данными о случаях гибели изюбрей (табл. 2).

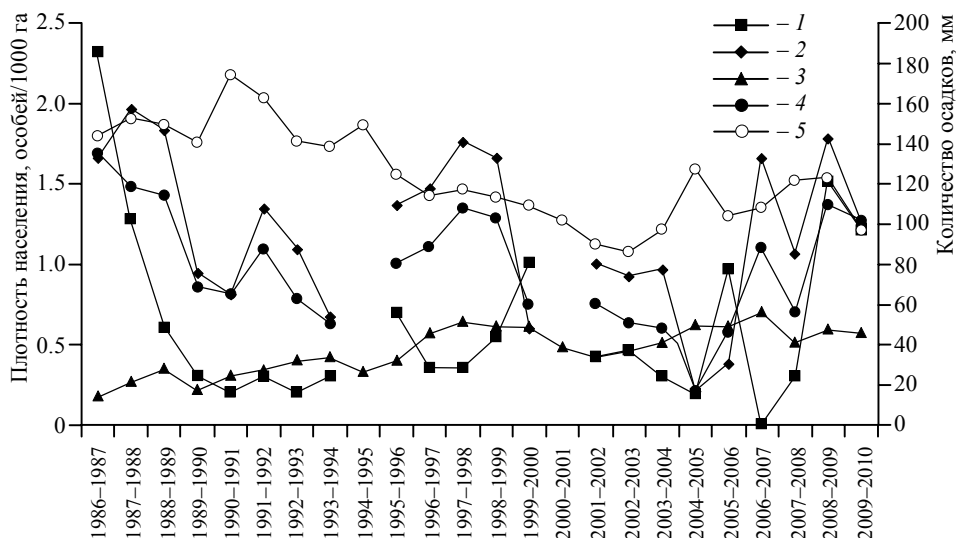


Рис. 4. Динамика плотности населения изюбря на территории Зейского заповедника и в Амурской области: 1 – побережье водохранилища; 2 – низгорья вне побережий крупных водоёмов и водотоков; 3 – лесные угодья Амурской области (по данным Управления по охране, контролю и регулированию использования объектов животного мира и среды их обитания Амурской области); 4 – Зейский заповедник (все участки); 5 – сумма осадков мая и июня по данным Зейской ГМО, сглаженная методом 5-летней скользящей средней

В середине – конце 80-х гг. показатели численности изюбря вновь достигли уровня конца 60-х гг. и даже несколько превысили его. Несколько лет после заполнения водохранилища до нормального подпорного уровня (НПУ) динамика численности изюбря в целом была близка к естественной: на фоне повышенного атмосферного увлажнения (1984 – 1989 гг.) в заповеднике отмечалась стабильно высокая численность (более 100 особей) и плотность населения (1.1 – 1.7 особей/1000 га).

Таблица 2

Причины гибели изюбря в Зейском заповеднике (% от всех зарегистрированных случаев)

Причина гибели	Место гибели			Всего
	Реки Зeya и Гиллой	Зейское водохранилище	Вне крупных водоёмов	
Волк	25.0/1.4	н.д./36.1	31.3/12.5	56.3/50.0
Медведь	0/0	н.д./0	6.2/0	6.2/0
Росомаха	6,2/0	н.д./0	0/0	6.2/0
В турнирном бою	0/0	н.д./0	6.2/0	6.2/0
Травмы на льду	0/0	н.д./7	0/0	0/7
Утонули	0/1.4	н.д./5.6	0/0	0/7
Браконьеры	0/2.8	н.д./19.4	18,9/11,1	18.9/33.2
Не выявлено	0/0	н.д./1.4	6.2/1.4	6.2/2.8
Всего	31.2/5.6	н.д./69.4	68.8/25.0	100/100

Примечание. В числителе – до создания водохранилища, в знаменателе – после создания водохранилища.

В 1989 – 1994 гг. отмечено значительное (более чем двукратное) снижение численности изюбря примерно до 50 особей. Особенно резким оно было на побережье водохранилища: плотность населения быстро упала с 2.5 – 1.2 до 0.3 – 0.2 особей на 1000 га. Это снижение численности противоречило ходу естественных природных процессов – оно проходило на фоне хорошо выраженного периода повышенного атмосферного увлажнения (1988 – 1994 гг.). Причины данного явления имели антропогенный характер – это интенсивное браконьерство на побережье водохранилища (см. табл. 2). Наличие искусственного водоёма облегчило использование при добывании изюбрей современных скоростных видов транспорта. Социальный кризис и ухудшение эффективности охраны заповедника в 1989 – 1999 гг. способствовали резкой интенсификации браконьерской добычи. После 2000 г. охрана побережий водохранилища в заповеднике значительно усилилась, и динамика численности изюбря вновь приобрела естественный характер.

Интенсивный промысел может сильно исказить естественный ход динамики численности этого вида. Подобные явления весьма характерны для зон влияния водохранилищ крупных ГЭС (Проблемы охраны..., 2004). Кроме того, влияние Зейского водохранилища на изюбря выражается в существенном увеличении прессы охоты волков, а также в ухудшении кормовых и защитных стаций. Еще одним фактором стала гибель изюбрей от травм на льду искусственного водоёма (см. табл. 2).

Взаимодействие комплекса упомянутых антропогенных факторов привело к тому, что динамика численности изюбря на побережье Зейского водохранилища не обнаруживает корреляции ни с ходом весенне-летних осадков, ни с показателями численности вида на территории Амурской области (табл. 3). Средняя многолетняя (1987 – 2010 гг.) плотность населения изюбря на побережье Зейского водохранилища (0.62 особи на 100 га) более чем в три раза уступает таковой для аналогичных низкогорий, удаленных от побережий (1.95 особей на 1000 га).

Таблица 3

Корреляции между плотностью населения изюбря в Зейском заповеднике и весенне-летними осадками; между плотностью населения в Зейском заповеднике и Амурской области

Участки Зейского заповедника (расположение относительно водохранилища)	Коэффициент корреляции* с суммой осадков мая – июня предыдущего года	Коэффициент корреляции* с плотностью населения изюбря в Амурской области
Зейский заповедник в целом	$r = 0.36; p = 0.1$	$r = 0.22; p > 0.1$
Низкогорья вне бережий крупных водоёмов и водотоков	$r = 0.23; p > 0.1$	$r = 0.13; p > 0.1$
Побережье водохранилища	$r = 0.06; p > 0.1$	$r = -0.12; p > 0.1$

*Использован ряд данных, сглаженных методом 5-летней скользящей средней.

Сибирская косуля (*Capreolus pygargus* Pallas, 1771) – на рассматриваемой территории обитает дальневосточный подвид сибирской косули. До создания Зейского водохранилища косуля была одним из наиболее характерных видов южного макросклона хребта Тукурингра. Здесь, в Зейском ущелье через устье р. Гилюй, проходил магистральный путь сезонных миграций наиболее северной популяции косуль Амурской области. На зиму основное ее население откочевывало южнее хребтов Соктахан и Тукурингра. Весной, к периоду отела, косули возвращались на летние пастбища Верхнезейской низменности.

В качестве основных естественных факторов, определяющих численность косуль на рассматриваемой территории, следует указать осадки весенне-летнего периода, глубину снежного покрова и интенсивность сезонных миграций. Количество весенне-летних осадков обуславливает запас кормов, а величина снежного покрова – интенсивность миграций и пространственное распределение. Косуля значительно мельче изюбря и, в отличие от кабарги, не имеет специфических физиологических приспособлений к условиям глубокоснежья. Поэтому в годы с высоким снежным покровом увеличивается миграционная активность косуль и их концентрация в малоснежных местах.

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

В 1960-е гг. плотность населения косуль на южном макросклоне хребта Тукурингра была очень велика. Она составляла 15 – 17 особей на 1000 га. В многоснежные годы этот показатель мог увеличиваться в 2 – 4 раза. После начала заполнения водохранилища и нарушения миграций последовала длительная глубокая

МЕТОДИЧЕСКИЙ ПОДХОД К ОЦЕНКЕ ЗНАЧИМОСТИ ФАКТОРОВ

депрессия косули и практически полное прекращение выраженных сезонных миграций в пределах Зейского ущелья (1975 – 1987 гг.). Общая численность Верхнезейской популяции косуль снизилась на порядок – с 5 тысяч до 500 – 1000 особей (Дарман, Колобаев, 1993).

Вновь косуля стала постоянным обитателем Зейского ущелья в 1983 г. (рис. 5). В 1988 – 1996 гг., на фоне периода повышенного количества осадков (1984 – 1995 гг.) в Зейском заповеднике отмечено некоторое повышение показателей численности косули и возобновление сезонных миграций. Однако численность и миграционная активность были значительно ниже исходных. «Засушливый» период 1997 – 2002 гг. отразился на численности косули – встречаемость ее следов и плотность населения на территории Зейского заповедника в 1999 – 2004 гг. существенно понизились. В близкие сроки (1999 – 2005 гг.) отмечено некоторое снижение плотности населения косули по всей Амурской области. При этом амплитуда колебания показателей численности в регионе была значительно ниже, чем в зоне влияния Зейского водохранилища. Увеличение количества весенне-летних осадков в 2003 – 2008 гг. привело к заметному увеличению плотности населения косули на территории Зейского заповедника в 2005 – 2010 гг. На этот раз показатели численности особенно интенсивно увеличивались в Зейском ущелье. Это связано с улучшением охраны южных заповедных побережий водохранилища, оптимальных для зимовки косуль.

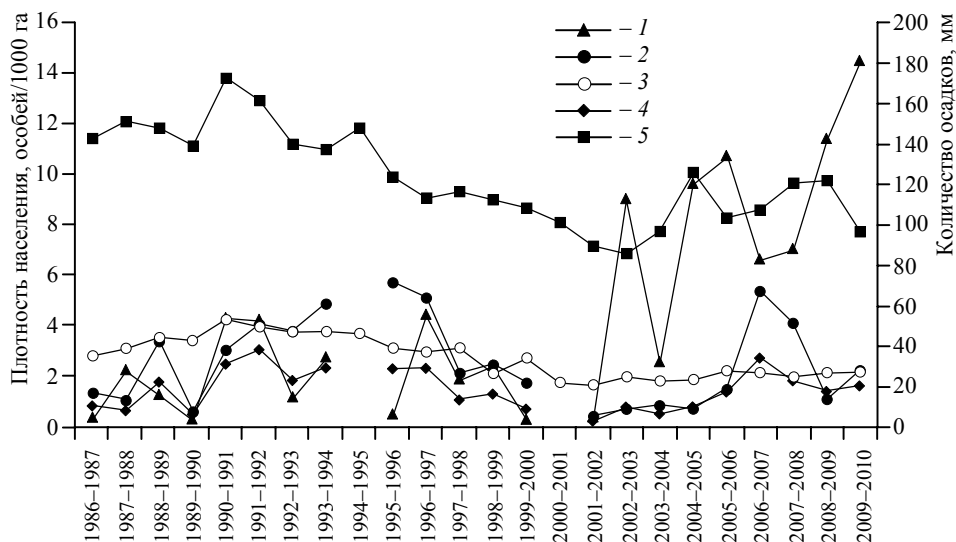


Рис. 5. Динамика плотности населения косули на территории Зейского заповедника и в Амурской области: 1 – побережье водохранилища, южный макросклон хребта Тукурингра); 2 – низкогорья южного макросклона хребта Тукурингра вне побережий крупных водоёмов и водотоков; 3 – Амурская область (по данным Управления по охране, контролю и регулированию использования объектов животного мира и среды их обитания Амурской области); 4 – Зейский заповедник (все участки); 5 – сумма осадков мая и июня по данным Зейской ГМО, сглаженная методом 5-летней скользящей средней

Динамика численности косули на участках заповедника, удаленных от водохранилища, связана с ходом весенне-летних осадков и отвечает региональным тенденциям. На побережье Зейского водохранилища она, напротив, резко отличается от таковой на других участках и не проявляет выраженной зависимости от количества осадков (табл. 4).

Таблица 4

Коэффициенты корреляции между плотностью населения косули в Зейском заповеднике и весенне-летними осадками; между плотностью населения в Зейском заповеднике и Амурской области

Участки Зейского заповедника (расположение относительно водохранилища)	Коэффициент корреляции* с суммой осадков текущего года мая – июня	Коэффициент корреляции* с плотностью населения изюбря в Амурской области
Зейский заповедник в целом	$r = 0.37; p = 0.1$	$r = 0.50; p = 0.01$
Низкогорья вне побережий крупных водоёмов и водотоков	$r = 0.49; p = 0.05$	$r = 0.59; p = 0.01$
Низкогорья южного макросклона вне бережий крупных водоёмов и водотоков	$r = 0.22; p > 0.1$	$r = 0.64; p = 0.001$
Побережье водохранилища	$r = -0.21; p > 0.1$	$r = -0.39; p = 0.1$
Побережье водохранилища; южный макросклон	$r = -0.37; p = 0.1$	$r = -0.45; p = 0.05$

* Использован ряд данных, сглаженных методом 5-летней скользящей средней.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Наиболее объективным количественным показателем воздействия водохранилища на диких копытных представляется разность между средней многолетней (1987 – 2010 гг.) плотностью населения на «контрольных» участках и на побережье искусственного водоёма, выраженная в % от «контрольного» уровня. Популяционные группировки оседлых видов – кабарги и изюбря – на берегах Зейского водохранилища ежегодно теряли в среднем 40 и 68% поголовья соответственно.

Описанный метод оценки потерь неприемлем для мигрирующих видов, в частности, для сибирской косули. В данном случае основным фактором воздействия является нарушение водохранилищем миграционных процессов, влияющим на всю популяцию. Чтобы количественно оценить степень воздействия гидростроительства, проведено ретроспективное сравнение соотношения плотности населения и миграционной активности в Зейском заповеднике и Амурской области до создания искусственного гидросооружения и после него. При таком подходе ежегодные потери популяции косуль оцениваются в 60 – 80%.

В итоге можно сформулировать основные выводы:

1) в зоне влияния водохранилища у всех модельных видов отмечены значительные отклонения от естественной популяционной динамики, в том числе наиболее глубокие и длительные депрессии, а также повышенная амплитуда колебаний численности;

МЕТОДИЧЕСКИЙ ПОДХОД К ОЦЕНКЕ ЗНАЧИМОСТИ ФАКТОРОВ

2) антропогенная составляющая изменений показателей численности может быть выделена и объективно охарактеризована количественно;

3) у всех модельных видов отмечена тенденция частичного восстановления естественной динамики численности примерно через 30 лет после начала заполнения водохранилища.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Авакян А. Б., Подольский С. А. К вопросу о влиянии водохранилищ на животных // Водные ресурсы. 2002. Т. 29, № 2. С. 141 – 151.

Бромлей Г. Ф., Костенко В. А., Николаев И. Г., Охотина М. В., Юдин В. Г., Братенков П. В. Млекопитающие Зейского заповедника. Владивосток : Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1984. 142 с.

Дарман Ю. А., Колобаев Н. Н. Влияние Зейского водохранилища на копытных животных // Явления и процессы в природном комплексе Зейского заповедника. М. : Пресфок, 1993. С. 63 – 85.

Игнатенко С. Ю., Подольский С. А., Былков А. Ф. Мониторинг гибели мигрирующих косуль в зоне влияния Бурейского водохранилища и расчет ущерба близлежащим ООПТ // Материалы VIII Дальневосточной конф. по заповедному делу : в 2 т. Благовещенск : Изд-во Благовещ. гос. пед. ун-та, 2007. Т. 1. С. 151 – 159.

Кузякин В. А., Челинцев Н. Г., Ломанов Е. К. Методические указания по организации, проведению и обработке данных зимнего маршрутного учета охотничьих животных в РСФСР / ЦНИЛ Главохоты РСФСР. М., 1990. 51 с.

Ломанов И. К. Закономерности динамики численности и размещения населения лося в Европейской части России / ЦНИЛ охотничьего хозяйства и заповедников. М., 1995. 60 с.

Подольский С. А. К методике учета крупных копытных в Зейском заповеднике // Явления и процессы в природном комплексе Зейского заповедника. М. : Пресфок, 1993. С. 39 – 46.

Подольский С. А., Кастрикин В. А., Красикова Е. К., Червова Л. В., Кремнев Д. М. Естественные климатические и антропогенные факторы динамики численности и пространственного распределения кабарги в зоне влияния Зейского водохранилища // Влияние изменений климата на экосистемы реки Амур : сб. статей по проблеме изменений климата и воздействия изменений на охраняемые виды и экосистемы. М. : WWF России, 2006. С. 82 – 91.

Проблемы охраны и изучения диких животных в зоне влияния Бурейского гидроузла / под ред. С. А. Подольского. М. : РАСХН, 2004. 132 с.

Русанов Я. С. Основы охотоведения. М. : Изд-во МГУ, 1986. 160 с.

**ОСОБЕННОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ ФАУНЫ
МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ СЕВЕРНОГО ПОБЕРЕЖЬЯ
РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА
(на примере Дарвинского заповедника)**

Н. В. Пожидаева

*Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН
Россия, 119071, Москва, Ленинский просп., 33
E-mail: orientale86@yandex.ru*

Поступила в редакцию 05.02.13 г.

Особенности формирования фауны мелких млекопитающих северного побережья Рыбинского водохранилища (на примере Дарвинского заповедника). – Пожидаева Н. В. – Сравнивается фауна и динамика численности мелких млекопитающих (землеройки, мышевидные грызуны) лесных незатапливаемых биотопов и открытых биотопов зоны временного затопления (ЗВЗ) северного побережья Рыбинского водохранилища. По сравнению с другими регионами, в лесных биотопах средняя многолетняя относительная численность зверьков очень низка (2.7 особ./100 л-с), в то время как в ЗВЗ этот показатель значительно выше (10.9 ос/100 л-с). Возможные причины низкой численности в лесных биотопах – низкое качество лесов (в результате довоенных вырубок) и частичная изоляция популяций водами водохранилища. Помимо этого, существенное влияние на многолетние колебания численности как лесных, так и околоводных видов оказывает высокий уровень водохранилища. В целом это влияние отрицательно для *Microtus oeconomus* – доминанта ЗВЗ и положительно для *Clethrionomys glareolus* и *Sorex araneus* – доминантов лесных местообитаний. ЗВЗ играет важную роль в жизнедеятельности мелких млекопитающих всех местообитаний. При низком и среднем уровне воды она интенсивно заселяется как околоводными, так и лесными видами.

Ключевые слова: мелкие млекопитающие, Рыбинское водохранилище, Дарвинский заповедник, лесные биотопы, зона временного затопления.

Features of the development of small mammalian fauna in the northern shore of the Rybinskoye reservoir (with the Darvinsky reserve as an exaple). – Pozhidaeva N. V. – The biodiversity and abundance dynamics of small mammals (shrews and murine rodents) on the northern shore of the Rybinskoye water reservoir were studied. Forest habitats were compared with open habitats located in a periodically flooded area (PFA). In comparison with other localities with similar environmental conditions, the average relative abundance of small mammals in the forest habitats was very low (2.7 ind. per 100 trap/day), while in the PFA this characteristics was significantly higher (10.9 ind. per 100 trap/night). We assume the cause of this phenomenon to be the low quality of forest habitats (as a result of deforestations in the past) and the partial isolation of populations by the waters. Besides, the high level water could have a great impact on the abundance of small mammals in the habitats located in the PFA and forests. In general, this impact was negative for *Microtus oeconomus*, predominated in the PFA, and positive for *Clethrionomys glareolus* and *Sorex araneus*, which predominate in the forest habitats. So, the PFA plays an important role for small mammals of all types of habitats. During the low water period this area was populated by periaquatic species as well as by forest ones.

Key words: small mammals, Rybinskoye water reservoir, Darvinsky reserve, forest habitat, periodically flooded area.

ВВЕДЕНИЕ

Охрана окружающей среды и мониторинг изменений, происходящих в ней в результате антропогенного воздействия, – проблема, привлекающая в настоящее

ОСОБЕННОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ ФАУНЫ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

время всеобщее внимание. В этой связи одной из актуальных задач экологии являются исследования, связанные с изучением трансформации различных компонентов природных комплексов под влиянием человека. Удобным объектом для подобных исследований являются мелкие млекопитающие (микромаммалия) – благодаря своим физиологическим особенностям они быстро реагируют на эти изменения путем увеличения или уменьшения численности и изменения видового состава. Несмотря на то, что микромаммалии – это один из наиболее «популярных» объектов зоологических исследований, факторы, определяющие динамику их численности и биотопическое распределение, очень многочисленны и по этой причине до сих пор недостаточно изучены.

Несомненный интерес представляют многолетние исследования фауны микромаммалий прибрежных территорий водохранилищ, где динамика природных процессов во многом определяется режимом водохранилища, уровень которого искусственно регулируется человеком.

Типичным примером такой территории является Дарвинский заповедник. Он располагается на северном побережье Рыбинского водохранилища. С востока, юга и запада заповедник окружен водой, занимая, таким образом, полуостров, образовавшийся после создания водохранилища.

Ключевая роль в функционировании многих групп живых организмов заповедника принадлежит зоне временного затопления: она занимает площадь около 200 км², а ширина ее на разных участках составляет от нескольких метров до 5 – 6 км (Шилов и др., 1973). Эта территория периодически осушается и затем снова затапливается согласно уровню воды в водохранилище. Размах колебаний воды достигает 4 м, в результате чего площадь незатопленных местообитаний, доступных для жизнедеятельности мелких млекопитающих, значительно изменяется из года в год и по сезонам.

Зона временного затопления как особый тип местообитаний мелких млекопитающих исследовалась на территории заповедника рядом авторов (Калецкая, 1953, 1957; Шилов и др., 1973 и др.). Кроме того, информация по экологии прибрежных популяций мышевидных грызунов содержится в неопубликованных отчетах заповедника. Однако со времени опубликования этих работ прошло много лет, а динамические процессы в биоценозах заповедника, находящиеся в зоне влияния водохранилища, продолжают до сих пор (Писанов, 2006).

Задачи работы включали описание видового состава и динамики численности мелких млекопитающих на постоянных учётных линиях заповедника, сравнение фауны микромаммалий лесных биотопов и зоны временного затопления, а также выявление факторов, оказывающих наибольшее влияние на динамику их численности.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Дарвинский государственный природный биосферный заповедник (58°40' с.ш.; 37°45' в.д.) расположен в подзоне южной тайги. Полуостров, на котором он расположен, является незатопленной частью Молого-Шекснинской низменности, большая часть которой оказалась под водой. Территория слагается из трех частей: постоянно незатопляемая территория, зона временного затопления и акватория.

Площадь суши составляет 672 км²; площадь акватории (вместе с зоной временного затопления) – 455 км². Преобладающими типами местообитаний незатопляемой части являются лесные, в том числе заболоченные, территории (70.4%) и болота (27%); поля и луга занимают незначительные площади (Проект..., 2010).

До организации на этой территории охранного режима коренные леса были значительно трансформированы в результате пожаров, рубок и выпаса домашних животных (Корчагин, Сенянинова-Корчагина, 1957). Кроме того, на внешний облик современных лесных сообществ, находящихся в зоне влияния водохранилища (удалённостью до 200 м от уреза воды) большое влияние оказывает подтопление почвы водами водохранилища (Писанов, 2006). Участки условно коренных лесов сохранились лишь небольшими фрагментами. Наибольшие площади занимают сосняки (51%), в том числе заболоченные; березняки (14%) и ельники (4%) (Проект..., 2010). Растительный покров зоны временного затопления не является постоянным и определяется уровнем водохранилища: в многоводные годы здесь преобладают сообщества гигрофитов и гидрофитов, в маловодные – мезофитов и временников. В целом доминируют сообщества двукисточника тростниковидного, крупносочников и ивняков (Кутова, 1957; Самсонова, 1959).

Материалами для данной работы послужили результаты многолетних учётов мелких млекопитающих, проводимые сотрудниками заповедника (М. Л. Калецкой, Л. Ф. Тупицыной, Т. Ф. Каунихиной) в период 1977 – 2009 гг., представленные в «Летописи природы» Дарвинского заповедника, а также собственные исследования авторов статьи в 2010 – 2011 гг. Учёты проводились ловушками Геро дважды в год – весной (май) и осенью (сентябрь – октябрь). Ловушки со стандартной приманкой выставлялись через 5 м в линию на 3 суток. Длина учётных линий составила от 25 до 100 ловушек. Объем используемых материалов составил 90491 ловушко-суток (л-с) и 6540 зверьков. Учёты проводились на четырех линиях в незатопляемой части (сосняк-зеленомошник, ельник-зеленомошник, вырубка на месте сосняка-зеленомошника и сосняк травяно-сфагновый) и на одной линии в зоне временного затопления. Удаленность всех этих местообитаний от воды не превышает 1 км. При высоком уровне водохранилища в зоне временного затопления учеты не проводились. В 2011 г. проводилось сравнение хода сезонной динамики численности на участке зоны временного затопления, освободившейся от воды, и в березняке-черничнике, граничащим с ним. Ловушки в количестве 25 шт. на линию устанавливались параллельно в этих местообитаниях на одну ночь в мае, июле и сентябре. Во время учетов площадь освободившейся от воды прибрежной полосы измерялась при помощи GPS-навигатора и рулетки.

При оценке видового богатства биотопов использовали индекс видового разнообразия Симпсона. Для оценки влияния различных факторов на многолетнюю динамику численности мелких млекопитающих, за недостатком материала, рассмотрены только экзогенные факторы и оценено их влияние на динамику осенней численности. При анализе использовали коэффициент корреляции Пирсона – *r*. Данные по экзогенным факторам (продолжительность снежного периода, средняя высота снежного покрова за зимний период, среднемесячная температура воздуха с декабря по май, среднемесячное количество осадков в мае, июне – июле и в авгу-

ОСОБЕННОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ ФАУНЫ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

сте, количество дней с уровнем водохранилища более 101.5 м с мая по сентябрь (здесь и далее – абсолютные показатели по балтийской системе), урожайность основных древесных и травянистых растений (по шкале Каппера) (ели, сосны, черники, брусники)) взяты из «Летописи природы» Дарвинского заповедника за соответствующий период.

Среди множества рассматриваемых факторов были выделены те, которые обнаруживали статистически значимую связь с динамикой осенней численности видов на уровне $p > 0.95$.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Всего на постоянных учётных линиях отловлено 13 видов мелких млекопитающих (таблица). Их относительная численность в лесных биотопах характеризуется весьма низкими показателями в течение всего периода исследований (рис. 1, а) и составляет в среднем 2.7 особ./100 л-с.

Видовой состав, численность (суммарные показатели за весенне-осенние учёты) и индексы доминирования мелких млекопитающих на постоянных учётных линиях за период 1977 – 2010 гг.

Виды	Сосняк-зеленомошник	Ельник-зеленомошник	Вырубка	Сосняк травяно-сфагновый	Зона временного затопления
Полёвка-экономка – <i>Microtus oeconomus</i> Pallas, 1776	0.02 0.01	0.07 0.03	0.05 0.015	0.21 0.048	4.97 0.455
Обыкновенная бурозубка – <i>Sorex araneus</i> Linnaeus, 1758	0.49 0.28	0.89 0.34	1.18 0.35	1.76 0.409	3.46 0.318
Рыжая полёвка – <i>Clethrionomys glareolus</i> Shreber, 1780	1.14 0.65	1.41 0.53	1.56 0.47	0.23 0.054	1.33 0.122
Малая бурозубка – <i>S. minutus</i> Linnaeus, 1766	0.09 0.05	0.17 0.06	0.23 0.07	1.42 0.33	0.81 0.075
Мышь-малютка – <i>Micromys minutus</i> Pallas, 1771	0.01 0.005	–	0.04 0.012	0.04 0.01	0.13 0.012
Пашенная полёвка – <i>M. agrestis</i> Linnaeus, 1761	0.01 0.005	0.09 0.03	0.15 0.045	0.37 0.09	0.06 0.006
Кутора – <i>Neomys fodiens</i> Pennant, 1771	–	–	–	0.16 0.036	0.05 0.005
Водяная полёвка – <i>Arvicola terrestris</i> Linnaeus, 1758	–	0.01 0.003	0.01 0.004	0.1 0.021	0.05 0.004
Серая крыса – <i>Rattus norvegicus</i> Berkenhout, 1769	–	–	–	–	0.03 0.002
Обыкновенная полёвка – <i>M. arvalis</i> Pallas, 1779	–	0.02 0.007	0.03 0.009	0.01 0.002	0.006 –
Лесная мышь – <i>Sylvaemus uralensis</i> Pallas, 1811	–	–	0.08 0.025	–	0.002 –
Лесная мышовка – <i>Sicista betulina</i> Pallas, 1779	–	–	–	–	0.002 –
Домовая мышь – <i>Mus musculus</i> Linnaeus, 1758	–	–	–	–	0.002 –
Всего	1.76	2.66	3.33	4.3	10.9

Примечание. В числителе – численность, особ./100 л-с, в знаменателе – индекс доминирования; жирным выделены индексы доминирования более 0.1.

Массовое заселение зверьками зоны затопления возможно только в годы с низким или средним уровнем водохранилища, когда большие площади высвобождаются от воды уже в июне – июле. В этой связи амплитуда колебаний численности по годам мелких млекопитающих в этом биотопе, по сравнению с незатопляемыми территориями, выражена более ярко (рис. 1, б). Средняя многолетняя численность мелких млекопитающих в зоне временного затопления значительно выше,

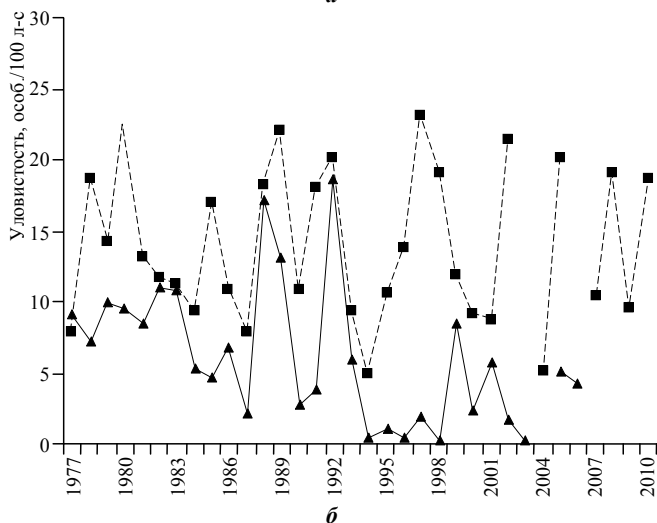
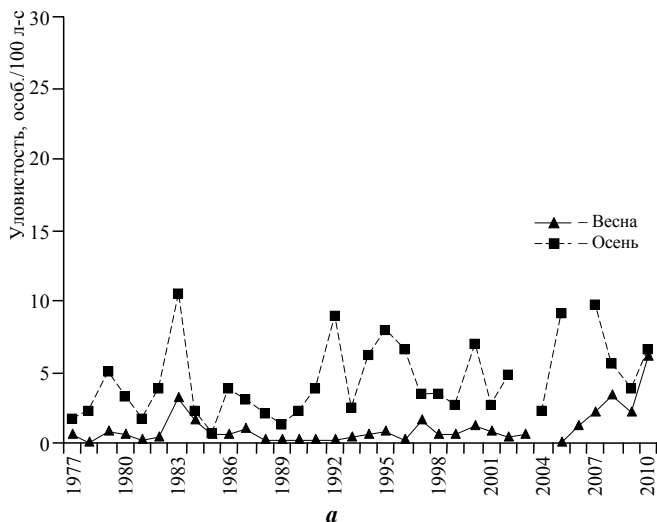


Рис. 1. Динамика численности мелких млекопитающих (особ./100 л-с): а – в лесных биотопах (обобщенные данные), б – в зоне временного затопления

чем в лесных биотопах (см. рис. 1, б; таблицу).

Абсолютным доминантом в *сосняке-зеленомошнике* выступает рыжая полёвка; в отдельные годы – обыкновенная бурозубка; в небольшом количестве также встречается малая бурозубка. Остальные виды отлавливались единично. Численность мелких млекопитающих в этом биотопе за весь период наблюдений не превысила 7 особ./100 л-с, а в среднем составила 1.8 особ./100 л-с (см. таблицу). Всего за 34 года наблюдений в *сосняке-зеленомошнике* отловлено 6 видов мелких млекопитающих. Индекс видовой разнообразия составляет 2.0.

Доминирующими видами в *ельнике-зеленомошнике* являются рыжая полёвка и обыкновенная бурозубка; по сравнению с *сосняком-зеленомошником*, возрастает их средняя уловистость. Численность малой бурозубки по-

ОСОБЕННОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ ФАУНЫ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

прежнему невелика. Возрастает доля в уловах пашенной полёвки и полёвки-экономки. Средняя численность зверьков здесь несколько выше, чем в предыдущем биотопе (2.7 особ./100 л-с); для этой территории характерна более выраженная амплитуда колебаний средней осенней численности – от 0 до 14.5 особ./100 л-с. Всего здесь отловлено 7 видов мелких млекопитающих. Видовое разнообразие, по сравнению с предыдущим биотопом, также выше (2.5).

На *вырубке* доминантами также являются рыжая полёвка и обыкновенная бурозубка; рыжая полёвка достигает здесь максимальной численности. В некоторые годы в качестве содоминанта выступает и малая бурозубка; увеличивается численность пашенной полёвки и доля прочих видов в отловах. Начиная с 2007 г. здесь стала встречаться лесная мышь, ранее единично отлавливавшаяся только в зоне временного затопления; за последние несколько лет она вышла на первое место по численности среди мышевидных грызунов, а рыжая полёвка практически перестала отлавливаться. Средняя уловистость зверьков возрастает здесь до 3.3 особ./100 л-с, амплитуда колебаний осенней численности по годам, по сравнению с ельником-зеленомошником, выражена в меньшей степени – от 1 до 9 особ./100 л-с. Всего на вырубке отмечено 9 видов мышевидных грызунов и землероек; показатель видового разнообразия возрастает до 2.8.

Сосняк травяно-сфагновый по численности, видовому богатству и доминированию видов отличается от остальных лесных местообитаний. На протяжении практически всего периода исследований здесь абсолютно доминировали землеройки – обыкновенная и малая бурозубки; последняя достигает здесь максимальных показателей уловистости (рис. 2, з; таблица). Численность грызунов находится на постоянно низком уровне. Рыжая полёвка, доминирующая по численности в остальных лесных биотопах, занимает здесь только четвертое место после обыкновенной и малой бурозубок и пашенной полёвки. Встречаемость ее здесь такая же, как и полёвки-экономки, хотя последняя не является типичным лесным обитателем, а тяготеет к околородным открытым местообитаниям. Средняя уловистость мелких млекопитающих (4.3 особ./100 л-с) и размах их относительной численности (от 0 до 20.2 особ./100 л-с) достигают здесь максимальных значений среди всех лесных биотопов. Всего здесь отмечено 9 видов. Индекс видового разнообразия достигает наибольшего значения среди всех постоянных учётных линий и составляет 3.4.

В зоне временного затопления абсолютным доминантом является полёвка-экономка (рис. 2, д; таблица). В качестве содоминанта в отдельные годы выступает обыкновенная бурозубка, относительная численность которой достигает здесь максимальных значений. Начиная с 1994 г. в отловах значительно увеличилась доля рыжей полёвки. Ее средняя численность за весь период наблюдений по-прежнему незначительна и сопоставима с таковой в сосняках (1.3 особ./100 л-с), однако в отдельные годы возрастает до 18 особ./100 л-с. Из графика (см. рис. 2, д) видно, что начиная с этого периода значительно сократилась численность полёвки-экономки. Последние годы здесь, как и на вырубке, стала регулярно отлавливаться лесная мышь, ранее отмечавшаяся в этом биотопе единично.

Средняя уловистость мелких млекопитающих в зоне затопления достигает 10.9 особ./100 л-с; осенняя численность по годам меняется от 4.7 до 26.5 особ./

100 л-с. В данном местообитании зарегистрированы все виды, приведенные в таблице. Однако индекс видового разнообразия здесь несколько ниже, чем в сосняке травяно-сфагновом и составляет 3.0, поскольку некоторые виды отлавливались единично.

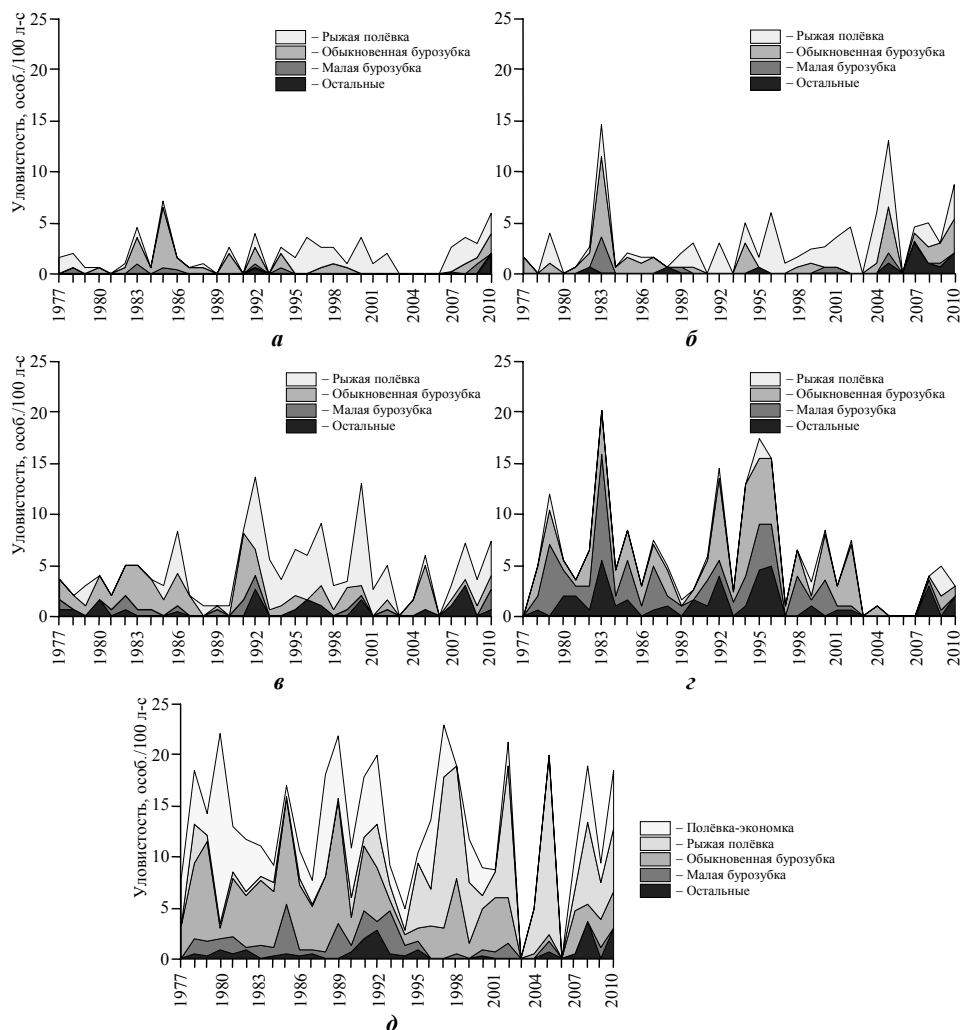


Рис. 2. Динамика осенней численности мелких млекопитающих на постоянных линиях: *а* – в сосняке-зеленомошнике; *б* – в ельнике-зеленомошнике; *в* – на вырубке; *г* – в сосняке травяно-сфагновом; *д* – в зоне временного затопления. В 2003 и в 2006 г. осенние учеты не проводились

Несмотря на то, что на исследованном участке зоны временного затопления в целом отмечено наибольшее число видов и высокая численность многих из них, это местообитание, по классификации Н. П. Наумова (1936), следует считать стадией расселения: зверьки обитают здесь не постоянно, а откочевывают в лесные биотопы в периоды с высоким уровнем водохранилища (такая ситуация, однако, наблюдается не везде: по данным И. А. Шилова с соавторами (1973), на других участках зоны временного затопления, в период с высоким уровнем воды, полёвки-экономки заселяют заросли канареечника и осок по верхнему краю зоны временного затопления и возвышающиеся элементы рельефа). Общая картина многолетней динамики численности мелких млекопитающих здесь сходна с территориями, подвергшимися изменениям в результате антропогенного воздействия. Я. Л. Вольперт и Е. Г. Шадрина (2010), работавшие в Западной Якутии, отмечают, что флуктуации численности на таких участках отличаются более резкими перепадами численности и сопровождаются существенным изменением структуры сообществ, вплоть до смены доминантов. Так, в зоне временного затопления за весь период существования водохранилища, начиная с 1947 г., смена доминантов наблюдалась трижды (по результатам учётов М. Л. Калецкой, Л. Ф. Тупицыной, Т. Ф. Каунихиной): после затопления Молого-Шекснинской низменности сохранившиеся периодически затопляемые прибрежные участки вначале заселялись преимущественно обыкновенной полёвкой, а на некоторых участках – водяной крысой. Далее произошло замещение обыкновенной полёвки полёвкой-экономкой: вначале обыкновенная полёвка была вытеснена из зоны временного затопления на луга и другие открытые биотопы, затем этот вид, также как и водяная крыса, практически перестал отлавливаться, лишь изредка попадаясь в различных, в том числе лесных, биотопах. И, наконец, в настоящее время наблюдается резкое сокращение численности полёвки-экономки и увеличение численности рыжей полёвки (см. рис. 2, д).

Лесные же биотопы, несмотря на низкую продуктивность, следует относить, по классификации Н. П. Наумова (1936), к стадиям переживания, поскольку мелкие млекопитающие обитают здесь постоянно, с доминированием одних и тех же видов, сохраняя при этом низкую численность на протяжении практически всего периода исследований.

Осенняя численность рыжей полёвки меняется достаточно синхронно во всех биотопах, где этот вид выступает в качестве доминирующего или содоминирующего ($r = +0.46 - +0.65$). У обыкновенной бурозубки достоверная корреляция хода динамики осенней численности выявлена только для пары сосняк-зеленомошник и ельник-зеленомошник ($r = +0.42$); малая бурозубка обнаруживает сходные изменения численности для этой же пары биотопов ($r = +0.64$), а, кроме того, для популяций сосняка травяно-сфагнового с сосняком-зеленомошником ($r = +0.65$) и с ельником-зеленомошником ($r = +0.5$).

Все три вида обнаруживают сходную динамику численности в осенний период для пары сосняк-зеленомошник – ельник-зеленомошник. Численность землероек в зоне временного затопления меняется из года в год обособленно от таковой в лесных биотопах.

Рыжая полёвка и обыкновенная бурозубка – типичные виды фауны сосновых и еловых лесов таёжных регионов (Ивантер, 1975; Щипанов и др., 2010). Однако

третье – четвертое место по численности, наравне с малой бурозубкой, принадлежит средней бурозубке, которая на постоянных учётных линиях Дарвинского заповедника не была отловлена ни разу. Этот вид единично отлавливался только при проведении дополнительных учётов. Видимо, это связано с тем, что в результате вырубок, проводимых на этой территории в довоенные годы, лесные местообитания были сильно нарушены, и в настоящее время восстановительный процесс еще не завершен. Большая часть хвойных лесов заповедника характеризуется низким бонитетом (Проект..., 2010), а лесные биотопы, в которых проводятся постоянные учеты, практически не имеют завалов и мощной подстилки, необходимой для поддержания нормальной численности этого вида.

Как и в других регионах, колебания численности мелких млекопитающих территории исследований определяются комплексом факторов. Видимо, их сложность и многообразие являются причиной того, что ни один из видов-доминантов не показал строгой цикличности колебаний численности ни в одном из местообитаний (см. рис. 2). Другой причиной может быть низкая численность видов: так, Э. В. Ивантер (1975) отмечает, что при высокой и стабильной численности популяции ее изменения приобретают характер правильно чередующихся ритмов небольшой частоты и амплитуды. Но так себя ведут популяции, занимающие оптимум ареала. А лесные популяции исследуемой территории находятся в достаточно невыгодных условиях: с одной стороны, из-за плохих кормовых и защитных условий, а с другой – ввиду некоторой изоляции от других территорий водами водохранилища.

Нами была предпринята попытка оценить влияние различных экзогенных факторов на колебания осенней численности мелких млекопитающих района исследований.

Вторая половина осени – зима являются критическим периодом для выживаемости мелких млекопитающих (Ивантер, 1975; Жигальский, 1994). Для популяций Дарвинского заповедника выявлено влияние январских температур на численность обыкновенной бурозубки в сосняке-зеленомошнике ($r = +0.62$) и малой бурозубки в зоне временного затопления ($r = +0.66$). Кроме того, численность всех фоновых видов в разных местообитаниях показала отрицательную связь с продолжительностью снежного периода, однако коэффициент корреляции оказался достоверным только для рыжей полёвки в ельнике-зеленомошнике ($r = -0.43$).

Известно, какое влияние на численность мелких млекопитающих оказывает мощность снежного покрова (Попов, 1989; Чернышев и др., 1985), однако в нашем случае существенной взаимосвязи между этими показателями выявить не удалось. Вероятно, одной из причин является то, что за весь исследуемый период не наблюдалось зим с чередованием сильных оттепелей с полным таянием снежного покрова и морозов, в результате которых отмирает большая часть популяции микромаммалий.

Количество осадков в весенне-летние месяцы имеет отрицательную связь с осенней численностью видов. Для обыкновенной бурозубки в зоне временного затопления наибольшее отрицательное влияние имеет количество осадков в мае ($r = -0.39$); для рыжей полёвки в зоне временного затопления – количество осадков, выпадающих в июне – июле ($r = -0.42$), а в ельнике-зеленомошнике – в августе ($r = -0.52$).

ОСОБЕННОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ ФАУНЫ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Уровень водохранилища определяет площадь зоны временного затопления, пригодной для обитания мелких млекопитающих. Этот показатель обнаруживает слабую связь с количеством выпадающих за месяц осадков, поскольку, как уже отмечалось выше, уровень водохранилища регулируется искусственно и поэтому рассматривается нами отдельно. Высокий уровень водохранилища в течение вегетационного периода является причиной вымирания и откочёвки зверьков с этой территории, а при высоком уровне в течение нескольких лет подряд численность околородных видов, таких как полёвка-экономка, снижается практически до нуля и не восстанавливается в течение длительного периода. Такая ситуация наблюдалась последние десять лет, когда уровень водохранилища был выше среднего многолетнего и околородные местообитания оставались затопленными на протяжении всего вегетационного периода. В результате в 2011 г. при низком уровне воды и большой площади незатопленных прибрежных местообитаний не было отловлено ни одной полёвки-экономки. Корреляция r численности полёвки-экономки и уровня водохранилища составила -0.48 .

Численность рыжей полёвки обнаружила слабую отрицательную связь с этим показателем во всех лесных местообитаниях. По-видимому, это связано с тем, что после затопления прибрежных территорий в течение весенне-летнего периода с последующим спадом воды в августе – начале сентября часть зверьков откочевывает из лесных биотопов в более богатую кормами зону временного затопления. Численность обыкновенной бурозубки обнаружила достоверную положительную связь с уровнем водохранилища для всех лесных биотопов, кроме сосняка травяно-сфагнового ($r = +0.33 - +0.44$). Вероятно, в годы с высоким уровнем зверьки откочевывают из зоны временного затопления в лесные биотопы, но, в отличие от рыжей полёвки, не возвращаются туда после спада воды, поскольку растительные корма в летний период значительной роли в их пищевом рационе не играют.

В 2011 г. особое внимание было уделено процессу заселения мелкими млекопитающими освобожденной от воды зоны затопления. В течение вегетационного периода уровень водохранилища был ниже среднего многолетнего, и зона затопления начала высвобождаться от воды уже в мае. Ширина осушенной полосы в месте, где проводились учёты, составила от 450 м^2 в мае до 58000 м^2 в сентябре. В мае уловистость мелких млекопитающих равнялась здесь 8 особ./100 л-н ; в июле – 12 особ./100 л-н ; в сентябре – 24 особ./100 л-н . Отлавливались рыжие полёвки, лесные мыши и обыкновенные бурозубки. Параллельно учёты проводились в границах с этим местообитанием березняке-черничнике; здесь за весь учётный период не было отловлено ни одной особи. При этом расстояние между линиями не превышало 150 м . В это же время численность мелких млекопитающих на постоянных линиях в лесных биотопах составила от 0 до 16 особ./100 л-н . В зоне затопления отлавливались типично лесные виды грызунов, что подтверждает важность этого местообитания для жизнедеятельности не только околородных, но и лесных видов.

И, наконец, оценивалась связь численности рыжей полёвки как фонового вида среди мелких млекопитающих-потребителей растительных кормов лесных биотопов с урожайностью основных плодоносящих древесных и кустарничковых по-

род – сосны, ели, черники, брусники. Сосняки различных типов занимают более 73% от площади всех лесов заповедника, поэтому показатели урожайности сосны оказывают влияние не только на численность популяции рыжей полёвки лесных насаждений с преобладанием в древесном ярусе сосны ($r = +0.44$), но и других биотопов – в ельнике-зеленомошнике ($r = +0.44$) и в зоне временного затопления ($r = +0.53$). С урожайностью других пород численность рыжей полёвки статистически значимой корреляции не имеет.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Фауна и животное население микромаммалий Дарвинского заповедника имеет ряд отличий от других регионов со сходными природными условиями, что является следствием трансформации лесных местообитаний в результате масштабных вырубок в довоенные годы и воздействия водохранилища на весь комплекс представленных здесь местообитаний. Для Рыбинского водохранилища характерен длительный процесс формирования прибрежно-водной растительности, который влечет за собой изменения в фаунистическом составе мелких млекопитающих околородных территорий. Зона временного затопления играет существенную роль в жизнедеятельности многих видов мелких млекопитающих: в годы с низким уровнем эта территория быстро осваивается не только типичными обитателями открытых биотопов, но и лесными, такими как рыжая полёвка и лесная мышь. Колебательный режим водохранилища определяет доминирование тех или иных видов по годам в зоне временного затопления, численность околородных видов, а также влияет на динамику численности не только околородных, но и лесных популяций.

Зная планы регулирования уровня водохранилища, можно прогнозировать ход динамики численности фоновых видов грызунов и землероек в биотопах, находящихся в зоне влияния водохранилища.

Особую благодарность автор выражает доктору биологических наук А. В. Сурову за помощь при написании работы, а также кандидату биологических наук Н. М. Зеленецкому, доктору биологических наук, профессору Н. А. Щипанову и кандидату биологических наук Н. А. Завьялову за ценные замечания и консультации в проведении работ. Также автор благодарит лаборанта Дарвинского заповедника Л. Н. Зеленецкую за участие в полевых работах и всех сотрудников заповедника, чьи материалы были использованы в данной работе.

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке Президиума РАН «Живая природа».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Вольперт Я. Л., Шадрин Е. Г. Влияние техногенной трансформации таежных ландшафтов на сообщества мелких млекопитающих западной Якутии // Успехи современного естествознания. 2010. № 6. С. 58 – 63.

Жигальский О. А. Зональные и биотопические особенности влияния эндо- и экзогенных факторов на население рыжей полёвки (*Clethrionomys glareolus* Shreber, 1780) // Экология. 1994. № 3. С. 50 – 60.

ОСОБЕННОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ ФАУНЫ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Ивантер Э. В. Популяционная экология мелких млекопитающих таежного северо-запада СССР. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1975. 247 с.

Калецкая М. Л. Фауна млекопитающих Дарвинского заповедника и ее изменение под влиянием водохранилища // Рыбинское водохранилище. М. : Изд-во МОИП, 1953. Ч. 1. С. 95 – 121.

Калецкая М. Л. Роль режима Рыбинского водохранилища в жизни млекопитающих Дарвинского заповедника // Тр. Дарвинского гос. заповедника. Вологда, 1957. Вып. 4. С. 7 – 78.

Корчагин А. А., Сенянинова-Корчагина М. В. Леса Молого-Шекснинского междуречья (Дубняки, черноольшатники и ельники) // Тр. Дарвинского гос. заповедника. Вологда, 1957. Вып. 4. С. 291 – 402.

Кутова Т. Н. Экологическая характеристика растений зоны временного затопления Рыбинского водохранилища // Тр. Дарвинского гос. заповедника. Вологда, 1957. Вып. 4. С. 403 – 466.

Наумов Н. П. Об особенностях стациального распределения мышевидных грызунов на юге Украины // Зоол. журн. 1936. Т. 15, вып. 4. С. 674 – 696.

Писанов В. С. Полувековая динамика сосняка ягодниково-зеленомошного заболачивающегося, произрастающего в зоне косвенного влияния водохранилища // Тр. Дарвинского гос. заповедника. Череповец, 2006. Вып. 16. С. 145 – 151.

Попов И. Ю. Динамика населения мелких млекопитающих Ветлужского ботанико-географического района и некоторые влияющие на нее факторы // Структура и динамика экосистем южнотаежного Заволжья / Ин-т эволюционной морфологии и экологии животных им. А. Н. Северцова АН СССР. М., 1989. С. 160 – 185.

Проект освоения лесов ФГУ «Дарвинский государственный природный биосферный заповедник». Борок, 2010. 71 с.

Самсонова Л. И. Флора цветковых и сосудистых споровых растений Дарвинского заповедника // Тр. Дарвинского гос. заповедника. Вологда : Вологод. кн. изд-во, 1959. Вып. 5. С. 5 – 112.

Чернышев Н. В., Попов И. Ю., Шварц Е. А. Динамика численности, стациальное распределение мелких млекопитающих на Валдае и факторы, их определяющие // Млекопитающие в наземных экосистемах. М. : Наука, 1985. С. 100 – 125.

Шилов И. А., Калецкая М. Л., Ивашкина И. Н., Исаев И. С., Солдатова А. Н. Эколого-физиологическая характеристика островной и материковой популяций полевки-экономки в Дарвинском заповеднике // Тр. Дарвинского гос. заповедника. Вологда, 1973. Вып. 11. С. 73 – 105.

Щипанов Н. А., Куницын А. В., Калинин А. А., Демидова Т. Б., Олейниченко В. Ю., Ляпина М. Г., Александров Д. Ю., Распопова А. А., Павлова С. В., Тумасьян Ф. А. Мелкие млекопитающие юго-востока Тверской области. Сообщение 1. Фауна и биотопическое распределение // Сиб. экол. журн. 2010. № 5. С. 799 – 806.

УДК [598.289:591.5](470.344)

ОСОБЕННОСТИ КОРМОВОГО ПОВЕДЕНИЯ ОПОЛОВНИКОВ В ПОСЛЕГНЕЗДОВОЙ ПЕРИОД В ЧУВАШСКОЙ РЕСПУБЛИКЕ

М. В. Рахчеева

Государственный биологический музей им. К. А. Тимирязева
123242, Россия, Москва, М. Грузинская, 15
E-mail: mvegorova@mail.ru

Поступила в редакцию 08.02.12 г.

Особенности кормового поведения ополовников в послегнездовой период в Чувашской республике. – Рахчеева М. В. – Представлены результаты многолетнего изучения (с 2005 по 2010 гг.) кормового поведения ополовников на территории Чувашской Республики. Всего были проанализированы 39 встреч стай ополовников, общее время наблюдений составило 50.4 ч. Приведены данные по составу стай и его динамике в течение дня, показано, что в среднем количество особей в стае колеблется от 8 до 40. Предполагается, что стаи могут объединяться во время ночевки или при поиске корма. Проанализированы встречи стай с другими видами. Дан анализ успешности поиска корма на разных породах деревьев (на берёзах, соснах и ивах).

Ключевые слова: *Aegithalos caudatus*, кормовое поведение, стая, летние кочевки.

Features of the feeding behavior of long-tailed tits in the post-nesting period in the Chuvash Republic. – Rakhcheeva M. V. – The results of our long-term (from 2005 till 2010) research of the feeding behavior of long-tailed tits in the Chuvash Republic are presented. 39 cases of observing long-tailed tit flocks were analyzed, the total observation duration was 50.4 h. Analysis of the flock structure and dynamics is given; the average number of birds in their flocks fluctuates from 8 to 40. Flocks may unite for foraging or in the roosting time. Besides, we saw meetings of long-tailed tit flocks with other species during foraging. A detailed analysis of visiting different trees and estimating the efficiency of searching food on them are given as well.

Keywords: *Aegithalos caudatus*, foraging behavior, flock, summer roaming.

ВВЕДЕНИЕ

Ополовник (*Aegithalos caudatus* Linnaeus, 1758) – широко распространенный вид на территории Чувашской Республики. Здесь он заселяет лиственные и смешанные насаждения, лесные и кустарниковые поймы, предпочитая разреженные влажные леса с густым подлеском (Птицы Волжско-Камского края..., 1978). На территории Поволжья встречается номинальный подвид *A. c. caudatus* (Воинственный, 1954). Основные сведения по его экологии в регионе включены в различные фаунистические сводки (Птицы Волжско-Камского края..., 1978; Аськеев О. В., Аськеев В. И., 2002; Ганицкий и др., 2001, 2004), Более детальные исследования послегнездовой экологии посвящены исследованию динамики послегнездовых перемещений стай и осенних миграций (Егорова, Тихомирова, 2007).

Известно, что ополовники являются типично насекомоядными птицами. В Ленинградской области первое место в их рационе занимают жуки, второе – равнокрылые (тли и кокциды) (Поспелов, 1955). В Московской области основу пита-

ОСОБЕННОСТИ КОРМОВОГО ПОВЕДЕНИЯ ОПОЛОВНИКОВ

ния составляют регулярно поедаемые равнокрылые (тли и листоблошки), чешуекрылые (представлены исключительно яйцами и в меньшей степени гусеницами), относительно меньшее значение здесь имеют перепончатокрылые (в основном наездники) и жуки (преимущественно долгоносики), регулярно поедаются пауки (Иноземцев, 1978). В Волжско-Камском крае в желудках ополовников находили бабочек (имаго и гусениц), тлей, мелких жуков (листогрызов и долгоносиков), пауков, веснянок (Птицы Волжско-Камского края..., 1978). Зимой в желудках ополовников находили небольшое количество семян, чаще всего березы и ольхи (Иноземцев, 1978), в Волжско-Камском крае в осенне-зимний период растительные корма составляют не более 6% (Птицы Волжско-Камского края..., 1978). В Приморье в весенний период эти птицы охотно пьют сок клёнов и берез (Панов, 1973; Шибнев, 1975).

Во внегнездовой период основной структурной единицей популяции ополовников является стая, которая предположительно представляет собой семейную группу (Бабушкина, Бояринова, 2009; *The Bird of Western Palearctic...*, 1993). В летние месяцы после вылета из гнезда перемещение стай ополовников носит ограниченный характер и происходит в пределах гнездового участка (Егорова, Тихомирова, 2007), при этом значительную часть времени птицы тратят на поиск корма. Безусловно, немаловажным в успешности при поиске корма является характер кормового поведения. Некоторые аспекты кормового поведения ополовников были затронуты в исследованиях зимних кочевков стай, проведенных в Ленинградской области (Дьяконова, 2000). Работы по изучению поведения ополовников при поиске корма в летний период практически не проводилось, все имеющиеся данные фрагментарны (Формозов и др., 1950; Михеев, 1960; Бардин, 1970; Преображенская, 1998; Gibb, 1954).

На территории Чувашской Республики подобных работ ранее не проводилось. В данном исследовании мы поставили задачу восполнить этот пробел и провести анализ особенностей кормового поведения ополовников во время летних кочёвок.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Работа проводилась во второй половине августа 2005 – 2006 гг., в начале июня 2008 г., в конце июня – начале июля 2010 г. на территории природного парка «Заволжье» Чувашской Республики, в окрестностях озера Малое Лебедино. Район исследований представляет собой сосновые насаждения 30 – 60-летнего возраста, перемежающиеся в местах зарастания вырубок берёзовыми рощами и участками смешанного леса. Озеро Малое Лебедино имеет площадь примерно 6 га. Древесная растительность береговой зоны озера представлена молодыми и средневозрастными берёзами пушистой и бородавчатой, ольхой серой, сосной обыкновенной, осинкой, кустарниковая – отдельными группами пепельной и козьей ивы, группы кустарников и подростка перемежаются луговинами с преобладанием щучки дернистой, иван-чая, вейника. Берёзы и сосны в прибрежной зоне озера находятся в угнетенном состоянии.

Наблюдение за стаями велось с момента их обнаружения и до момента, когда стая терялась из вида или до наступления темноты. При этом фиксировались следующие данные: состав стай, время наблюдения, какие породы деревьев посещают

птицы при поиске корма, время нахождения на каждом дереве при поиске корма, количество исследуемых веток, пройденное стаей расстояние, маршрут следования стай, особенности поведения птиц при поиске корма. Всего нами было проанализировано 39 встреч стай ополовников, общее время наблюдений составило 50.4 ч (в среднем продолжительность наблюдений за одной стаей – 87 мин, минимальное время наблюдений – 20 мин, максимальное – 3 ч 28 мин). Названия птиц даны по изданию «Список птиц Российской Федерации» (Коблик и др., 2006).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Перемещения стай ополовников в районе исследований во время послегнездовых кочёвок происходили в составе стай, количество особей в которых колебалось от 8 до 40 (в среднем 18.64 ± 8.45 , $n = 44$). В большинстве случаев (63.6%) стаи ополовников состояли из 8 – 15 особей. Примерно такое же количество особей в стае в июле было зафиксировано С. П. Резвым на берегу Ладожского озера (1976), что примерно соответствует числу птиц в одном выводке. Отметим, что стаи ополовников и во время зимних кочевок сохраняют подобный состав. Так, показано, что в Ленинградской области в составе стаи находятся от 5 до 12 особей (в среднем 8.1) (Дьяконова, 2000), в Подмосковье – от 5 до 15 (в среднем 12) (Дубровский, 1958).

Нами было обнаружено, что количество особей в течение дня и количество особей в стае могут значительно изменяться. В 10 случаях (23% от общего числа наблюдений за стаями) мы отмечали стаи, в которых было от 30 до 40 ополовников. Такие встречи происходили в период с 5.20 до 6.00 (2 встречи) и с 19.00 до 20.50 (8 встреч). Мы предполагаем, что несколько стай ополовников собираются вместе для совместной ночёвки в определенных местах, в дальнейшем же в течение светового дня они вновь распадаются на отдельные группы, кочующие отдельно.

Иногда даже днем количество особей в стае может превышать средние значения. 5 июля 2010 г. в 11.40 мы наблюдали стаю, которая состояла из 24 ополовников. В течение всего периода слежения стая не распалась (наблюдение продолжалось 155 мин), птицы осуществляли поиск корма на ветвях, перекрикивались между собой, но агрессивных элементов поведения и волнения среди ополовников мы не отмечали. Ранее С. П. Резвый (1976) и Ю. А. Дубровский (1958) в своих наблюдениях также отмечали, что иногда количество особей во встреченных ими стаях могло достигать 20 – 25. Вероятно, подобные встречи связаны с тем, что некоторые стаи после ночёвки не расходятся довольно продолжительное время и продолжают поиск корма совместно. Возможно, такая интеграция позволяет более эффективно искать корм на исследуемой стаями территории.

Интересно, что для зимнего периода были неоднократно описаны примеры агрессивного поведения при встрече членов соседних стай, обитающих на соседних территориях. Так, для Ленинградской области при встрече на границе участков птицы нередко ведут себя агрессивно и демонстрируют недовольство: чаще издают звуковые сигналы, волнуются, перелетают с ветки на ветки, в некоторых случаях птицы одной стаи направляются в сторону соседей (Дьяконова, 2000). Подобное поведение ополовников зимой было отмечено и для *A. c. trivirgatus* (Naka-

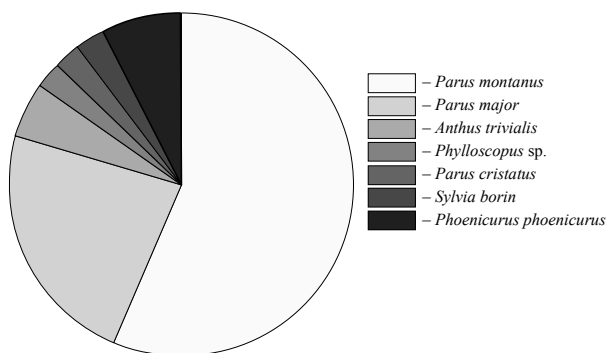
ОСОБЕННОСТИ КОРМОВОГО ПОВЕДЕНИЯ ОПОЛОВНИКОВ

мига, 1972) в Японии, где во время встречи двух стай между некоторыми особями могут начаться настоящие драки, которые могут привести к ранению одной из птиц. Характерно, что в период послегнездовых кочёвок нами не наблюдалось подобных описанных агрессивных контактов между членами укрупненных группировок. Возможно, такое агрессивное поведение в зимний период является последствием ужесточения конкуренции между стаями за пищевые ресурсы в условиях более сурового климата.

Агрессия среди особей внутри одной стаи во время поисков корма и кормовых перемещений нами также ни разу не отмечалась. Агрессивные контакты наблюдались нами только во время коллективных ночёвок и подготовки к ним. В это время нередко птицы гонялись друг за другом, пытались клюнуть соперника, издавали громкие звуки. Как правило, это происходило тогда, когда птицы, ранее сидевшие на периферии группы, пытались занять место в центре «шара». Считается, что подобные коллективные ночёвки имеют для ополовников терморегуляционное значение: иногда ополовники сбиваются вместе настолько плотно, что издали кажутся единым пуховым шаром, из которого в разные стороны торчат длинные хвосты (Попов, 1978; Мальчевский, Пукинский, 1983; Зиновьев, 1991; Зауер, 1998; The Bird of Western Palearctic..., 1993). Очевидно, что в данном случае агрессия вызывалась конкуренцией за более комфортное место ночёвки.

При поиске корма совместно со стаей ополовников нами были встречены и другие виды птиц (всего 39 случаев). Чаще всего рядом с ополовниками были замечены пухляки (доля таких встреч составляла 56.4%), реже ополовники встречались с большими синицами, лесными коньками, обыкновенными горихвостками, единичные встречи были с хохлатой синицей, садовой славкой и пеночкой (рисунок).

Ряд исследователей в своих наблюдениях уже отмечали тот факт, что во время кочевки ополовники час-



Встречи стай *Aegithalos caudatus* с другими видами

то встречаются в составе так называемых «смешанных синичьих стай», куда также могут входить синицы рода *Parus*, королюки, поползны, различные пеночки, славки и другие птицы. Предполагается, что такие объединения насекомоядных птиц обеспечивают более эффективный поиск пищевых ресурсов, а также позволяют успешнее защищаться от хищников (обнаружение опасности происходит гораздо быстрее) (Наумов, 1923; Герке, 1932; Поливанов, 1971; Бардин, 1982). В своих наблюдениях мы обратили внимание на то, что совместно с ополовниками птицы других видов встречались, как правило, поодиночке (29 таких встреч). В 10 случаях количество птиц другого вида было: 2 особи (6 встреч), 3 особи (1 встреча), 5

особей (2 встречи), 7 особей (1 встреча). Отметим, что во время таких встреч ополовники держались отдельной стаей и никак не взаимодействовали с птицами других видов, которые к ним присоединились.

Мы детально проанализировали время и пройденный маршрут случаев, когда во время послегнездовых перемещений рядом с ополовниками встречались другие виды (всего 8 встреч) (табл. 1). Согласно полученным результатам можно предположить, что данные встречи стай ополовников с другими видами носили кратковременный характер. При этом сопровождающие стаю ополовников виды проходили с ними лишь некоторую часть пути (в среднем соотношение пройденного ополовниками пути самостоятельно и совместно с другими видами равно 9.6%). Более продолжительные встречи стай ополовников отмечаются совместно с пухляками, тем не менее, подобные совместные перемещения занимают не более 20% от суммарного времени наблюдения за стаей. Отметим, что во время подобных встреч нами не было отмечено никаких взаимодействий между видами. В связи с этим мы предполагаем, что ополовники не образуют смешанных стай с другими видами во время летних кочёвок, подобные объединения в смешанные стаи во время поиска корма носят краткосрочный характер и непостоянны. К таким же выводам пришли ряд исследователей, изучавших зимние кочёвки стай ополовников (Дубровский, 1958; Зонов, 1969; Поливанов, 1971; Дьяконова, 2000).

Таблица 1

Анализ встреч стай ополовников с другими видами

Встреченный вид	Всего ополовников в стае	Всего птиц другого вида в стае	Всего пройдено расстояние за стаей ополовников, м	Всего пройдено времени за стаей ополовников, мин.	Пройдено с другим видом расстояние		Пройдено с другим видом время	
					метры	% от общего	минуты	% от общего
Пухляк	10	1	12	20	3	25.0	4	20.0
Пухляк	14	1	205	1076	16	7.8	22	2.0
Пухляк	12	2	180	423	15	8.3	10	2.4
Пухляк	13	2	63	370	7	11.1	5	1.4
Пухляк	24	1	150	3034	23	15.3	15	0.5
Пухляк	13	5	155	950	15	9.7	25	2.6
Лесной конёк	10	1	205	1076	3	1.5	4	0.4
Большая синица	13	3	120	400	7	5.8	12	3.0
Обыкновенная горихвостка	10	1	180	423	3	1.7	2	0.5

Ежедневные кормовые перемещения ополовников представляет собой чередование фаз кормления и коротких перелетов. В качестве субстрата для поиска корма ополовники в большинстве случаев используют концы ветвей, реже поиск корма осуществляется в шишках сосен, в паутине на кустах ивы, в почках на ветвях, в единичных случаях субстратом для поиска корма служат земля и ствол дерева (табл. 2). Отметим, что поиск корма на более тонких ветвях свойственен также синицам, которые нередко являются членами смешанных синичьих стай – хохлатой синице и лазоревке (Шемякина и др., 2007). Поскольку экологические ниши

ОСОБЕННОСТИ КОРМОВОГО ПОВЕДЕНИЯ ОПОЛОВНИКОВ

этих видов схожи, то и совместное кормодобывание этих птиц становится маловероятным и редким явлением. В нашем случае в составе стай хохлатая синица была замечена лишь однажды, встречи совместно с лазоревками не наблюдались. Пухляки же не составляют конкуренцию ополовникам во время поиска корма, так как ранее была показана их относительная пластичность в выборе места и методов сбора корма. Это может быть причиной частых встреч ополовников именно с этим видом при совместном поиске корма.

В качестве кормовых методов ополовники при поиске корма чаще всего используют пастьбу на ветвях одной толщины и перемещение по ветвям от более толстых к более тонким (табл. 3). Известно, что ополовники отличаются от синиц тем, что могут охотиться на гибких тонких ветвях, что возможно благодаря длинному хвосту-балансиру. Отмечается также и их умение кормиться путем подвешивания к концам ветвей. (Преображенская, 1998). Однако во время наших наблюдений данный тип кормового метода использовался реже всего (в 4.47% случаях). Во время наших наблюдений нередко на одной ветке искали корм сразу несколько ополовников (от 2 до 4), при этом мы не отмечаем агрессивных нападков птиц друг на друга.

Иногда, в самые первые дни после вылета из гнезда, во время послегнездовых кочёвок, взрослые ополовники могли продолжать кормление выводка. Так, 7 июня 2008 г. нами была обнаружена стая из 9 молодых и 3 взрослых особей, где взрослые кормили молодых, собранными ими кормовыми объектами.

Поиск корма ополовники вели преимущественно на сосне *Pinus sylvestris* (73 случая) и берёзе *Betula* sp. (37 случаев), реже – на иве *Salix* sp. (7 случаев). Среднее время нахождения на каждой из пород и количество исследуемых на каждом дереве веток различалось (табл. 4).

Таблица 2

Анализ выбора субстрата кормового объекта

Субстрат кормового объекта	Количество случаев	%
Развилка ветвей	6	2.36
Толстые ветви	11	4.33
Средние части ветвей	67	26.38
Концы ветвей	156	61.42
Шишка сосны	2	0.79
Листья берёз	6	2.36
Паутина на кустах ивы	2	0.79
Почки	2	0.79
Земля	1	0.39
Ствол дерева	1	0.39
Всего	254	100.0

Таблица 3

Анализ кормовых методов ополовников

Кормовые методы	Всего случаев	%
Пастьба на ветках одной толщины	86	48.04
Переход от более толстых ветвей на более тонкие	53	29.61
Подвешивание вниз головой	8	4.47
Бросок	17	9.50
Извлечение (выклевание пищи из какого-либо объекта на ветвях/земле)	15	8.38
Всего	179	100.0

В среднем, по нашим наблюдениям, ополовник исследовал за 1 ч 115 деревьев, где успевал посетить 1357 веток. А. Н. Формозов с соавторами (1950) в своих исследованиях зимних стай ополовников указывает, что за час одна особь посещает 144 деревьев и успеваает при этом осмотреть около 1120 веток. В работе по изучению стай ополовников

Таблица 4

Анализ продолжительности нахождения стай ополовников на разных породах деревьев во время поиска корма

Порода	Продолжительность нахождения на 1 дереве (среднее), с	Количество исследуемых веток на 1 дереве (среднее), шт.
<i>Pinus sylvestris</i>	35.57±19.15	12.6±7.87
<i>Betula</i> sp.	37.90±18.84	11.7±6.07
<i>Salix</i> sp.	24.40±3.76	10.75±2.88

в Ленинградской области в зимний период показано, что за день ополовник посещает в среднем 580 деревьев, на обследование одного дерева он тратит в среднем 50 с. Было подсчитано, что такая интен-

сивность поиска корма позволяет одному ополовнику за месяц осмотреть каждое дерево на своем зимнем участке обитания (Дьяконова, 2000).

Далеко не на каждой ветке ополовники обнаруживали подходящие кормовые объекты. В среднем в течение дня успешность обнаружения корма (соотношение количества исследуемых веток к количеству захватов корма с них) была выше на соснах (69.76%), чем на берёзах (34.92%). При этом скорость перемещения ополовников во время поиска корма в среднем в течение дня составляла 0.4 км/ч. В разных биотопах ополовники перемещались с разной скоростью. Так, в сосняках стая передвигалась медленнее (средняя скорость 0.33 км/ч, $n = 14$), чем в березовом лесу (средняя скорость 0.6 км/ч, $n = 8$). Так как в сосняках ополовники задерживались дольше и на соснах успешность обнаружения кормовых объектов была выше, мы предполагаем, что в районе исследований именно в этом биотопе в летний сезон находится больше тех насекомых, которых предпочитают ополовники. Исследования в зимний период показали, что ополовники абсолютное предпочтение отдают берёзе, хотя и держатся чаще в смешанных лесах (Боголюбов, 1986; Боголюбов, Преображенская, 1987; Преображенская, 1998), при этом скорость передвижения стаи в осеннее-зимний период возрастает и составляет по разным оценкам от 0.5 до 1.5 км/ч (Дубровский, 1958; Резвый, 1976; Дьяконова, 2000; Gaston, 1973). Вероятно, это связано с тем, что в это время количество корма резко уменьшается и ополовники вынуждены более активно перемещаться по своему участку в поисках корма.

ВЫВОДЫ

Перемещения ополовников во время послегнездовых миграций происходят в стаях, количество особей в которых варьируется от 8 до 40 птиц. Увеличение особей в стае может быть связано с интеграцией стай для совместных ночёвок или с объединением соседних стай во время кормовых перемещений.

Во время послегнездовых кочёвок вместе со стаями ополовников могут кормиться также птицы другого вида. Чаще всего в составе таких смешанных стай входят пухляки, однако эти объединения носят кратковременный характер.

ОСОБЕННОСТИ КОРМОВОГО ПОВЕДЕНИЯ ОПОЛОВНИКОВ

При поиске корма ополовники чаще всего исследуют концы ветвей. Среди основных кормовых методов применяет пастьба или перемещение с более толстых участков ветвей к более тонким.

При поиске корма на исследуемой территории ополовники исследуют сосны, берёзы, ивы. В среднем ополовник во время летних кочёвок перемещается со средней скоростью 0.4 км/ч, исследует за 1 ч 115 деревьев, где успевает посетить 1357 веток. Поиск корма преимущественно происходит на тонких ветвях деревьев. Предполагаем, что в летний период в районе исследований более привлекательными для поиска корма оказываются сосны.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аськеев О. В., Аськеев В. И. Многолетняя динамика численности птиц в осенний период // Многолетняя динамика численности птиц и млекопитающих в связи с глобальными изменениями климата: материалы Междунар. симп. Казань : Новое знание, 2002. С. 230 – 238.

Бабушкина О. В., Бояринова Ю. Г. Сохранение внутрисемейных связей у мигрирующих длиннохвостых синиц (*Aegithalos c. caudatus*) по данным кольцевания на северо-западе России // Вестн. Санкт-Петерб. ун-та. Сер. 3. 2009. Вып. 2. С. 3 – 11.

Бардин А. В. Территория обитания и структура смешанных синичьих стай // Материалы 7-й Прибалтийской орнитол. конф. : в 2 т. Рига : Зинатне, 1970. Т. 1. С. 21 – 24.

Бардин А. В. Структура смешанных синичьих стай // 18-й Междунар. орнитол. конгресс : тез. докл. и стендовых сообщ. М. : Наука, 1982. С. 126 – 127.

Боголюбов А. С. Структура и компоновка пространственных ниш видов, входящих в синичьи стаи Подмоскovie // Зоол. журн. 1986. Т. 65, вып. 2. С. 1664 – 1674.

Боголюбов А. С., Преображенская Е. С. Зимнее пространственное распределение воробьиных птиц по микро- и макроместообитаниям // Экология. 1987. № 3. С. 53 – 57.

Воинственский М. А. Длиннохвостая синица *Aegithalos caudatus* L. // Птицы Советского Союза : в 6 т. М. : Сов. наука, 1954. Т. 5. С. 790 – 797.

Ганицкий И. В., Тихомирова А. В., Ширинов А. В. Некоторые итоги кольцевания мелких воробьиных птиц в республике Чувашия в 1998 – 2000 гг. // Актуальные проблемы изучения и охраны птиц Восточной Европы и Северной Азии : материалы Междунар. конф. Казань : Изд-во «Матбугат йорты», 2001. С. 168 – 169.

Ганицкий И. В., Тихомирова А. В., Ширинов А. В. Некоторые фенологические аспекты миграций птиц в Чувашском Заволжье по результатам кольцевания // Экол. вестн. Чувашской Республики. Сер. Птицы Чувашии. Чебоксары : Изд-во «КЛИО», 2004. Вып. 44, ч. 1. С. 3 – 11.

Герке А. А. К биоценологии синичьих стай // Зоол. журн. 1932. Т. 11, № 3/4. С. 90 – 123.

Дубровский Ю. А. Экологические особенности стай длиннохвостых синиц // Зоол. журн. 1958. Т. 37, вып. 2. С. 305 – 308.

Дьяконова Т. П. Наблюдения за зимующими стаями ополовников *Aegithalos caudatus* в Ленинградской области // Рус. орнитол. журн. 2000. Экспресс-выпуск № 111. С. 3 – 18.

Егорова М. В., Тихомирова А. В. Динамика численности длиннохвостой синицы (*Aegithalos caudatus*) в послегнездовой период на территории Чувашского Заволжья // Экол. вестн. Чувашской Республики. Чебоксары : Изд-во «КЛИО», 2007. Вып. 57. С. 125 – 129.

Зауер Ф. Птицы. М. : Внешсигма, 1998. 287 с.

Зиновьев В. И. Птицы лесной зоны Европейской части СССР. Воробьинообразные : учеб. пособие. Тверь : Изд-во Тверск. гос. ун-та, 1991. 157 с.

Зонов Г. Б. Зимние стаи птиц в Верхнем Приангарье // Изв. Вост.-Сиб. отд. геогр. о-ва СССР. 1969. Т. 66. С. 89 – 92.

- Иноземцев А. А.* Роль насекомоядных птиц в лесных биоценозах. Л. : Изд-во ЛГУ, 1978. 264 с.
- Коблик Е. А., Редькин Я. А., Архипов В. Ю.* Список птиц Российской Федерации. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2006. 256 с.
- Мальчевский А. С., Пукинский Ю. Б.* Птицы Ленинградской области и сопредельных территорий. Л. : Изд-во ЛГУ, 1983. Т.2. 504 с.
- Михеев А. В.* Биология птиц. М. : Учпедгиз, 1960. 302 с.
- Наумов Н. П.* К биологии синиц (предварительное сообщение) // Тр. Моск. лесного ин-та. 1923. Вып. 1. С. 101 – 104.
- Панов Е. Н.* Птицы Южного Приморья (фауна, биология и поведение). Новосибирск : Наука. Сиб. отд-ние, 1973. 376 с.
- Поливанов В. М.* Некоторые вопросы осенне-зимней биологии синичьих стай // Тр. Заповедника «Кедровая падь». 1971. № 2. С.43 – 68.
- Поспелов С. М.* Птицы, поедающие тлей и кокцид // Природа. 1955. № 5. С. 24 – 29.
- Преображенская Е. С.* Экология воробьиных птиц Приветлужья. М. : Т-во науч. изд. КМК, 1998. 200 с.
- Птицы Волжско-Камского края. Воробьиные / под ред. В. А. Попова. М. : Наука, 1978. 248 с.
- Резвый С. П.* Летне-осенние миграции длиннохвостой синицы на юго-восточном берегу Ладожского озера в 1968 – 1957 гг. // Материалы 9-й Прибалтийской орнитол. конф. / Ин-т зоологии и паразитологии. Вильнюс, 1976. С. 221 – 226.
- Формозов А. Н., Осмоловская В. И., Благоскдонов К. Н.* Птицы и вредители леса. М. : Изд-во МОИП, 1950. 182 с.
- Шемякина О. А., Марочкина Е. А., Зацаринный И. В., Чельцов Н. В.* Механизмы экологической сегрегации четырех совместно обитающих видов синиц – *Parus major*, *P. caeruleus*, *P. montanus*, *P. cristatus* // Рус. орнитол. журн. 2007. Т. 16, Экспресс-выпуск № 362. С. 759 – 781.
- Шибнев Ю. Б.* О биологии длиннохвостой синицы – *Aegithalos caudatus* (L.) в Приморье // Орнитологические исследования на Дальнем Востоке. Владивосток : Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1975. С. 93 – 102.
- Gaston A. J.* The ecology and behavior of the long-tailed tit // Ibis. 1973. Vol. 115. P. 330 – 351.
- Gibb J.* Feeding ecology of tits, with notes on Treecreeper and Goldcrest // Ibis. 1954. Vol. 96. P. 513 – 543.
- Nakamura T.* Home range structure of a population of *Aegithalos caudatus*. 2. Home range and territorialism in the breeding season // Miscellaneous Reports Yamashina Inst. Ornitol. 1972. Vol. 6. P. 424 – 488.
- The Bird of Western Palearctic. Handbook of the Birds of Europe, the Middle East, and North Africa. Vol. VII. Flycatchers to Shrikes / eds. S. Cramp, K. E. L. Simmons. Oxford : Oxford Univ. Press, 1993. 577 p.

УДК 577.125.528

ОСОБЕННОСТИ СОСТАВА ЛИПИДОВ ДВУХ ВИДОВ РОДА *SUAEDA* SCOP. В УСЛОВИЯХ ПРИЭЛЬТОНЬЯ

О. А. Розенцвет, В. Н. Нестеров, Е. С. Богданова, Т. М. Лысенко

Институт экологии Волжского бассейна РАН
Россия, 445003, Тольятти, Комзина, 10
E-mail: olgarozen55@mail.ru

Поступила в редакцию 27.09.12 г.

Особенности состава липидов двух видов рода *Suaeda* Scop. в условиях Приэльтонья. – Розенцвет О. А., Нестеров В. Н., Богданова Е. С., Лысенко Т. М. – Исследован состав липидов *Suaeda acuminata* и *S. salsa*, приуроченных к сообществам галофитных однолетников и сильнозасоленным почвам хлоридно-сульфатного типа засоления в условиях Приэльтонья. Методом корреляционно-регрессионного анализа показано, что мембранные липиды листьев *S. acuminata* более зависимы от общего уровня солёности, а мембранные липиды листьев *S. salsa* – от анионного состава солей. На состав жирных кислот в листьях *S. acuminata* в большей степени оказывал влияние состав анионов, а листьев *S. salsa* – как состав анионов, так и общий уровень солёности. Вариации в составе липидов свидетельствуют об участии липидного обмена в функционировании механизмов, способствующих выживанию галофитов в условиях засоления почвы.

Ключевые слова: *Suaeda*, засоление почвы, полярные и нейтральные липиды, жирные кислоты, Приэльтонье.

Features of the halophytic lipid composition in the conditions of Lake Elton. – Rozentsvet O. A., Nesterov V. N., Bogdanova E. S., and Lysenko T. M. – The lipid composition in *Suaeda acuminata* and *S. salsa* in the conditions of strong-saline soils of chloride-sulfate type around Lake Elton was studied. Regression and correlation analysis has shown that the membrane lipids in the *S. acuminata* leaves are more dependent on the total salinity level, and the membrane lipids in the *S. salsa* leaves are more dependent on the anionic salt composition. The fatty acid composition in the *S. acuminata* leaves is increasingly influenced by anions, and that in the *S. salsa* leaves is by anions and the overall salinity level. Variations in the lipid composition indicate the involvement of lipid metabolism in the functioning of mechanisms for halophyte survival in saline soils.

Key words: *Suaeda*, soil salinity, polar and neutral lipids, fatty acids, Lake Elton.

ВВЕДЕНИЕ

Высокие концентрации солей в почве создают особые экологические условия, существовать в которых может только небольшая, важная в эволюционном плане группа растений-галофитов (Строганов, 1958; Проблемы..., 2009; Parida, Das, 2005). Многие из них применяются в качестве альтернативных источников энергии, восков, углеводов, биологически активных соединений, таких как алкалоиды, терпеноиды, жирные кислоты и другие (Ivanova et al., 2006).

В основе устойчивости растений к солям лежат различные механизмы, которые согласно Б. П. Строганову (1962) разделяют на две группы. К первой группе относятся механизмы, запускающие реакции обмена веществ, для нейтрализации неблагоприятного действия солей. Например, накопление веществ, регулирующих

осмотические свойства клеток и оказывающих защитное влияние (пролин, полиамины путресцин, спермидин и др.) (Шевякова, 1981, 1983). Ко второй группе относятся механизмы, регулирующие транспорт ионов из среды в клетку. Этот тип приспособлений связан с защитными функциями мембран, основными структурными компонентами которых являются липиды.

Интерес к изучению особенностей липидного состава клеточных мембран непрерывно возрастает в связи с их важной ролью в регулировании «взаимоотношений» клетки и среды, особенно для организмов, приспособившихся к экстремальным условиям обитания (Bybordi et al., 2010). В этих исследованиях важным является знание не только детального состава липидов, но и их количественных вариаций, что позволяет судить о молекулярных механизмах адаптации при изменении условий обитания (Lüttge, 1993; Ivanova et al., 2006). Химическое строение, локализация внутри клетки и функциональное значение липидов различны. Гликолипиды являются основными структурными элементами липидного бислоя тилакоидных мембран хлоропластов и во многом определяют эффективность его функционирования (Lee, 2004; Hölzl, Dörman, 2007). В плазматических мембранах и эндомембранах, разделяющих клетку на отдельные компартменты, главными являются фосфолипиды (Wada, Murata, 2009). Физические свойства липидов в мембранном бислое в большой степени определяются уровнем ненасыщенности их жирных кислот (Лось, 2001).

Галофитная растительность выбранного нами района исследований – Приэльтонья – имеет высокое разнообразие и характеризуется поясным распределением сообществ, что типично для озёрных котловин (Ильин, 1927; Сафронова, 2006; Лысенко, 2008). Действие засоления на внутриклеточные процессы дикорастущих растений галофитных сообществ Приэльтонья практически не изучалось. Вместе с тем подобные исследования могут способствовать выявлению роли структурных макромолекул, в частности липидов, в реализации физиологических, биохимических и ультраструктурных механизмов адаптации.

Цель работы заключалась в изучении особенностей состава липидов листьев двух видов галофитов – *Suaeda acuminata* (С. А. Мей) (сведа заостренная) и *S. salsa* (L.) Pall. (сведа солончаковая) (названия видов растений приведены по сводке С. К. Черепанова (1995)) в условиях Приэльтонья.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Район исследований – Приэльтонье – расположен в Волгоградской области в пределах подзоны светло-каштановых почв. Зональным типом растительности данной территории являются полынно-типчачово-ковыльные (опустыненные) степи, относящиеся к Ергенинско-Заволжской подпровинции Заволжско-Казахстанской степной провинции Евразийской степной области (Сафронова, 2006). Климатические условия территории характеризуются резким недостатком влаги, сильной засушливостью, особенно в весенне-летний период. Самые высокие температуры наблюдаются в июне – сентябре (+40 – +45°C), а самые низкие – в январе (-8 – -12°C). Среднегодовое количество осадков – 280 – 300 мм, а испарение достигает 850 мм, что в 2 – 2.5 раза больше, чем выпадает с осадками.

ОСОБЕННОСТИ СОСТАВА ЛИПИДОВ ДВУХ ВИДОВ РОДА *SUAEDA* SCOP.

Выбранные виды являются однолетними растениями семейства Chenopodiaceae Vent. Растения отбирали в июне, июле и сентябре 2011 г. в устьевых участках рек Большая Сморогда (49°07' с.ш., 46°50' в.д.) и Чернавка (49°12' с.ш., 44°40' в. д.), расположенных на территории Волгоградской области и питающих оз. Эльтон. Одновременно отбирали образцы почвы на глубине 15 – 20 см для определения кислотности, влажности, температуры, а также химического анализа.

Анализ водной вытяжки из 100 г почвы проводился в сертифицированной лаборатории абиотических факторов в Институте экологии Волжского бассейна РАН.

Для биохимических анализов использовали листья из 15 – 20 растений, собранных на экспериментальных площадках размером 20 × 20 м. Из объединенной биомассы листьев составляли три независимых биологических пробы (2 – 4 г сырой массы), деферментировали в кипящем изопропаноле и до анализа хранили в темном холодном месте. Липиды экстрагировали трижды смесью хлороформа и метанола (1 : 2, v/v) с одновременным механическим разрушением тканей (Bligh, Dyer, 1959). Разделение и анализ липидов осуществляли методом тонкослойной хроматографии как описано ранее (Розенцвет и др., 2011). Суммарное содержание липидов (СЛ) рассчитывали как сумму проанализированных отдельно нейтральных липидов (НЛ), гликолипидов (ГЛ) и фосфолипидов (ФЛ).

Метилирование жирных кислот (ЖК) осуществляли кипячением в 5%-ном растворе HCl в метаноле. Полученные эфиры анализировали на хроматографе «Хроматэк Кристалл 5000.1» (Россия) в изотермическом режиме с использованием капиллярной колонки длиной 105 м и диаметром 0.25 мм («RESTEK», США). Температура колонки – 180°C, испарителя и детектора – 260°C, скорость тока газа-носителя (гелий) – 2 мл/мин.

Для оценки ненасыщенности ЖК использовали индекс ненасыщенности: $ИН = \sum P_j/n/100$, где P_j – содержание ЖК (% от суммы) и n – количество двойных связей в каждой кислоте. Активность ацил-липидных ω_9 , ω_6 и ω_3 десатураз, участвующих в биосинтезе ненасыщенных олеиновой (С 18:1 ω_9), линолевой (С 18:2 ω_6) и линоленовой (С 18:3 ω_3) кислот, рассчитывали для десатурации стеарата (SDR), олеата (ODR) и линолеата (LDR) по уравнениям: $SDR = (C\ 18:1)/(C\ 18:0 + C\ 18:1)$; $ODR = (C\ 18:2 + C\ 18:3)/(C\ 18:1 + C\ 18:2 + C\ 18:3)$; $LDR = (C\ 18:3)/(C\ 18:2 + C\ 18:3)$ (Алаудинова и др., 2000).

Статистическую обработку результатов анализов проводили с использованием программ Statistica 6.0 для Windows, Microsoft Excel 2007. Результаты представлены в виде $M \pm m$, где M – средняя арифметическая, m – стандартная ошибка. Достоверность различий оценивали с использованием непараметрического критерия Стьюдента при уровне значимости $p < 0.05$, а влияние абиотических факторов на содержание липидов – с помощью корреляционно-регрессионного анализа (Лакин, 1990).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Растения *S. acuminata* и *S. salsa* являются типичными представителями галофитов, широко распространёнными в европейской части России, на Кавказе, в Средней и Малой Азии, Западной Сибири. Оба вида встречаются на мокрых со-

лончаках берегов солёных озёр (Цвелев, 1996). В районе Приэльтона растения отбирались в поймах рек у мест их впадения в озеро Эльтон. Уровень солей в водах указанных рек может колебаться от 7 до 40 мг/л в зависимости от направления ветров (Розенцвет и др., 2012). Отметим, что в устьях р. Чернавка и р. Б. Сморогда *S. acuminata* образует монодоминантные ценозы, а *S. salsa* входит в состав солеросового сообщества. Проективное покрытие видов в сообществах колеблется от 30 до 65%.

Характеристика биотопов, в которых произрастали растения, приведена в табл. 1. Как видно из приведенных данных, почва в местах произрастания обоих видов не имела существенных различий по уровню увлажненности, кислотности, температурному режиму, но отличалась по содержанию солей. В целом почва характеризуется хлоридно-сульфатным типом засоления. Однако содержание как хлоридов, так и сульфатов существенно различалось в местах отбора проб и варьировало в период наблюдений (табл. 2).

Таблица 1

Некоторые абиотические условия на местах отбора растений

Фактор	Период отбора	Место отбора	
		Устье р. Б. Сморогда	Устье р. Чернавка
Влажность, % от сырой массы	Июнь	13.4	17.6
	Июль	11.7	15.0
	Сентябрь	15.6	15.2
Кислотность	Июнь	7.5	7.8
	Июль	7.3	7.0
	Сентябрь	6.9	7.2
Температура на поверхности почвы, °С	Июнь	24.0	25.0
	Июль	32.0	29.0
	Сентябрь	15.0	15.0
Содержание солей, мг/л	Июнь	1.0	0.3
	Июль	1.4	1.3
	Сентябрь	1.0	0.8

Для оценки особенностей состава липидов было проанализировано содержание суммарных липидов (СЛ), соотношение основных групп липидов, таких как

Таблица 2

Анионный состав почвы в местах отбора растений

Фактор, мг/дм ³	Место отбора	
	Устье р. Сморогда	Устье р. Чернавка
Аммоний	0.12 – 1.50	0.12 – 0.93
Нитриты	0.01 – 0.07	0.01 – 0.02
Нитраты	0.10 – 1.50	0.1 – 1.33
Фосфаты	0.15 – 0.49	0.26 – 0.57
Сульфаты	206.0 – 1480.0	80.7 – 519.0
Хлориды	440.0 – 2658.0	479.0 – 5247.0

ГЛ, ФЛ, НЛ, состав ЖК, а также соотношение индивидуальных классов липидов внутри каждой группы. В листьях *S. acuminata*, собранных в устье р. Б. Сморогда, содержание СЛ варьировало от 7.2 до 13.0 мг/г сырой массы, а р. Чернавка – от

6.1 до 10.0 мг/г (рис. 1). В листьях растений *S. salsa*, собранных в тех же местах обитания, содержание СЛ варьировало в диапазоне 7.1 – 15.8 и 4.5 – 7.5 мг/г. Динамика накопления СЛ также заметно различалась в зависимости от условий произрастания. Так, в пойме р. Б. Сморогда в листьях *S. acuminata* их содержание было максимальным в июле, а в листьях *S. salsa* – в сентябре. На р. Чернавке для *S. acuminata* характерным было постепенное накопление количества СЛ в течение сезона вегетации, а для *S. salsa* – напротив, постепенное снижение.

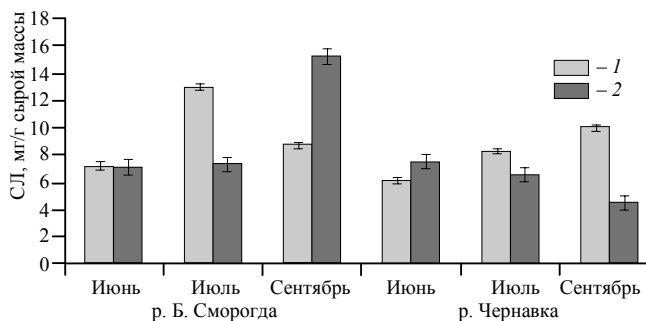


Рис. 1. Динамика содержания суммарных липидов в листьях *Suaeda acuminata* (1) и *S. salsa* (2)

Среди СЛ наибольший интерес с позиций регулирования взаимодействий клетки и клеточных оргanelл с внешней средой представляют мембранные липиды. Для исследуемых видов, как правило, в период вегетации наблюдалось постепенное снижение относительного вклада моногалактозилдиацилглицерина (МГДГ) в общий пул ГЛ (рис. 2).

В листьях растений, отобранных в июне, содержание МГДГ было выше, чем дигалактозилдиацилглицерина (ДГДГ). Однако в листьях растений *S. acuminata*, отобранных в июле, и *S. salsa*, отобранных в сентябре в устье р. Б. Сморогда, наблюдалось более высокое содержание ДГДГ по сравнению с МГДГ, хотя для листьев вышших растений типичным является значение отношения МГДГ/ДГДГ равное 3/2. Поскольку этот тип липидов характерен для мембран тилакоидов, можно допустить, что изменения в их составе связаны с измене-

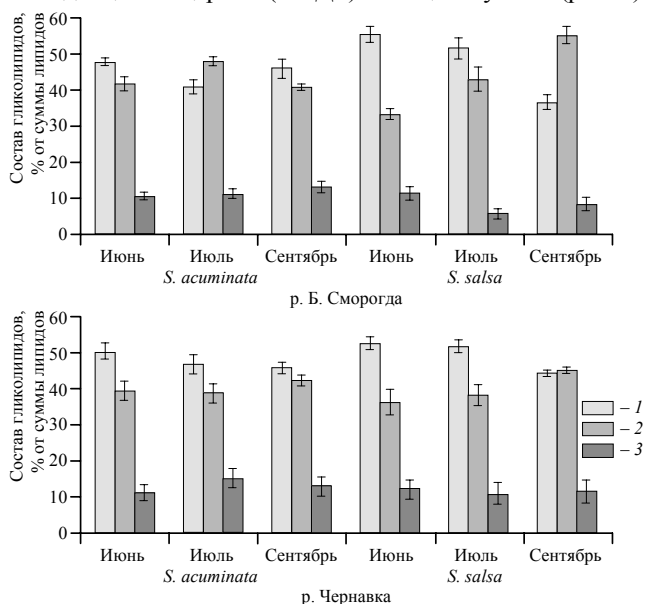


Рис. 2. Динамика состава гликолипидов в листьях *Suaeda acuminata* и *S. salsa*, собранных в устье р. Б. Сморогда и р. Чернавка в июне, июле и сентябре: 1 – МГДГ, 2 – ДГДГ, 3 – СХДГ

нием ультраструктуры хлоропластов, например, с более плотной упаковкой гран. Известно, что структура гран может быть демонтирована и сформирована вновь в течение нескольких минут, что способствует минимизации негативных эффектов. Изменение в относительном содержании сульфохинозилдиацил-глицерина (СХДГ) не имели достоверных отличий. Очевидно, что динамичность структуры гран поддерживается модуляцией пула ГЛ в тилакоидных мембранах, связанных в основном с МГДГ и ДГДГ.

Фракция ФЛ, так же как и фракция ГЛ, имела классический для высших растений спектр структурных компонентов, состоящий из фосфатидилхолина (ФХ), фосфатидилэтаноламина (ФЭ), фосфатидилинозита (ФИ), фосфатидилглицерина (ФГ) и фосфатидной кислоты (ФК), дифосфатидилглицерина (ДФГ). На рис. 3 представлена динамика четырёх главных в количественном отношении липидов – ФХ, ФЭ, ФГ и ФИ.

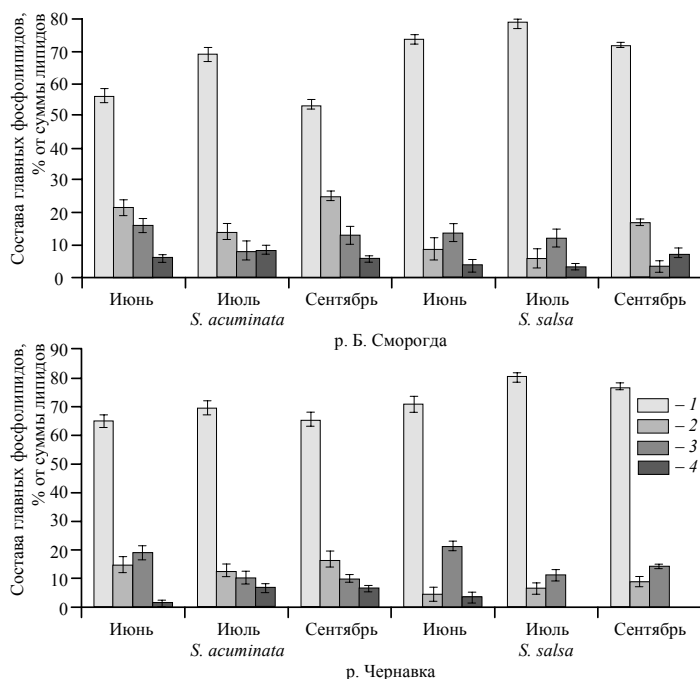


Рис. 3. Динамика состава главных фосфолипидов в листьях *Suaeda acuminata* и *S. salsa*, собранных в устье р. Б. Сморогда и р. Чернавка в июне, июле и сентябре: 1 – ФХ, 2 – ФЭ, 3 – ФГ, 4 – ФИ

восходило содержание ФГ, особенно характерное для растений, произрастающих в пойме р. Чернавка. В целом состав ФЛ более стабилен по сравнению с составом ГЛ.

Нельзя не отметить и такой важный параметр, как соотношение отдельных групп липидов – ГЛ, ФЛ и НЛ, поскольку часть НЛ, такие как стерины, наряду с полярными липидами входят в состав мембран, другие (ди-, триглицерины, спир-

ФЛ, что превышает обычное (45 – 60%) для высших растений его содержание. Динамика содержания ФХ для обоих видов была идентичной для разных биотопов. В частности, наблюдалось небольшое увеличение его вклада в состав ФЛ для растений, собранных в июле, хотя содержание ФХ в листьях *S. salsa* несколько выше, чем в листьях *S. acuminata*. По отношению к другим компонентам ФЛ можно отметить, что в листьях *S. acuminata*, в отличие от *S. salsa*, содержание ФЭ пре-

ОСОБЕННОСТИ СОСТАВА ЛИПИДОВ ДВУХ ВИДОВ РОДА *SUAEDA* SCOP.

ты и др.) – представляют резервный энергетический и метаболический материал. Судя по данным, приведённым на рис. 4, вклад полярных липидов в процессе роста растений постепенно снижался, а вклад НЛ увеличивался, особенно в листьях растений *S. salsa*, произрастающих в устье р. Б. Сморогда.

Известно, что изменение ненасыщенности ЖК является ключевым моментом в создании оптимального уровня текучести мембран, обеспечивающих физиологическую активность клеток. В этой связи представляло интерес проанализировать динамику состава ЖК липидов. Среди ЖК было идентифицировано более 15 компонентов, однако на долю кислот с длиной углеводородного радикала 16 и 18 атомов углерода приходилось 90 – 98% от суммы (табл. 3). Содержание остальных

кислот во всех случаях было ниже 1%, в связи с этим они исключены из табл. 3. Из представленных данных видно, что основной насыщенной ЖК является пальмитиновая кислота (С 16:0), при этом наибольшее ее содержание отмечалось в летние месяцы (30.4 – 19.2%) по сравнению сентябрем (14.6 – 1.5%). Небольшое количество миристиновой кислоты (С 14:0) также выявлено среди ЖК в листьях обоих видов. Общее количество ненасыщенных ЖК (ННЖК) варьировало от 55.5 до 82.5%. Однако ИН ЖК оставался довольно постоянным, за исключением образцов растений *S. acuminata*, собранных на р. Б. Сморогда в сентябре. Высокая степень ненасыщенности ЖК обусловлена в основном двумя кислотами – α -линоленовой (С 18:3n3) и линолевой (С 18:2n6). В то же время в динамике состава ЖК в листьях обоих видов наблюдалось значительное уменьшение содержания С 18:3n3 в сентябре, особенно характерное для биотопа р. Б. Сморогда (см. табл. 3).

Известно, что введение двойных связей в углеводородные цепи регулируется десатурацией ЖК (Лось, 2001). По имеющимся в литературе сведениям, оценка активности десатураз позволяет, в определенной мере, судить о механизмах синтеза и роли ненасыщенных ЖК в устойчивости растений к различным неблагопри-

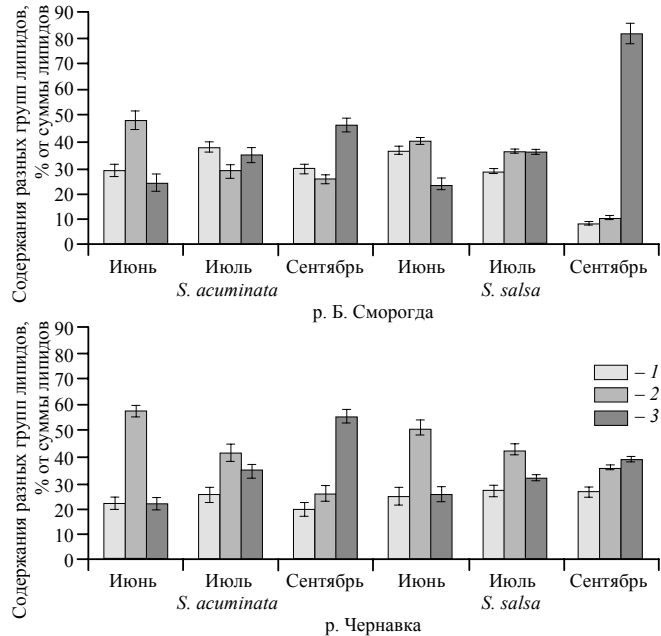


Рис. 4. Динамика содержания разных групп липидов в листьях *Suaeda acuminata* и *S. salsa*, собранных в устье р. Б. Сморогда и р. Чернавка в июне, июле и сентябре: 1 – ФЛ, 2 – ГЛ, 3 – НЛ

ятным воздействиям (Алаудинова и др., 2000). Так, коэффициент стероил-десатуразного соотношения (SDR) характеризует активность $\omega 9$ десатуразы, ответственной за введение первой двойной связи в кислоту С 18:0, олеил-десатуразного соотношения (ODR) – активность $\omega 6$ десатуразы, ответственной за введение второй двойной связи в кислоту С 18:1, а линолеил-десатуразного соотношения (LDR) – активность $\omega 3$ десатуразы, ответственной за введение третьей двойной связи в кислоту С 18:2. Расчет соответствующих коэффициентов показал, что коэффициент ODR был более высоким по сравнению с другими коэффициентами и примерно одинаковым (0.8 – 0.9) на протяжении всего периода вегетации. Постоянство уровня ненасыщенности ЖК, по-видимому, поддерживалось изменением активности $\omega 3$ десатуразы, что приводило к уменьшению ЖК С 18:3n3 и коэффициента LDR от 0.8 до 0.1, на фоне увеличения активности $\omega 9$ десатуразы (коэффициент SDR увеличивался от 0.4 до 0.9). Можно полагать, что эти вариации носят адаптивный характер к условиям окружающей среды.

Таблица 3

Содержание жирных кислот в листьях исследованных растений

Кислоты	р. Б. Сморогда			р. Чернавка		
	Июнь	Июль	Сентябрь	Июнь	Июль	Сентябрь
<i>S. acuminata</i>						
14:0	1.7±0.1	1.4±0.6	0.7±0.2	1.7±0.6	1.6±0.4	0.6±0.1
16:0	30.4±2.3	27.9±2.0	14.6±1.9	29.3±2.8	27.7±0.7	13.0±2.3
18:0	5.7±0.3	4.0±0.6	2.7±0.2	3.6±0.3	4.4±0.6	2.1±1.0
18:1 n9	3.8±1.0	7.0±2.0	15.1±2.4	4.9±2.1	6.1±0.2	8.7±1.3
18:2n6	13.3±2.0	22.2±2.4	41.6±3.4	11.8±3.0	16.6±1.6	52.1±2.8
18:3 n3	29.6±2.1	24.8±0.6	15.4±0.1	37.5±2.4	27.9±0.3	13.1±3.0
Другие	15.5±1.3	12.7±1.7	9.9±0.5	11.2±0.1	15.7±1.7	10.4±0.4
18:2/18:3	0.4±0.1	0.9±0.3	2.6±0.2	0.3±0.0	0.6±0.1	3.6±0.5
ИН ЖК	1.4±0.2	1.4±0.6	1.9±0.1	1.5±0.2	1.4±0.2	1.6±0.8
SDR	0.4±0.1	0.6±0.3	0.8±0.3	0.6±0.3	0.6±0.3	0.8±0.0
ODR	0.9±0.1	0.9±0.1	0.8±0.1	0.9±0.1	0.9±0.4	0.9±0.6
LDR	0.7±0.2	0.5±0.1	0.3±0.0	0.8±0.1	0.6±0.1	0.2±0.1
<i>S. salsa</i>						
14:0	0.6±0.0	0.8±0.1	0.2±0.0	0.5±0.1	0.6±0.3	0.4±0.1
16:0	20.5±2.1	23.5±3.5	9.1±2.1	19.2±0.2	24.3±2.7	1.5±0.3
18:0	3.0±0.8	4.0±2.0	2.0±0.4	2.5±0.5	2.8±2.0	2.6±0.4
18:1 n9	3.9±0.4	8.7±1.3	16.7±3.0	4.5±0.3	5.3±2.1	3.2±2.0
18:2n6	16.1±1.6	12.6±2.0	59.0±3.5	14.8±2.0	12.7±3.1	24.8±3.4
18:3 n3	39.5±4.0	38.7±3.2	6.2±2.0	43.9±3.4	38.4±3.7	33.9±3.8
Другие	16.4±2.1	11.7±2.0	6.8±2.4	14.6±2.8	15.9±1.5	33.6±2.1
18:2/18:3	0.4±0.2	0.3±0.0	9.5±2.7	0.3±0.0	0.3±0.0	0.7±0.4
ИН ЖК	1.6±0.4	1.6±0.4	1.5±0.5	1.8±0.4	1.6±0.1	1.7±0.2
SDR	0.5±0.1	0.7±0.1	0.9±0.2	0.6±0.1	0.7±0.4	0.6±0.0
ODR	0.9±0.0	0.9±0.3	0.8±0.3	0.9±0.6	0.9±0.2	0.9±0.4
LDR	0.7±0.4	0.8±0.1	0.1±0.0	0.8±0.4	0.8±0.3	0.6±0.1

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Оба исследованных вида рода *Suaeda* являются типичными представителями галофитов, которые по типу накопления солей относятся к эугалофитам (накапливают соли в тканях подземной и надземной массы). В условиях Приэльтонья этим растениям характерна приуроченность к сообществам галофитных однолетников и сильнозасоленным почвам – солончакам типичным. Ценозы этих видов растений формируют растительный покров устьевых участков данной территории.

Полученные нами результаты показали, что качественный состав мембранных липидов не имеет принципиальных отличий от состава липидов большинства высших растений. Вместе с тем количественный состав липидов значительно варьировал. Так, на уровне состава липидных молекул было обнаружено, что содержание СЛ, ГЛ и ФЛ различалось в зависимости от места обитания, времени отбора и вида растений. Отличительными особенностями двух рассматриваемых видов сведы, произрастающих в условиях Приэльтонья, в отличие от большинства цветковых растений, следует считать более значительную вариабельность состава ГЛ на фоне устойчивого состава ФЛ, преобладание относительного содержания ДГДГ по сравнению с МГДГ в отдельные периоды вегетации. Межвидовые различия отразились на количестве и динамике СЛ и соотношении основных групп липидов. Совокупность изменений состава полярных липидов и состава ЖК свидетельствуют не только о наличии механизмов адаптации к условиям обитания с участием липидов, но и об эффективности их функционирования, которые наравне с другими механизмами (увеличение уровня осмолитов, органических кислот, полиаминов) способствуют выживанию галофитов в условиях засоления почвы.

Учитывая, что одним из наиболее важных условий обитания галофитов является наличие солей в почве, нами предпринята попытка установить взаимосвязь между суммарным содержанием солей, их анионным составом и содержанием липидов, ответственных за структуру мембран. По результатам корреляционно-регрессионного анализа выявлена довольно тесная положительная связь ($r = 0.69$ при $p < 0.01$) между содержанием мембранных липидов в листьях *S. acuminata* и общим уровнем солёности. В листьях *S. salsa* подобная связь не была выявлена. Оказалось также, что содержание мембранных липидов, выраженное в мг/г сырой массы, в значительной степени зависело от содержания сульфата в почве: в листьях *S. salsa* с увеличением сульфатов количество мембранных липидов уменьшалось ($r = -0.78$ при $p < 0.01$). В остальных случаях достоверной зависимости между содержанием мембранных ФЛ и ГЛ и исследуемыми факторами среды выявлено не было. Таким образом, мембранные липиды листьев *S. acuminata* более зависимы от общего уровня солёности, а мембранные липиды листьев *S. salsa* – от состава солей.

В отношении ЖК установлено, что в листьях *S. acuminata* с увеличением содержания сульфатов увеличивалось содержание С 18:1 ω 9 и С 18:2n6 ($r = 0.83$ и $r = 0.88$ при $p < 0.01$ соответственно) на фоне снижения содержания С 18:3n3 ($r = -0.88$ при $p < 0.01$). В листьях *S. salsa* с увеличением содержания хлоридов увеличивалось содержание С 16:0 ($r = 0.66$ при $p < 0.01$) на фоне снижения содержания 18:2n6 и С 18:3n3 (в обоих случаях $r = -0.71$ при $p < 0.01$). Выявлена также довольно высокая степень влияния уровня общей солёности на содержание С 16:0, харак-

терное для растений *S. salsa* ($r = 0.72$ при $p < 0.01$). Как видно, на состав ЖК в листьях *S. acuminata* в большей степени оказывал влияние анионный состав солей, а на состав ЖК листьев *S. salsa* – как состав анионов, так и общая солёность.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Полученные результаты показали, что двум рассматриваемым видам рода *Suaeda* в условиях Приэльтонья характерна приуроченность к сообществам галофитных однолетников и сильнозасоленным почвам. Качественный состав липидов не имел принципиальных отличий от состава липидов большинства высших растений. Вместе с тем содержание суммарных и полярных липидов различалось в зависимости от видовых особенностей, стадии онтогенеза и характера биотопа. Выявленные изменения в составе липидов и ЖК свидетельствуют об участии липидного обмена в функционировании механизмов, способствующих выживанию галофитов в условиях засоления почвы. По результатам корреляционно-регрессионного анализа показано, что мембранные липиды листьев *S. acuminata* более зависимы от общего уровня солёности, а мембранные липиды листьев *S. salsa* – от состава солей. В отношении ЖК установлено, что на состав ЖК в листьях *S. acuminata* в большей степени оказывал влияние анионный состав солей, а на состав ЖК листьев *S. salsa* – как состав анионов, так и общая солёность.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 11-04-05039-б, 12-04-01110-а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алаудинова Е. В., Миронов П. В., Релях С. М. Жирные кислоты мембранных липидов живых тканей почек лиственницы сибирской // Химия растительного сырья. 2000. № 2. С. 41 – 45.

Ильин М. М. Растительность Эльтонской котловины // Изв. Гл. бот. сада. 1927. Т. 26, вып. 4. С. 371 – 419.

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

Лось Д. А. Структура, регуляция экспрессии и функционирование десатураз жирных кислот // Успехи биологической химии. 2001. Т. 41. С. 163 – 198.

Лысенко Т. М. Растительные сообщества засоленных почв озера Эльтон и его окрестностей (Волгоградская область) // Самарская Лука. 2008. Т. 17, № 1. С. 98 – 104.

Проблемы экспериментальной ботаники : Купревичские чтения VII / под ред. Вл. В. Кузнецова. Минск : Тэхналогія, 2009. 115 с.

Розенцвет О. А., Нестеров В. Н., Богданова Е. С. Влияние абиотических факторов на состав липидов *Ulva intestinalis* (L.) Link (Chlorophyta) в малых реках бассейна оз. Эльтон Прикаспийской низменности // Биол. внутренних вод. 2012. № 2. С. 61 – 69.

Розенцвет О. А., Богданова Е. С., Табаленкова Г. Н., Головки Т. К., Захожий И. Г. Эколого-биохимические свойства представителей высших споровых растений Южного Тимана // Поволж. экол. журн. 2011. № 4. С. 489 – 499.

Сафронова И. Н. Характеристика растительности Палласовского района Волгоградской области // Биоразнообразии и проблемы природопользования в Приэльтонье : сб. науч. тр. / под ред. В. Ф. Чернобай. Волгоград : ПринТерра, 2006. С. 5 – 9.

Строганов Б. П. Растения и засоленные почвы. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1958. 138 с.

ОСОБЕННОСТИ СОСТАВА ЛИПИДОВ ДВУХ ВИДОВ РОДА *SUAEDA* SCOP.

- Строганов Б. П.* Физиологические основы солеустойчивости растений (при разнокачественном засолении почвы) / под ред. Б. П. Строганова. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1962. 336 с.
- Цвелев Н. Н.* *Sueda* Forssk. ex. Scop. // Флора Восточной Европы (Flora Europae Orientalis) / под ред. Н. Н. Цвелева. СПб. : Мир и семья-95, 1996. С. 92 – 98.
- Черепанов С. К.* Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб. : Мир и семья, 1995. 992 с.
- Шевякова Н. И.* Метаболизм и физиологическая роль ди- и полиаминов в растениях // Физиология растений. 1981. № 28. С. 1052 – 1061.
- Шевякова Н. И.* Метаболизм и физиологическая роль пролина при водном и солевом стрессе // Физиология растений. 1983. № 30. С. 768 – 783.
- Bligh E. G., Dyer W. J.* A rapid method of lipid extraction and purification // Canad. J. Biochem. Physiol. 1959. Vol. 37. P. 911 – 917.
- Bybordi A., Tabatabaei S. J., Ahmedov A.* Effects of salinity on fatty acid composition of canola (*Brassica napus* L.) // J. of Food, Agriculture and Environment. 2010. Vol. 8, № 1. P. 113 – 115.
- Hölzl G., Dörman P.* Structure and function of glycerolipids in plants and bacteria // Prog. Lipid Res. 2007. Vol. 46. P. 225 – 243.
- Ivanova A., Nechev J., Stefanov K.* Effect of soil salinity on the lipid composition of halophyte plants from the sand bar of pomorie // Gen. Appl. Plant Physiol. 2006. Vol. 32, № 1 – 2. P. 125 – 131.
- Lee A. G.* How Lipids Affect the Activities of Integral Membrane Proteins // Biochim. Biophys. Acta. 2004. Vol. 166. P. 62 – 87.
- Lüttge U.* Plant cell membranes and salinity: structural, biochemical and biophysical changes // R. Bras. Fisiol. Veg. 1993. Vol. 5, № 2. P. 217 – 224.
- Parida A. K., Das A. B.* Salt tolerance and salinity effects on plants : a review // Ecotoxicol. and Environ. Safety. 2005. Vol. 60, № 3. P. 324 – 349.
- Wada K., Murata N.* Lipids in thylakoid membranes and photosynthetic cells // Lipids in photosynthesis : essential and regulatory functions. Netherlands : Springer, 2009. P. 1 – 9.

УДК [631.4:631.58](470.32)

АГРОЛАНДШАФТЫ ЦЕНТРАЛЬНОГО ЧЕРНОЗЕМЬЯ

И. А. Трофимов, Л. С. Трофимова, Е. П. Яковлева

*Всероссийский научно-исследовательский институт кормов
имени В. Р. Вильямса Россельхозакадемии
Россия, 141055, Московской обл., Лобня, Научный городок
E-mail: vniikormov@nm.ru*

Поступила в редакцию 28.02.13 г.

Агроландшафты Центрального Черноземья. – Трофимов И. А., Трофимова Л. С., Яковлева Е. П. – Представлены результаты агроландшафтно-экологического районирования кормовых угодий Центрально-Черноземного природно-экономического района с описанием выделенных зон и провинций, выполненного с целью адаптивной интенсификации кормопроизводства, рационального природопользования, оптимизации агроландшафтов и охраны окружающей среды. На территории, которая охватывает Белгородскую, Воронежскую, Курскую, Липецкую и Тамбовскую области (общая площадь 16785,6 тыс. га), выделены 3 природно-сельскохозяйственные зоны (высшие единицы районирования): широколиственно-лесная (8%), лесостепная (75%), степная (17%). В пределах зон выделены 4 провинции (средние единицы районирования) и 10 округов (низшие единицы районирования). По природным зонам показаны экологическое состояние и структура земельных угодий, преобладающие типы природных кормовых угодий. Дана оценка влияния фактического и ландшафтно-экологического управления агроландшафтами на плодородие почвы.

Ключевые слова: агроландшафтно-экологическое районирование, Центральное Черноземье, природно-экономический район, зоны, провинции, экологическое состояние земель, рациональное природопользование, оптимизация агроландшафтов.

Agrolandscapes of the Central Chernozem region. – Trofimov I. A., Trofimova L. S., and Yakovleva E. P. – The results of our agrolandscape-ecological zoning of the grassland Central Chernozem natural economic area with a description of the selected areas and provinces are presented, for the purposes of adaptive intensification of fodder production, environmental management, optimization of landscapes and environment. The territory covering the Belgorod, Voronezh, Kursk, Lipetsk and Tambov regions (a total of 16785.6 thousand ha) was divided into 3 natural and agricultural areas (higher zoning units), namely: the broadleaved forest (8%), forest-steppe (75%) and steppe (17%) zones. Four provinces (average zoning units) and 10 counties (lower zoning units) were identified within these areas. The ecological state of the land structure, the prevailing types of natural grassland are shown for natural areas. The influence of the actual landscape and environmental management of agricultural landscapes on the soil fertility is given.

Key words: agrolandscape-ecological zoning, Central Black Earth, natural and economic region, area, province, environmental land condition, environmental management, optimization of agrolandscapes.

В сельском хозяйстве Человек наиболее тесно взаимодействует с Природой и в значительной степени зависит от нее. Деградация и снижение устойчивости агроландшафтов являются в настоящее время одним из ведущих глобальных экологических процессов. Сельскохозяйственная деятельность, необходимая для обеспечения человечества продовольствием и промышленным сырьем, на огромных площадях изменяет природные ландшафты, ослабляет экосистемы и снижает их

устойчивость к воздействию негативных процессов. Информационное обеспечение управления агрогеоэкосистемами и агроландшафтами, их продукционной, средообразующей и природоохранной функциями является важнейшей задачей в целях сохранения, воспроизводства и обеспечения продуктивного долголетия плодородных земель, самой основы, производственного базиса сельского хозяйства (Николаев, 1992; Лопырев, 1995; Кочуров, 1997).

Центрально-Черноземный природно-экономический район (ЦЧР) охватывает 5 субъектов Российской Федерации: Белгородскую, Воронежскую, Курскую, Липецкую и Тамбовскую области. Его значительная протяженность с севера на юг обуславливает большое разнообразие климатических и почвенных условий, влияющих на направление и интенсивность сельскохозяйственного использования земель. По данным Государственного земельного учёта на 01.01.2011 г. общая площадь земель в границах ЦЧР составляет 16785.6 тыс. га. Сельскохозяйственная освоенность земель в ЦЧР высокая. Сельскохозяйственные угодья занимают 4/5 или 80% (13351.3 тыс. га) от общей площади ЦЧР (Государственный..., 2011).

Для учёта территориальных различий природных и экономических условий, биологических и экологических закономерностей разработано агроландшафтно-экологическое районирование природных кормовых угодий ЦЧР с использованием данных природно-сельскохозяйственного районирования земельного фонда СССР, а также ландшафтно-экологического, почвенно-экологического районирований, ландшафтных, экологических, эколого-географических, почвенных и геоботанических карт (Карта..., 1997; Ландшафтная..., 1987; Почвенно-экологическое..., 1988; Природно-сельскохозяйственное..., 1984; Природные..., 2001; Экологическая..., 1999).

По результатам районирования составлены карта в масштабе 1 : 2 500 000, легенда, классификация природных кормовых угодий (ПКУ), пояснительный текст с агроклиматической, агроландшафтно-экологической, хозяйственной характеристиками единиц районирования и перспективных путей адаптивной интенсификации кормопроизводства. Проведены детализация, корректировка границ и содержания единиц районирования природных пастбищ и сенокосов с использованием современной информации, получены новые, более полные и современные данные по районированию кормовых агроэкосистем.

В результате районирования изучаемая территория разделена на зоны, провинции, округа. Раскрыты закономерности распределения природных факторов сельскохозяйственного производства, их взаимодействие и проявление в определенных территориальных выделах, а также особенности экологического состояния агроландшафтов и использования земель. На территории ЦЧР, расположенного в южной части Восточно-Европейской равнины (общая площадь 16785.6 тыс. га, или 100%), по агроклиматическим показателям тепло- и влагообеспеченности выделены 3 природно-сельскохозяйственные зоны (высшие единицы районирования): 1) широколиственно-лесная – ШЛ (1299.9 тыс. га, 8%); 2) лесостепная – ЛС (12526.3 тыс. га, 75%); 3) степная – С (2959.4 тыс. га, 17%). В пределах зон выделены 4 провинции (средние единицы районирования) и 10 округов (низшие единицы районирования) (рисунок).

Наиболее высокая сельскохозяйственная освоенность земель (82% от общей площади субъекта Федерации) характерна для Курской и Липецкой областей, расположенных в северо-западной части ЦЧР. Высокая сельскохозяйственная освоенность земель (78 – 80% от общей площади области) – в Белгородской, Воронежской и Тамбовской областях, расположенных в восточной, юго-восточной и южной частях ЦЧР.



Схема агроландшафтно-экологического районирования кормовых угодий Центрального Черноземья: ШЛ – Широколиственно-лесная зона, ШЛ₁ – Среднерусская провинция; ЛС – Лесостепная зона, ЛС₁ – Ле-вобережно-Днепровская провинция, ЛС₂ – Среднерусская провинция; С – Степная зона, С₁ – Южно-Русская провинция; I – IV – округа

(11%) характерна для Тамбовской области. Под древесно-кустарниковой растительностью занято 486.9 тыс. га, или 3%. Водные объекты занимают 196.8 тыс. га, или 1%, болота – 155.4 тыс. га, или менее 1%. На долю прочих земель приходится 6% (1089.9 тыс. га).

Значительное развитие негативных процессов на сельскохозяйственных угодьях ЦЧР ухудшает их качество в результате нарушенности земель водной и ветровой эрозией, переувлажнённости и заболоченности угодий, наличия угодий с кислыми почвами, неудовлетворительного культуртехнического состояния пастбищ и сенокосов.

Значительную опасность на сельскохозяйственных угодьях ЦЧР в условиях засушливости климата, сильных ветров и уклонов рельефа представляют водная и ветровая эрозия почв. К природным условиям, создающим опасность возникнове-

Пашня в ЦЧР занимает 10365.2 тыс. га, или 62%. Распаханность земель наиболее высока (65 – 66%) в Курской и Липецкой областях. Высокая распаханность земель (59 – 61%) – в Белгородской, Воронежской и Тамбовской областях.

Природные кормовые угодья ЦЧР занимают 2729.5 тыс. га, или 16%, из них 546.5 тыс. га (3%) сенокосов и 2183.0 тыс. га (13%) пастбищ. Площадь природных пастбищ превышает площадь сенокосов в 4 раза. Доля природных пастбищ в структуре земельных угодий наиболее высока в Белгородской и Воронежской областях (14 – 15%), природных сенокосов (4%) – в Липецкой и Тамбовской областях.

Под лесами в ЦЧР занята незначительная площадь – 1505.3 тыс. га, или 9%. Наибольшая залесённость земель

ния водной эрозии, относятся наличие уклонов поверхности, тяжелый гранулометрический состав и слабая водопроницаемость почв, ливневый характер осадков. Антропогенные факторы, усиливающие опасность возникновения водной эрозии и способствующие интенсивному развитию эрозионных процессов, включают чрезмерные нагрузки на агроландшафты, губительные для них, в том числе нарушение их инфраструктуры, структуры посевных площадей и севооборотов, ослабление устойчивости экосистем к воздействию природных факторов, разреженность растительности, оголенность поверхности почвы в результате воздействия человека, нарушенность почвенно-растительного покрова, прежде всего распашкой земель (Дудник, 1996; Трофимов, 2000, 2003, 2004; Трофимов, Трофимова, 2002; Трофимова, Кулаков, 2012; Трофимов, Косолапов, 2013).

Водная эрозия проявляется в виде плоскостного смыва и линейной (овражной) эрозии. Наибольшую опасность представляет овражная эрозия – один из наиболее интенсивных и широко распространенных современных негативных процессов, сопутствующих различным видам хозяйственной деятельности.

К природным условиям, создающим опасность возникновения ветровой эрозии, относятся легкий гранулометрический состав почв и геологических пород, разреженность растительного покрова, аридность климата и сильные ветры. Антропогенные факторы, усиливающие опасность возникновения ветровой эрозии и способствующие интенсивному развитию эрозионных процессов, включают ослабление устойчивости экосистем к воздействию природных факторов, разреженность растительности, оголенность поверхности почвы в результате воздействия антропогенных факторов, нарушенность почвенно-растительного покрова, прежде всего распашкой земель. Развитию эрозионных процессов способствуют также высокие антропогенные нагрузки, перевыпас, сбитость пастбищ и создание троп в результате пастыбы скота. Все эти антропогенные процессы вызывают полное или частичное уничтожение естественной растительности, нарушение почвенного покрова, ослабление устойчивости экосистем.

Из общей площади сельскохозяйственных угодий ЦЧР (13351,3 тыс. га, или 100%) около 39% являются эрозионно опасными и 18% дефляционно опасными, всего 57%, из них 21% (более 1/3) уже эродированы и дефлированы; 3% переувлажнены, 4% заболочены, 53% кислые.

Наиболее значительная доля эрозионно опасных земель (51 – 58%) отмечена на территории Курской и Липецкой областей с высокой степенью распаханности, расположенных, главным образом, в условиях пересеченного рельефа на суглинистых почвах в широколиственно-лесной и лесостепной зонах. Наименьшая эрозионная опасность (15%) характерна для территории Тамбовской области с более равнинным рельефом. Наиболее значительная доля дефляционно опасных земель (32 – 33%) отмечена на территории Белгородской и Воронежской областей.

Больше всего эродированных и дефлированных сельскохозяйственных угодий (25 – 29%) характерно для территории Белгородской и Воронежской областей.

Из всех видов сельскохозяйственных угодий в ЦЧР наибольшую эрозионную опасность представляет пашня. На пашне полностью уничтожен защищающий почву от водной и ветровой эрозии естественный растительный покров, разрыхлена почва, изменены ее структура, водно-физические свойства. Из общей площади

пашни ЦЧР (10365.2 тыс. га), несмотря на то, что под нее везде отведены лучшие земли, 38% являются эрозионно опасными и 20% дефляционно опасными. Из них 19% площади пашни уже эродировано, дефлировано, подвержено совместному воздействию водной и ветровой эрозии.

Наиболее эрозионно опасной (50 – 60%) является пашня в Курской и Липецкой областях. Невысокая эрозионная опасность на пашне (до 12%) характерна для территории Тамбовской области. Наибольшая дефляционная опасность (38%) характерна для пашни Белгородской и Воронежской областей. Низкая дефляционная опасность (2%) свойственна пахотным угодьям Тамбовской области, тогда как больше всего эродированной и дефлированной пашни (24 – 26%) характерно для территорий Белгородской и Воронежской областей.

Природные пастбища более устойчивы к воздействию процессов эрозии, чем пашня. На пастбищах естественный почвенно-растительный покров, защищающий ландшафты от водной и ветровой эрозии, сохраняется в значительно большей степени, чем на пашне. Эрозионная опасность на пастбищах ЦЧР из-за неудовлетворительного состояния и вытеснения их распашкой на склоны с суглинистыми почвами примерно на 40% выше, чем на пашне. Дефляционная опасность на пастбищах ЦЧР примерно на 25% меньше, чем на пашне.

Из общей площади пастбищ ЦЧР (2183.0 тыс. га) 54% являются эрозионно опасными и 15% дефляционно опасными. Из них 39% площади пастбищ уже эродированы, дефлированы, подвержены совместному воздействию водной и ветровой эрозии. Наибольшая эрозионная опасность (76%) характерна для пастбищ Липецкой области. Высокая эрозионная опасность (49 – 59%) характерна для пастбищ Курской и Воронежской областей. Значительная эрозионная опасность (39%) отмечена на пастбищах Тамбовской области. Наибольшая дефляционная опасность (28%) характерна для природных пастбищ Белгородской области. Существенная дефляционная опасность (19%) характерна для пастбищ Воронежской области.

Наиболее эродированы (41%) пастбища Воронежской области. Значительно эродированы пастбища (26 – 29%) в Курской, Липецкой и Тамбовской областях. Наиболее дефлированы природные пастбища в Белгородской (25%) и Воронежской (7%) областях.

Уклоны рельефа в значительной степени определяют особенности экосистем и хозяйственной деятельности. Наличие уклонов рельефа в сочетании с тяжелым гранулометрическим составом почв и выпадением осадков представляет существенную эрозионную опасность и в значительной степени способствует развитию водной эрозии.

Сельскохозяйственные угодья ЦЧР расположены в основном (на 72%) на равнинах с небольшими уклонами до 1° (50% площади сельскохозяйственных угодий) и со слабовыраженными склонами до 2° (22%). Около 28% площади сельскохозяйственных угодий ЦЧР расположены на эрозионно опасных склонах и распределены по уклонам рельефа следующим образом. На пологих слабоэрозионно опасных склонах 2 – 5° находятся 21% площади сельскохозяйственных угодий; на слабопокатых эрозионно опасных склонах (5 – 7°) – 4% угодий; на покатых сильноэрозионно опасных склонах (7 – 10°) – 2% угодий; на крутых особо эрозионно опасных склонах (более 10°) расположен 1% площади сельскохозяйственных угодий.

Равнинные угодья с небольшими уклонами до 1° и со слабовыраженными склонами до 2° преобладают на территории всех субъектов Федерации ЦЧР. Наибольшую долю (80–90%) равнинные сельскохозяйственные угодья занимают на территории Липецкой и Тамбовской областей, значительную долю (68 – 72%) – в Воронежской и Курской областях, наименьшую (44%) – в Белгородской области.

Склоновые сельскохозяйственные угодья на пологих слабоэрозионно опасных склонах с уклонами 2 – 5° занимают наибольшую долю (46%) в Белгородской области. Значительную долю (26%) занимают такие угодья в Курской области, существенную долю (16 – 18%) – в Воронежской и Липецкой областях, небольшую долю (7%) – в Тамбовской области.

На слабопокатых эрозионно опасных склонах (5 – 7°) больше всего сельскохозяйственных угодий (6%) расположено в Белгородской и Воронежской областях. Значительно меньше таких угодий (2 – 3%) в Курской и Липецкой областях. Мало их в Тамбовской области (1%). Сельскохозяйственные угодья на покатых сильноэрозионно опасных склонах с уклонами 7 – 10° имеют в небольшом количестве (3%) Белгородская и Воронежская области, несколько меньше их (2%) – в Курской области, мало (1%) – в Липецкой и Тамбовской областях. Сельскохозяйственные угодья на крутых особо эрозионно опасных склонах (более 10°) имеются (1%) во всех областях.

Распределение пахотных земель ЦЧР по уклонам поверхности показывает, что распахиваются в основном (на 76%) равнинные участки агроландшафтов. Однако 24% пашни расположено на эрозионно опасных склонах. Практически повсеместно во всех областях ЦЧР распахиваются и более крутые эрозионно опасные склоны. На пологих слабоэрозионно опасных склонах (2 – 5°) расположено более половины площади пашни (51%) Белгородской области, значительная часть пашни (28%) Курской области. Значительную долю (16 – 19%) занимают такие пахотные угодья в Воронежской и Липецкой областях, меньше их в Тамбовской области (6%).

На слабопокатых эрозионно опасных склонах (5 – 7°), представляющих повышенную эрозионную опасность, расположено 4% площади пашни Белгородской области, 3% пашни Воронежской области, 2% пашни Курской области, 1% пашни Липецкой области. В целях сохранения этих земель целесообразно не распахивать эрозионно опасные склоны ЦЧР, а использовать их как природные кормовые угодья, протективные (защитные) степные травяные и лесные экосистемы агроландшафтов.

Защитные экосистемы агроландшафтов представлены в основном сенокосами и пастбищами, ослабленными нагрузками. В ЦЧР они вытеснены пашней на непригодные для распашки земли овражно-балочной сети и редко встречаются на водоразделах. В структуре ПКУ ЦЧР преобладают:

- в Широколиственно-лесной зоне – остепненные полевицево-разнотравные, мелкозлаково-разнотравные, мятликово-ползучеклеверно-разнотравные пастбища на склонах балок и водоразделов (66%) и злаково-разнотравные пойменные сенокосы и пастбища (18%),
- в Лесостепной зоне – луговостепные узколистномятликово-разнотравные и типчачково-ковыльно-разнотравные пастбища (и сенокосы) (69%) и крупнозлаково-разнотравные пойменные сенокосы (20%),

- в Степной зоне – степные типчаковые, типчаково-ковыльно-разнотравные пастбища (60%) и злаковые пойменные сенокосы (24%).

Полевые культуры весьма существенно различаются по их влиянию на процессы минерализации гумуса и почвообразования. Наибольшие среднегодовые потери гумуса наблюдаются под чистым паром и пропашными (1.5 – 2.5 т/га), средние – под зерновыми и однолетними травами (0.4 – 1 т/га). Под основными почвообразователями – многолетними травами – сокращения запасов гумуса не происходит или отмечается его увеличение на 0.3 – 0.6 т/га в год (Концепция..., 1999).

В соответствии с этими данными, в экологически сбалансированной структуре посевных площадей, обеспечивающей сохранение и воспроизводство плодородия почв, доля зерновых не должна превышать 50%, а пропашных культур – 10%. Многолетние травы должны занимать 20 – 30% для воспроизводства органического вещества и биологического азота, защиты почв от эрозии.

В ЦЧР на лучших почвах мира – чернозёмах – нередко наблюдается совершенно иная, угрожающая ситуация. Так, в структуре посевных площадей Тамбовской области за 20 лет (1990 – 2011 гг.) доля зерновых выросла незначительно, а пропашных возросла до 36.3%, что в 3.5 раза превышает норму экологически обоснованного земледелия и приводит к эрозии, разрушению почвенной структуры тяжелой техникой и снижению плодородия почв на значительных площадях (таблица).

Резко (в 5 раз до 24.4%) увеличились площади, занятые подсолнечником. Это в 2.5 – 3 раза превышает фитосанитарную норму земледелия и приводит к резкому ухудшению фитосанитарной обстановки в области.

Доля многолетних бобовых и злаковых трав сократилась в 8 раз – с 17.7 до 2.3%. Это в 10 – 12 раз ниже нормы биологического земледелия, и в таких условиях темпы снижения содержания гумуса и разрушения комковатой и зернистой структуры чернозёмов на пахотных землях Тамбовщины сильно возрастают.

В результате такой структуры посевных площадей в Тамбовской области общая потеря гумуса под чистым паром и пропашными (1.5 – 2.5 т/га), сопровождаемая

Динамика структуры посевных площадей в Тамбовской области (1990 – 2011)

Показатели	1990	2011
Пашня, тыс. га	2268.8	2149.5
Чистые пары, % от площади пашни	22.0	18.0
Сенокосы и пастбища, тыс. га	459.1	529.7
Посевные площади, тыс. га	1460.0	1500.8
зерновые, %	54.3	58.5
пропашные, %	12.6	36.3
подсолнечник, %	5.0	24.4
многолетние травы, %	17.7	2.3

Сост. по данным Тамбовстата (Посевные..., 2012).

Потеря гумуса под зерновыми культурами (0.4 – 1 т/га) составляет 350 – 900 тыс. т в год. Под многолетними травами запасы гумуса увеличиваются (0.3 – 0.6 т/га) на 10 – 20 тыс. т в год.

В целом только за 1 год чернозёмы на пахотных землях Тамбовской области от несбалансированной структуры посевных площадей и севооборотов теряют 1750 – 3300 тыс. т гумуса, а приобретают 10 – 20 тыс. т, т. е. темпы потери гумуса в 100 – 200 раз превышают темпы его накопления. Фак-

тически на 98% посевных площадей плодородие почвы снижается и только на 2% – оно повышается. В результате угнетения почвообразования на значительных площадях неизбежно снижается плодородие почв и продуктивность агроэкосистем, ухудшается фитосанитарная обстановка. Соответственно растут затраты на производство сельскохозяйственной продукции.

Можно немного изменить эту катастрофическую ситуацию и несколько снизить потери гумуса, используя для его воспроизводства растительные остатки сельскохозяйственных культур, солому, органические удобрения и сидеральные культуры. Однако одним из важнейших факторов в управлении сельскохозяйственными землями и агроландшафтами, влияющим на плодородие пахотных земель, являются видовой состав культур, их соотношение в структуре посевных площадей и уровень продуктивности.

Управление агроландшафтами направлено на создание их экологически устойчивой структуры и обеспечение нормального функционирования. Управление агроландшафтами предполагает, прежде всего, разработку и реализацию следующей системы мер.

1. Совершенствование структуры земельных угодий, направленное на укрепление экологического каркаса агроландшафта (увеличение доли элементов, повышающих прочность и устойчивость агроландшафтов к негативным факторам – травяных экосистем из многолетних растений, природных кормовых угодий, лесов, охраняемых участков);

2. Оптимизация структуры посевных площадей и совершенствование севооборотов сельскохозяйственных культур, направленные на повышение экологической устойчивости пашни (увеличение доли посевов многолетних трав);

3. Правильное размещение сельскохозяйственных культур в агроландшафтах (пропашных и зерновых – на равнинах, многолетних трав – на склоновых участках, ложбинах водотоков, полосные посевы);

4. Совершенствование систем земледелия, разработка и освоение адаптированных ресурсосберегающих экологически безопасных приемов, технологий и технических средств обработки почвы и выращивания сельскохозяйственных культур;

5. Разработка и реализация комплекса мероприятий по рациональному использованию и нормализации допустимых антропогенных нагрузок на агроландшафты в целом и на отдельные элементы их пространственной структуры (пашни, пастбища, сенокосы, леса), правильно распределенных в их пространственно-временной структуре.

Результаты проведенного нами агроландшафтно-экологического районирования и оценки состояния агроландшафтов на территории ЦЧР свидетельствуют о необходимости увеличения доли средостабилизирующих компонентов агроландшафтов в регионе на 15 – 20%.

Развитие негативных процессов на сельскохозяйственных угодьях происходит в результате взаимодействия природных условий и избыточных антропогенных нагрузок. Воздействие негативных факторов на сельскохозяйственные угодья приводит к их деградации, падению продуктивного потенциала, снижению продуктивности и качества продукции, уменьшению площадей, нарушению стабильности экосистем. Негативные процессы на сельскохозяйственных угодьях интенсифици-

руются вследствие нерационального их использования, избыточных антропогенных нагрузок, техногенных нарушений, которые дестабилизируют природные экосистемы, снижают их устойчивость к воздействию экстремальных природных факторов и тем самым активизируют их развитие.

Установлены закономерные соотношения между плодородием почв и растительностью в агроландшафтах на основе многолетних исследований и обобщения данных. Особая роль в формировании почвенного плодородия принадлежит живым организмам, прежде всего многолетним травам и микроорганизмам, развитие которых зависит от инфраструктуры агроландшафта, структуры посевных площадей и севооборотов, достаточной доли в них многолетних травяных экосистем, антропогенных нагрузок на агроэкосистемы и их функционирования. Существенную роль в усилении эрозионных процессов, снижении плодородия почв и продуктивности агроэкосистем играет интенсификация сельскохозяйственного производства с ориентацией на пропашные монокультуры и чистые пары, оголяющие почву, ослабляющие почвообразование, почвозащитные и противоэрозионные свойства агроэкосистем.

Управление агроландшафтами, их продукционной, средообразующей и природоохранной функциями является важнейшей задачей в целях сохранения, воспроизводства и обеспечения продуктивного долголетия земель и плодородия почв, самой основы, производственного базиса сельского хозяйства. Установленные закономерности могут использоваться как показатели (индикаторы) для устойчивого землепользования и рационального природопользования.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Государственный (национальный) доклад о состоянии и использовании земель в Российской Федерации в 2010 году. М. : Росреестр, 2011. 257с.
- Дудник Н. И.* Геоэкологические проблемы Тамбовской области // Вестн. Тамбов. гос. ун-та. 1996. Т. 1, вып. 1. С. 65 – 70.
- Карта почвенно-экологического районирования Восточно-Европейской равнины, м 1 : 2 500 000. М. : Изд-во МГУ, 1997. 4 л.
- Концепция сохранения и повышения плодородия почвы на основе биологизации полевого кормопроизводства по природно-экономическим районам России. М. : Информагротех, 1999. 108 с.
- Кочуров Б. И.* География экологических ситуаций (экодиагностика территорий) / Ин-т географии РАН. М., 1997. 132 с.
- Ландшафтная карта СССР, м 1 : 2 500 000. М. : ВСЕГЕИ, 1987. 16 л.
- Лопырев М. И.* Основы агроландшафтоведения. Воронеж : Изд-во Воронеж. ун-та, 1995. 180 с.
- Николаев В. А.* Основы учения об агроландшафтах // Агроландшафтные исследования. Методология, методика, региональные проблемы. М. : Изд-во МГУ, 1992. С. 4 – 57.
- Посевные площади сельскохозяйственных культур // Тамбовстат. Сельское хозяйство, охота и лесное хозяйство. Тамбов, 2012. URL: http://tmb.gks.ru/wps/wcm/connect/rosstat_ts/tmb/ru/statistics/enterprises/agriculture/ (дата обращения 28.01.2013).
- Почвенно-экологическое районирование, м 1 : 15 000 000 // Почвенная карта РСФСР, м 1 : 2 500 000 / Почвенный ин-т им. В. В. Докучаева, ВАСХНИЛ. М. : ГУГК, 1988. 1 л.

АГРОЛАНДШАФТЫ ЦЕНТРАЛЬНОГО ЧЕРНОЗЕМЬЯ

Природно-сельскохозяйственное районирование земельного фонда СССР. Карта м 1 : 8 000 000 / МСХ, ГИЗР. М. : ГУГК, 1984. 1 л.

Природные кормовые угодья Российской Федерации и сопряженных государств (карта м 1 : 4 000 000). М. : ФСГК, 2001. 4 л.

Трофимов И. А. Стратегия и тактика степного природопользования XXI века // Проблемы региональной экологии. 2000. № 4. С. 56 – 64.

Трофимов И. А. Основы управления сельскохозяйственными землями России // Кормопроизводство. 2003. № 12. С. 2 – 5.

Трофимов И. А. В союзе с природой // Земледелие. 2004. № 2. С. 44 – 45.

Трофимов И. А., Косолапов В. М. Экологические проблемы в мире, стратегия природопользования и управления агроландшафтами // Вестн. Тамбов. гос. ун-та. 2013. Т. 18, вып. 2. С. 544 – 547.

Трофимова Л. С., Кулаков В. А. Управление травяными экосистемами из многолетних трав // Вестн. Рос. акад. с.-х. наук. 2012. № 4. С. 67 – 69.

Трофимов И. А., Трофимова Л. С. Оптимизация степных сельскохозяйственных ландшафтов и агроэкосистем // Поволж. экол. журн. 2002. № 1. С. 46 – 52.

Экологическая карта России, м 1 : 8 000 000. М. : ПКО «Картография», 1999. 1 л.

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

УДК [595.44:591.5](470.42)

ПАУКИ КАК ИНДИКАТОРЫ ОСНОВНЫХ ТИПОВ ЗАСЫЗРАНСКИХ СТЕПЕЙ

Ю. Г. Алексеенко

Ульяновский государственный педагогический университет им. И. Н. Ульянова
Россия, 432700, Ульяновск, пл. 100-летия со дня рождения В. И. Ленина, 4
E-mail: spider1979@mail.ru

Поступила в редакцию 27.11.12 г.

Пауки как индикаторы основных типов Засызранских степей. – Алексеенко Ю. Г. – В ходе исследований трёх основных типов степных сообществ Правобережья Ульяновской области, проводившихся с 23 апреля 2010 г. по 28 мая 2012 г., был выявлен 221 вид пауков. В качестве биоиндикаторов глинистых, меловых и песчаных степей предлагаются *Ozyptila clavata* (Walckenaer, 1837), *Pellenes nigrociliatus* (Simon, 1875), *Philaeus chrysops* (Poda, 1761), *Talavera monticola* (Kulczynski, 1884), *Caspicosa manytchensis* Ponomarev, 2007, *Heterotrichoncus pusillus* (Miller, 1958), *Thomisus onustus* Walckenaer, 1805, *Ero tuberculata* (De Geer, 1778), *Euryopis laeta* (Westring, 1861), *Micrargus subaequalis* (Westring, 1851), *Xysticus mongolicus* Schenkel, 1963, *Sitticus zimmermanni* Simon, 1877 и *Talavera aequipes* (O. Pickard-Cambridge, 1871)..

Ключевые слова: пауки, биоиндикация, степи, экология, Ульяновская область, Россия.

Spiders as indicators of basic types of the Trans-Syzran steppes. – Alekseenko Yu. G. – 221 spider species were revealed as a result of our survey in three different steppe types of the right bank of the Volda River from 23 April 2010 till 28 May, 2012. The following species are suggested to be bioindicators for lime, carbonate and sand steppes: *Ozyptila clavata* (Walckenaer, 1837), *Pellenes nigrociliatus* (Simon, 1875), *Philaeus chrysops* (Poda, 1761), *Talavera monticola* (Kulczynski, 1884), *Caspicosa manytchensis* Ponomarev, 2007, *Heterotrichoncus pusillus* (Miller, 1958), *Thomisus onustus* Walckenaer, 1805, *Ero tuberculata* (De Geer, 1778), *Euryopis laeta* (Westring, 1861), *Micrargus subaequalis* (Westring, 1851), *Xysticus mongolicus* Schenkel, 1963, *Sitticus zimmermanni* Simon, 1877 and *Talavera aequipes* (O. Pickard-Cambridge, 1871).

Key words: spiders, bioindication, steppes, ecology, Ulyanovsk region, Russia.

В конце третичного периода в связи с процессами денудации и выработки поверхности выравнивания на покрытой лесами территории Приволжской возвышенности стали образовываться относительно немногочисленные участки, где отсутствовали лесорастительные условия (крутые склоны, местности недrenированные или с особенным химическим субстратом и т.п.). На эти участки с юга Русской равнины, где степные сообщества были известны уже в миоцене, стали проникать разнообразные степные виды растений. Таким образом, в конце третичного периода степи стали элементом растительного покрова Приволжской возвышенности. Позже, в результате хозяйственной деятельности человека, здесь произошла замена коренных сосновых, сосново-широколиственных и широколиственных лесов вторичными степями. В настоящее время степная растительность на

ПАУКИ КАК ИНДИКАТОРЫ ОСНОВНЫХ ТИПОВ ЗАСЫЗРАНСКИХ СТЕПЕЙ

Приволжской возвышенности сохранилась в виде отдельных участков в местах, неудобных для сельскохозяйственного использования – на крутых склонах, в оврагах, по опушкам лесов, на задернелых лесных полянах. Однако, несмотря на сравнительно невысокую распространённость и четко выраженную фрагментарность, она показывает большое разнообразие и отражает былое разнообразие естественных степных растительных сообществ региона (Благовещенский, 2005). За последние 20 лет количество видов в аранеофоне степных ценозов Правобережья Ульяновской области выросло с 63 (Краснобаев, 1999) до 221 (Алексеевко 2000 *a*, *б*; Алексеевко, Кузьмин, 2010, 2012; Илюхин, 2010; Кузьмин, Алексеевко, 2011; Краснобаев, 2002), при этом практически все исследования были направлены на выявление фаунистического состава. Экологические исследования сводились к указанию биотопической привязанности вида или выявлению доминантов.

В настоящей статье предпринята попытка найти возможные связи между различными типами степей Правобережья Ульяновской области и их аранеонаселением с целью поиска видов, которые могут являться индикаторами степных сообществ. Хотя общеизвестно, что пауки являются хищниками, причем обычно неспециализированными, редко связанными в распространении с определенными типами растительности конкретных биотопов, но, тем не менее, ожидать в степях наличие их специфических фаунистических комплексов вполне вероятно.

Сбор материала произведен в период с 23 апреля – 19 сентября 2010 г., 5 мая – 5 сентября 2011 г. и 11 – 28 мая 2012 г. в пяти точках (рис. 1). Пауки собраны с помощью почвенных ловушек, кошением энтомологическим сачком и ручным сбором эксгаустером. Почвенные ловушки (пластмассовые стаканы ёмкостью 250 и 500 мл, заполненные на 1/3 4%-ным раствором формалина) в количестве от 10 до 35 шт. на биотоп проверялись каждые 5 – 7 дней. Собранный материал фиксировался в 75%-ном растворе этанола. В ходе исследований собрано 4372 экземпляра половозрелых пауков, которые хранятся в личной коллекции автора. Номенклатура дана по N. I. Platnick (2012).

Для анализа выбраны три различных типа степей правобережья Ульяновской области.

Первый участок – глинистая степь, располагающаяся в Радищевском районе, 10 км Ю ст. Рябина, центр площадки исследований отмечен как 52.88483°N и 48.41235°E, 185 м н. у. м. Далее в тексте он обозначен как участок А. Этот участок занимает склоны южной, юго-восточной и юго-западной экспозиции крупно степной

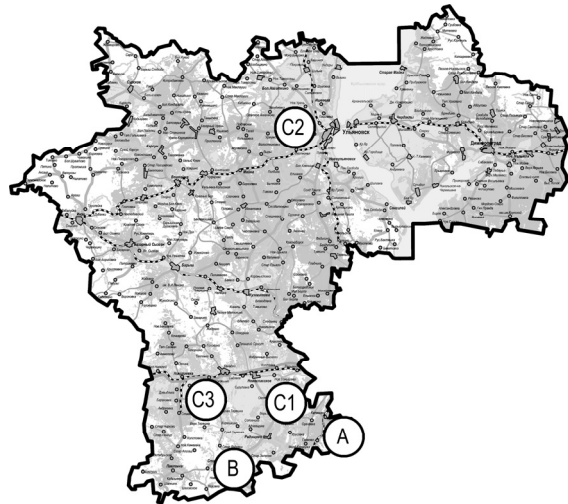


Рис. 1. Места сбора материала: А – глинистая степь, В – песчаная степь, С1, С2, С3 – меловые степи. Расшифровку обозначений см. в тексте

балки. Внизу и в средней части балкой вскрываются юрские и нижнемеловые карбонатные и, на отдельных участках, загипсованные глины. Из-за разницы подстилающих пород в балочном комплексе сформировались разные типы почв и субстратов: глинистые, глинисто-песчаные, светло-каштановые слабо засоленные, черноземно-глинистые почвы и загипсованные глинистые обнажения. На глинистых каштановых почвах наиболее типичны типчаковые, типчаково-разнотравные, ковыльные и ковыльно-разнотравные степи. Доминирующими видами растительности являются типчак, на ковыльных участках – ковыль Лессинга, редко – ковыль-волосатик (тырса). Из-за микроклиматических и почвенных особенностей и условий увлажнения эти степи несколько засолены и представляют выдвинутый далеко на север участок опустыненных степей, аналогичных степям нижневолжского и казахстанского типа (Особо охраняемые..., 1997).

Второй участок – песчаная степь, располагающаяся в Старокулаткинском районе, окрестности с. Усть-Кулатка, гора Золотая, центр его отмечен как 52.61075°N, 47.69865°E, 200 м н. у. м. – далее приводится как участок В. В геоморфологическом отношении он представляет собой одиноко возвышающийся останец (абсолютная отметка 271 м н. у. м.), сложенный в верхней части склонов и на плато маломощными песчано-каменистыми отложениями палеогена. Большая часть участка занята сейчас степными сообществами, представленными разнотравно-ковыльной, каменистой, луговой и песчаной степями, причем разнотравно-ковыльная степь, в которой из ковылей доминирует ковыль волосатик, или тырса, приурочена к плато и верхним частям склонов горы с черноземными типами почв легкого механического состава (Раков и др., 2011).

Третий участок (С) был заложен в меловых степях, которые более типичны для территории области, но площадь их невелика. В связи с этим было выбрано несколько наиболее представительных, отражающих максимальное разнообразие в геоморфологическом и зоогеографическом отношении участков, существенно дополняющих друг друга. В Радищевском районе (участок С1 – окрестности с. Средниково, гора Малая Атмала, центр 52.95079°N, 48.11585°E, высота 270 м н. у. м.) – это небольшой участок изолированной меловой возвышенности, сложенной отложениями верхнего мела и сохранившейся со времен миоцена-плиоцена, с очень сложным эрозионным рельефом и, следовательно, разнообразными условиями местообитания. На поверхность выходят верхнемеловые карбонатные породы, и поэтому преобладают почвы перегнойно-карбонатные, щебнистые и только на вершине возвышенности имеются маломощные супесчаные отложения палеогена, подстилаемые верхнемеловыми слоями. Почвы здесь тоже перегнойно-карбонатные, с супесчаным мелкоземом, слабооподзоленные. Значительная часть территории возвышенности занята каменистыми степями, почти всегда на склонах южных экспозиций. Более пологие склоны с перегнойно-карбонатной почвой представлены тырсовыми степями с эдификатором тырсой при участии других степных злаков (овсяницы волжской, тонконога жестколистного, костреца берегового). Почва в этих степях сильно задернована (Особо охраняемые..., 1997; Масленников, 2004).

Степной участок Николаевского района, 5 км ЮЮЗ с. Прасковьино, урочище Акуловская степь (С2), центр 53.08541°N, 47.38725°E, 177 м н. у. м. Относительно хорошо сохранившийся участок некогда широко распространенных Засызранских

ПАУКИ КАК ИНДИКАТОРЫ ОСНОВНЫХ ТИПОВ ЗАСЫЗРАНСКИХ СТЕПЕЙ

степей. В геоморфологическом отношении – это выровненное плато Приволжской возвышенности с абсолютными отметками высот 200 – 225 м н. у. м. У поверхности здесь находятся преимущественно верхнемеловые отложения, представленные карбонатными породами, местами – чистым мелом. Соответственно, наиболее распространены карбонатные чернозёмы и перегнойно-карбонатные, часто щебневатые почвы, и просто меловые обнажения. Здесь довольно хорошо сохранились коренные тырсово-типчаковые и тырсовые степи, имеются также каменистые степи на меловых субстратах и меловые обнажения (Раков и др., 2008).

Третий участок (С3) – Ульяновский район, 2 км С с. Арское, 54.31552°N, 48.09892°E, 174 м н. у. м, один из самых северных участков каменистой степи на территории Ульяновской области, расположенный на крутых меловых холмах, покрытых ковыльно-типчаковыми, кострцовыми, тырсовыми, перистоковыльными и более редкими овсецовыми и каменистыми разнотравными меловыми степями (Масленников, 2004).

Всего в ходе исследования был выявлен 221 вид пауков из 22 семейств (таблица).

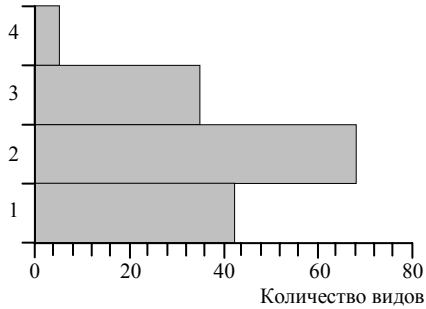
Наиболее уловистыми оказались сборы из глинистых степей (участок А). Отчасти это определяется богатым рельефом и наличием большого количества убежищ в виде трещин, крошащихся пластин сланца, дерновинных трав и подушечниковых полукустарников, но также нельзя забывать, что этот тип степей является самым северным форпостом

Таксономическое разнообразие пауков, собранных на исследованных участках

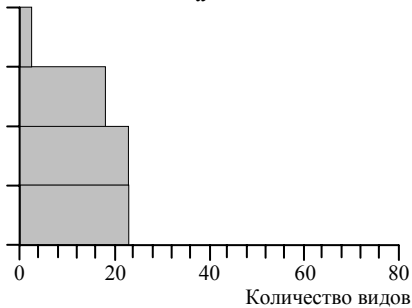
Участок	Тип степи	Собрано		
		видов	родов	семейств
А	Глинистая	150	87	21
В	Песчаная	64	43	16
С	Меловая (сумма по трём участкам)	144	80	20
С1	Меловая	82	50	19
С2	Меловая	65	44	19
С3	Меловая	93	56	20
Итого		221	101	22

древних южных поволжских степей, более характерных для Нижней Волги и Казахстана. Уже на севере Волгоградской области они постепенно заменяются злаковыми степями, в том числе связанными с карбонатной почвой. На участке наиболее многочисленными по числу видов оказались семейства Salticidae (27 видов), Gnaphosidae (19), Lycosidae (18), Araneidae (15), Thomisidae (15), Linyphiidae (14) и Theridiidae (12). Семейства Eresidae, Uloboridae, Pisauridae, Oxyopidae, Zoridae, Hahnidae, Liocranidae представлены единичными видами. Исключительно на этом биотопе встречаются 55 видов пауков, однако большинство из них (*Trochosa robusta* (Simon, 1876), *Drassodes lutescens* (C. L. Koch, 1839), *Zelotes electus* (C. L. Koch, 1839), *Хysticus cambridge* (Blackwall, 1858), *Heliophanus aeneus* (Hahn, 1832) и др.) – полизональные виды, типичные, в том числе, для различных ярусов лесных биотопов, а *Heterotheridion nigrovariegatum* (Simon, 1873), *Neoscona adianta* (Walckenaer, 1802), *Pardosa paludicola* (Clerck, 1758), *Pisaura mirabilis* (Clerck, 1757), *Zora nemoralis* (Blackwall, 1861), *Argenna subnigra* (O. P.-Cambridge, 1861), *Sitticus dzieduszkykii* (L. Koch, 1870) встречаются даже в мезофитных и гигрофитных биотопах на берегах водоёмов, являясь своеобразными убиквистами. Лишь

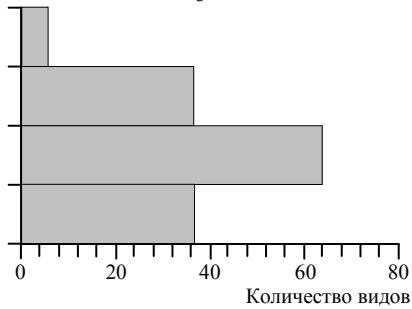
немногие виды пауков обнаружены здесь только на открытых пространствах степных биотопов, именно на глинистых или каменистых субстратах. Это *Ozyptila claveata* (Walckenaer, 1837), *Pellenes nigrociiliatus* (Simon, 1875), *Philaeus chrysops* (Poda, 1761), *Talavera monticola* (Kulczynski, 1884) и *Caspicosa manytchensis* Ponomarev, 2007, при этом все они обнаружены не только в травостое (кошением), но и на почве в ловушках Барбера (рис. 2, а). Для *C. manytchensis* этот участок является самым северным в распространении (Алексеенко, Кузьмин, 2010).



а



б



в

Рис. 2. Распределение пауков глинистой (а), песчаной (б) и меловых степей (в) по экологическим группам. Цифры по вертикали – виды: 1 – полизональные, 2 – неморальные, 3 – неспециализированные ксерофильные, 4 – индикаторные

В песчаной степи (участок В) собран 81 вид пауков из 16 семейств. Доминирующими оказались семейства Salticidae (11 видов), Lycosidae (9), Araneidae (9), Theridiidae (9), Linyphiidae (8), Thomisidae (8), Gnaphosidae (8) и Philodromidae (8); единичными видами представлены Uloboridae, Oxyuridae, Agelenidae, Dictynidae и Titanoecidae. Часть пауков, отмеченных здесь (*Porrhomba rugmaeum* (Blackwall, 1834), *Gibbaranea ullrichi* (Hahn, 1835), *Sitticus rupicola* (C. L. Koch, 1837)), являются также обитателями экологически близких аллювиальных биотопов (берегов и долин рек и других водоёмов), по которым как раз и возможно их расселение. К исключительно степным видам, не встреченным за пределами этого биотопа, относятся *Heterotrichoncus pusillus* (Miller, 1958) и *Thomisus onustus* Walckenaer, 1805 (рис. 2, б). Низкое число специфических видов, как и вообще небольшое их количество, связано с малой пригодностью чисто песчаных субстратов для обитания пауков. В данном типе степей они держатся зарослей трав, каменистых участков – то есть тех мест, где можно построить наземные или надземные убежища.

Видовое разнообразие пауков на меловых степях (участки С1, С2, С3) лишь немного уступает таковому на глинистой степи. Наибольшее видовое разнообразие в семействах Thomisidae (20 видов), Gnaphosidae (18), Salticidae (17), Linyphiidae (16), Theridiidae (15), Lycosidae (13) и Philodromidae (12); семейства Eresidae,

ПАУКИ КАК ИНДИКАТОРЫ ОСНОВНЫХ ТИПОВ ЗАСЫЗРАНСКИХ СТЕПЕЙ

Охуoridae, Zoridae, Titanocidae, Liocranidae представлены единичными видами. Исключительно на мелах отмечены 47 видов пауков. Среди них *Ero tuberculata* (De Geer, 1778), *Euryopis laeta* (Westring, 1861), *Micrargus subaequalis* (Westring, 1851), *Xysticus mongolicus* Schenkel, 1963, *Sitticus zimmermanni* Simon, 1877, *Talavera aequipes* (O. Pickard-Cambridge, 1871) – виды, которые по всему ареалу придерживаются степных биотопов. Подавляющее большинство составляют пауки, обитающие, в том числе, в различных ярусах лесных биотопов. Некоторые из них характерны для остепнённых меловых сосняков (*Lasaeola prona* (Menge, 1868), *Xysticus audax* (Schrank, 1803)) (рис. 2 в, 3). Среди пауков меловой степи были также выявлены виды, обитающие в выбросах мела из нор сурков, – *Haplodrassus signifer* (C. L. Koch, 1839), *Zelotes pygmaeus* Miller, 1943, *Agyneta saaristoi* (Tanasevitch, 2000), *Chalcoscirtus nigrinus* (Thorell, 1875), однако их нельзя считать узкоспециализированными видами, так как они были обнаружены и в других биотопах области (Краснобаев, 2004; Алексеенко, 2012; Кузьмин, Алексеенко, 2012; Танасевич, Алексеенко, 2012).

На глинистых участках степи отмечается наибольшее разнообразие аранеофауны. Ее характеризует довольно высокий уровень общности с аранеофауной меловой степи (коэффициент общности по Жаккару 0.378) и относительно большее различие с глинистой и песчаной степями (0.343). Аранеофауна меловых биотопов по видовому богатству незначительно уступает таковой глинистых степей и характеризуется

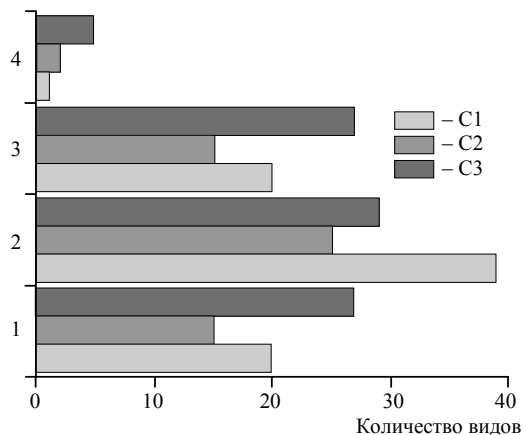


Рис. 3. Распределение пауков на модельных точках меловой степи по экологическим группам. Цифры по вертикали – виды: 1 – полизональные, 2 – неморальные, 3 – неспециализированные ксерофильные, 4 – индикаторные

чуть меньшим количеством индикаторных видов, но показывает высокую общность с глинистыми (0.378) и песчаными степями (0.386) (рис. 4). Все это может свидетельствовать об историческом характере формирования степей в пределах области и о возможности формирования населения степей в ряду сукцессии – глинистая южная степь – травянистая степь на карбонатной почве – песчаные степи. Уникальность исследованных аранеокомплексов заключается в том, что большинство видов, обнаруженных в степях, оказались характерны и для лесной зоны, а часть – даже для околородных участков. Такое обитание в степях большого количества видов, более многочисленных под пологом леса и являющихся своеобразными лесными «реликтами» в степных ценозах, косвенно может служить подтверждением гипотезы о том, что исходно лесные биотопы Приволжской возвышенности были вытеснены распространяющимися в плейстоцене степями. Оставшиеся в лесных колках посреди степи пауки приспособились к обитанию в степных биотопах благодаря высокой степени своей экологической пластичности.

К массовым видам, встречающимся во всех трёх типах степей, относится 51 вид пауков. В своем большинстве – это широко распространенные, часто полизо-нальные, *Uloborus walckenaerius* (Latreille, 1806), *Crustulina guttata* (Wider, 1834), *Steatoda albomaculata* (De Geer, 1778), *Theridion impressum* L. Koch, 1881, *Microlinyphia pusilla* (Sundevall, 1830), *Microneta viaria* (Blackwall, 1841), *Hypsosinga pygmaea* (Sundevall, 1831), *Mangora acalypha* (Walckenaer, 1802), *Alopecosa cursor* (Hahn, 1831), *Titanoeca schineri* L. Koch, 1872, *Cheiracanthium erraticum* (Walckenaer, 1802), *Phrurolithus festivus* (C. L. Koch, 1835), *Berlandina cinerea* (Menge, 1868), *Gnaphosa lugubris* (C. L. Koch, 1839), *Zelotes pygmaeus* Miller, 1943, *Philodromus cespitum* (Walckenaer, 1802), *Tibellus oblongus* (Walckenaer, 1802), *Ebrechtella tricuspидata* (Fabricius, 1775), *Xysticus cristatus* (Clerck, 1758), *X. striatipes* L. Koch, 1870, *Asisnellus festi- vus* (C. L. Koch, 1834), *Heliophanus cupreus* (Walckenaer, 1802), *Sitticus distinguendus* (Simon, 1868) и др.

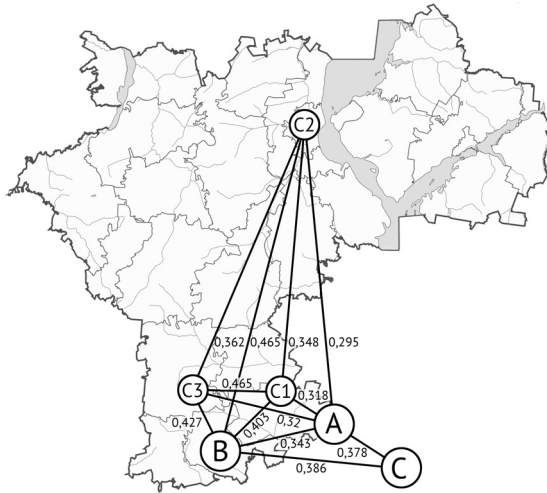


Рис. 4. Коэффициенты общности по Жаккару для изученных степных ценозов. Расшифровку обозначений см. в тексте

Philaeus chrysops (Poda, 1761), *Talavera monticola* (Kulczynski, 1884), *Caspicosa manyichensis* Ponomarev, 2007, *Heterotrichoncus pusillus* (Miller, 1958), *Thomisus onustus* Walckenaer, 1805, *Ero tuberculata* (De Geer, 1778), *Euryopis laeta* (Westring, 1861), *Micrargus subaequalis* (Westring, 1851), *Xysticus mongolicus* Schenkel, 1963, *Sitticus zimmermanni* Simon, 1877 и *Talavera aequipes* (O. Pickard-Cambridge, 1871). Их наличие в пробах и определяет степные ценозы хорошей сохранности.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алексеенко Ю. Г. Пауки-скаунчики (Aranei, Salticidae) Ульяновской области // Природа Ульяновской области / Ульян. обл. краевед. музей им. И. А. Гончарова. Ульяновск : Изд-во «Корпорация технологий продвижения», 2000 а. № 9. С. 170 – 175.

Алексеенко Ю. Г. Пауки-бокоходы (Aranei, Thomisidae, Philodromidae) Ульяновской области // Природа Ульяновской области / Ульян. обл. краевед. музей им. И. А. Гончарова. Ульяновск : Изд-во «Корпорация технологий продвижения», 2000 б. № 9. С. 176 – 182.

ПАУКИ КАК ИНДИКАТОРЫ ОСНОВНЫХ ТИПОВ ЗАСЫЗРАНСКИХ СТЕПЕЙ

Алексеев Ю. Г. Наземная аранеофауна кальцефитных биотопов окрестностей с. Арское // *Природа Симбирского Поволжья / Ульянов. обл. краевед. музей им. И. А. Гончарова. Ульяновск : Изд-во «Корпорация технологий продвижения», 2010. № 11. С. 95 – 98.*

Алексеев Ю. Г. Динамика численности и видовое разнообразие наземной аранеофауны кальцефитных биотопов окрестностей с. Арское // *Природа Симбирского Поволжья / Ульянов. обл. краевед. музей им. И. А. Гончарова. Ульяновск : Изд-во «Корпорация технологий продвижения», 2012. № 13. С. 103 – 107.*

Алексеев Ю. Г., Кузьмин Е. А. Заметки по аранеофауне Ульяновской области (Arachnida: Aranei). Новые фаунистические находки // *Природа Симбирского Поволжья / Ульянов. обл. краевед. музей им. И. А. Гончарова. Ульяновск : Изд-во «Корпорация технологий продвижения», 2010. № 11. С. 99 – 103.*

Алексеев Ю. Г., Кузьмин Е. А. Новые виды пауков (Arachnida: Aranei) для Ульяновской области // *Природа Симбирского Поволжья / Ульянов. обл. краевед. музей им. И. А. Гончарова. Ульяновск : Изд-во «Корпорация технологий продвижения», 2012. № 13. С. 112 – 116.*

Благовещенский В. В. Растительность Приволжской возвышенности в связи с ее историей и рациональным использованием. Ульяновск : Изд-во Ульян. гос. ун-та, 2005. 715 с.

Илюхин В. В. К познанию фауны пауков (Arachnida, Aranei) Ульяновской области // *Тр. Рус. энтомот. о-ва. 2010. Т. 80, № 2. С. 3 – 10.*

Краснобаев Ю. П. К познанию фауны пауков (Aranei) Ульяновской области // *Естественно-научные исследования в Симбирско-Ульяновском крае на рубеже веков. Ульяновск : Изд-во «Корпорация технологий продвижения», 1999. С. 84 – 90.*

Краснобаев Ю. П. Каталог пауков (Aranei) Среднего Поволжья / Жигулевский гос. природный заповедник им. И. И. Спрыгина. Самара, 2004. 213 с.

Кузьмин Е. А., Алексеев Ю. Г. Добавления к списку пауков (Arachnida : Aranei) Ульяновской области // *Природа Симбирского Поволжья / Ульянов. обл. краевед. музей им. И. А. Гончарова. Ульяновск : Изд-во «Корпорация технологий продвижения», 2011. № 12. С. 169 – 178.*

Кузьмин Е. А., Алексеев Ю. Г. Список видов пауков (Arachnida: Aranei) биостанции УлГПУ (Старомайнский район) // *Природа Симбирского Поволжья / Ульянов. обл. краевед. музей им. И. А. Гончарова. Ульяновск : Изд-во «Корпорация технологий продвижения», 2012. № 13. С. 130 – 136.*

Масленников А. В. Проблемы и перспективы охраны кальцефильной флоры и кальциевых ландшафтов центральной части Приволжской возвышенности // *Природа Симбирского Поволжья / Ульянов. обл. краевед. музей им. И. А. Гончарова. Ульяновск : Изд-во «Корпорация технологий продвижения», 2004. № 5. 220 с.*

Особо охраняемые природные территории Ульяновской области / под ред. В. В. Благовещенского. Ульяновск : Дом печати, 1997. 184 с.

Пономарёв А. В. Новые таксоны пауков (Aranei) с юга России и из Западного Казахстана // *Кавказ. энтомот. бюл. 2007. Т. 3, № 2. С. 87 – 95.*

Раков Н. С., Васюков В. М., Иванова А. В., Савенко О. В., Саксонов С. В., Сенатор С. А. Акуловская степь – ценный ботанический объект Ульяновской области // *Фиторазнообразие Восточной Европы : сб. науч. тр. 2008. № 5. С. 78 – 107.*

Раков Н. С., Саксонов С. В., Сенатор С. А. Лесостепные и степные урочища засызранских степей (Ульяновское Предволжье) // *Самарская Лука : проблемы региональной и глобальной экологии. 2011. Т. 20, № 3. С. 138 – 165.*

Танасевич А. В., Алексеев Ю. Г. К фауне пауков семейства Linyphiidae (Aranei) меловых степей Русской равнины // *Кавказск. энтомот. бюл. 2012. Т. 8, № 2. С. 193 – 198.*

Krasnobaev Yu. P. New spider records from the middle reaches of the River Volga (Arachnida: Aranei) // *Arthropoda Selecta. 2002. Vol. 11, № 3. P. 239 – 246.*

Platnick N. I. The world spider catalog, version 13.0 / American Museum of Natural History. New York, 2012. URL: <http://research.amnh.org/iz/spiders/catalog> (дата обращения : 25.11.2012).

**ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ КОРНЕВЫХ СИСТЕМ
ИВЫ БЕЛОЙ (*SALIX ALBA* L.)
В УСЛОВИЯХ УФИМСКОГО ПРОМЫШЛЕННОГО ЦЕНТРА**

Р. Ш. Ахмадуллин¹, Г. А. Зайцев²

¹ *Башкирский государственный педагогический университет им. М. Акмуллы
Россия, 450000, Уфа, Октябрьской революции, 3а*

² *Институт биологии Уфимского научного центра РАН
Россия, 450054, Уфа, просп. Октября, 69
E-mail: rust_a@mail.ru*

Поступила в редакцию 24.06.12 г.

Особенности строения корневых систем ивы белой (*Salix alba* L.) в условиях Уфимского промышленного центра. – Ахмадуллин Р. Ш., Зайцев Г. А. – Изучены особенности строения корневых систем (методом среза) ивы белой в условиях Уфимского промышленного центра. Показано, что в условиях загрязнения отмечается незначительное увеличение количества выходов корней на стенке почвенных траншей по сравнению с относительным контролем. Отмечены изменения в фракционном составе корневой системы ивы белой – в условиях загрязнения отмечается увеличение (на 11%) доли, приходящейся на площадь составляющую корневой системы.

Ключевые слова: ива белая, корневая система, промышленный центр.

Structural peculiarities of the root systems of white willow (*Salix alba* L.) under the conditions of the Ufa industrial centre. – Akhmadullin R. Sh. and Zaitsev G. A. – Structural peculiarities of the root systems (the cutting technique) of the white willow under the conditions of the Ufa industrial centre were studied. A slight increase in the number of roots on the soil trench wall in comparison with a reference is noted under the conditions of contamination. Changes in the fractional composition of the root system of the white willow were noted: an 11% increase of the suction part of the root system was observed under the conditions of contamination.

Key words: white willow, root systems, industrial centre.

На протяжении последних десятилетий ведутся работы по изучению роли древесных растений в улучшении качества техногенной среды в связи с их способностью поглощать промышленные токсиканты, включая их в собственные метаболические процессы, и тем самым снижать их содержание в окружающей среде. Давно замечено, что древесные растения благотворно влияют на все компоненты экосистемы, что ведет к созданию более благоприятных условий для здоровья и жизнедеятельности людей.

Большинство исследований по изучению особенностей развития древесных растений в условиях загрязнения направлены на изучение адаптивных реакций, происходящих в надземной части. В то же время устойчивость и успешное произрастание древесных растений в условиях промышленного загрязнения зависят и от особенностей формирования и строения корневых систем.

Так же остается актуальным вопрос техногенного загрязнения окружающей среды нефтехимическими загрязнениями, которые пагубно влияют на все без исключения

ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ КОРНЕВЫХ СИСТЕМ ИВЫ БЕЛОЙ

компоненты биосферы. Вопросы изучения структуры корневых систем, сформировавшихся в условиях техногенного загрязнения, исследованы недостаточно и в неполном объеме. Это не позволяет сформировать картину адапционных изменений на уровне корневой системы.

В Республике Башкортостан высокая концентрация промышленных предприятий, это связано с богатым природным потенциалом и историческим прошлым. Нефтехимический комплекс Башкортостана занимает лидирующее место в Российской Федерации по объему нефтепереработки, производит половину нефтехимической продукции Уральского экономического района, перерабатывает свыше 35 млн т нефти в год. Являясь основой экономического и социального развития республики, он в то же время – причина ее экологического неблагополучия.

В г. Уфа сконцентрировано около 40% промышленности Республики Башкортостан, сосредоточен практически весь нефтеперерабатывающий, нефтехимический, энергетический, машиностроительный, химический и микробиологический потенциал республики. В г. Уфа основными источниками загрязнения являются гиганты нефтепереработки ОАО «УНПЗ», ОАО «НУНПЗ» и ОАО «Уфанефтехим», 4 ТЭЦ, ОАО «Уфаоргсинтез», которые расположены в северной части города.

Непосредственно вблизи Уфимского промышленного центра протекает р. Белая, на берегах и в пойменной части которой произрастает ива белая (*Salix alba* L., Caroli Linnaei, Species plantarum, 1753). Пойменные леса выполняют очень важные средозащитные функции. Роль пойменных лесов в условиях промышленного нефтехимического загрязнения возрастает.

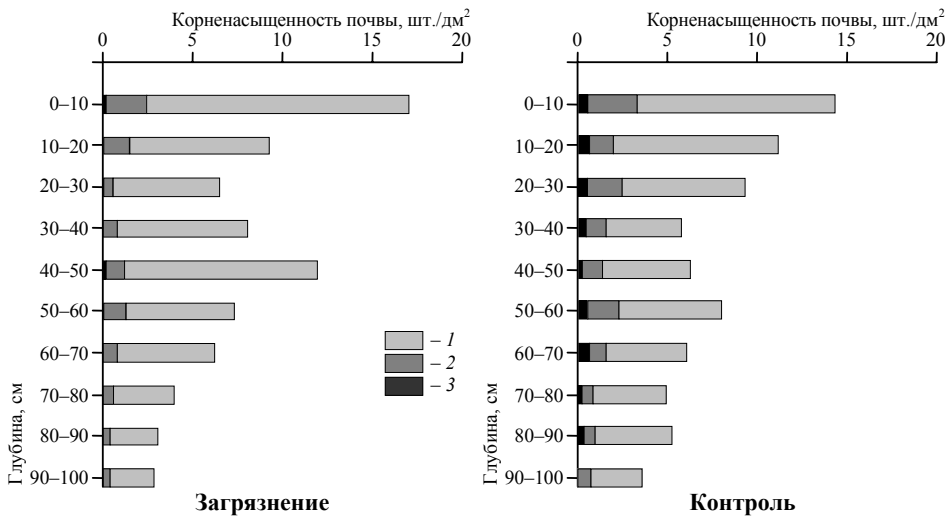
Несмотря на то, что вопросами изучения устойчивости древесных растений к действию техногенных факторах посвящено большое количество работ, не до конца изучены адапционные реакции видов древесных растений, произрастающих в пойменных условиях. Практически отсутствуют данные об особенностях строения корневых систем древесных растений в пойменных условиях.

Целью работы было изучить особенности строения корневых систем ивы белой (*S. alba* L.) в пойменных условиях и выявить адаптивные реакции на действие промышленного загрязнения. Исследования проводили в пределах Уфимского промышленного центра. Объектом исследования были пойменные леса, расположенные вдоль рек Белая (зона загрязнения) и Дема (относительный контроль). Возраст изучаемых растений ивы белой – более 70 лет (более точный возраст установить невозможно из-за сердцевинной гнили стволов).

Для изучения особенностей строения корневых систем ивы белой заложена серия пробных площадей (Сукачев, 1966; Андреева и др., 2002). Особенности строения корневых систем ивы белой изучали методом среза (Тарановская, 1957; Красильников, 1983; Колесников, 1972; Vöhm, 1979; Root Methods..., 2000). На пробных площадях закладывались почвенные траншеи – всего заложено 6 почвенных траншей (по 3 траншеи в каждой зоне). Траншеи закладывались на расстоянии 70 см от ствола, расположение по сторонам горизонта произвольное. Все почвенные разрезы имели одинаковые размеры 1.5×1 м. Особое внимание при закладке траншей уделялось соблюдению вертикальности стенок, что контролировалось с

помощью отвеса. Траншеи закладывались до глубины 1 м. Стенку траншеи делили на горизонтальные клетки шириной 10 см (10 горизонтальных столбов) и вертикальные слои толщиной 10 см. Все выходы корней переносили на бумагу в масштабе 1:2 для более точного учета расположения выходов корней. Диаметр корней измеряли штангенциркулем с точностью до 0.1 мм. Корни по диаметру делили на три группы: до 1 мм, 1 – 3 мм и более 3 мм (Рахтеенко, 1952). Корненасыщенность почвы методом среза рассчитывали на единицу площади вертикальной поверхности – определялось количество выходов корней на стенке почвенных траншей (шт./м² и шт./дм²).

Исследования показали, что в условиях нефтехимического загрязнения (рисунок) корненасыщенность метрового слоя почвы несколько выше (количество выходов корней – 77.4 шт./м²) по сравнению с относительным контролем (количество выходов корней – 74.9 шт./м²).



Корненасыщенность почвы в насаждениях ивы белой (*Salix alba* L.) в условиях Уфимского промышленного центра; диаметр корней, мм: 1 – до 1, 2 – 1 – 3, 3 – > 3

Максимальная корненасыщенность почвы в условиях загрязнения и в относительном контроле отмечается в самом верхнем (0 – 10 см) слое почвы – количество выходов корней составляет 17.07 шт./дм² и 14.36 шт./дм² соответственно, что составляет 19.18% (относительный контроль) и 22.05% (загрязнение) от общего количества выходов корней метрового слоя почвы. Основное количество выходов корней ивы как в условиях загрязнения, так и в условиях контроля сосредоточено в верхних горизонтах почвы: в условиях загрязнения в слое почвы 0 – 50 см сосредоточено 69.64% всех выходов корней, в условиях контроля в том же слое почвы сосредоточено 62.71% всех выходов корней.

Максимальное количество выходов поглощающих корней как в условиях загрязнения (14.66 шт./дм², 22.08% всех поглощающих корней), так и в условиях

ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ КОРНЕВЫХ СИСТЕМ ИВЫ БЕЛОЙ

относительного контроля (11.06 шт./дм², 19.08% всех поглощающих корней) отмечается в слое почвы 0 – 10 см. Более половины всех выходов поглощающих корней сосредоточено в слое почвы 0 – 40 см – в условиях загрязнения здесь сосредоточено 53.71% всех выходов поглощающих корней, в условиях относительного контроля – 54.25% всех поглощающих корней.

Максимальное количество выходов полускелетных корней как в условиях загрязнения (2.23 шт./дм², 21.68% всех полускелетных корней), так и в условиях относительного контроля (2.76 шт./дм², 21.44% всех полускелетных корней) также отмечается в слое почвы 0 – 10 см. Более половины всех выходов полускелетных корней сосредоточено в слое почвы 0 – 40 см: в условиях загрязнения здесь сосредоточено 57.93% всех выходов полускелетных корней, в условиях относительного контроля – 55.56% всех полускелетных корней.

Максимальное количество выходов скелетных корней в условиях загрязнения (0.2 шт./дм², 28.57% всех скелетных корней) отмечается на глубине 40 – 50 см, тогда как в условиях относительного контроля (0.6 шт./дм², 15.00% всех скелетных корней) отмечается в слое почвы 10 – 20 см и 60 – 70 см. Большая часть выходов скелетных корней сосредоточено в слое почвы 0 – 50 см: в условиях загрязнения здесь сосредоточено 71.43% всех выходов скелетных корней, в условиях относительного контроля – 56.67% всех скелетных корней.

Анализ фракционного состава корневой системы ивы белой показал, что в условиях загрязнения на долю поглощающих корней приходится в среднем 85.65% всех выходов корней, на долю полускелетных корней – 13.51% всех выходов корней, на долю скелетных корней – 0.84% всех выходов корней. В условиях относительного контроля на долю поглощающих корней приходится в среднем 77.60% всех выходов корней, на долю полускелетных корней – 16.96% всех выходов корней, на долю скелетных корней – 5.44% всех выходов корней.

Проведенные исследования показали, что в условиях загрязнения отмечается незначительное увеличение корненасыщенности почвы в насаждениях ивы белой. Данное увеличение проявляется в увеличении количества выходов корней на стенке почвенных траншей. Не отмечается значительного перераспределения корней по слоям почвы в зависимости от условий роста. Как в условиях загрязнения, так и в условиях относительного контроля основное количество выходов корней отмечается в верхних слоях почвы (как для общего количества, так и для всех фракций корней). При этом в условиях загрязнения отмечается увеличение доли поглощающих корней (на 11%) в общем количестве выходов корней ивы белой.

В заключение следует отметить, что выявленные особенности в строении корневых систем ивы белой можно рассматривать в качестве адаптивных реакций на действие промышленного загрязнения, направленных на обеспечение устойчивого развития данного вида в техногенных условиях.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 11-04-97025-р_поволжье_a) и Министерства образования и науки РФ «Эколого-биологические и молекулярно-генетические аспекты состояния и функционирования живых систем в крупных промышленных центрах Башкортостана».

Р. Ш. Ахмадуллин, Г. А. Зайцев

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Колесников В. А. Методы изучения корневой системы древесных растений. М. : Лесн. пром-сть, 1972. 152 с.

Красильников П. К. Методика полевого изучения подземных частей растений (с учетом специфики ресурсосведческих исследований). Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1983. 208 с.

Андреева Е. Н., Баккал И. Ю., Гориков В. В., Лянгузова И. В., Мазная Е. А., Нешатаев В. Ю., Нешатаева В. Ю., Ставрова Н. И., Ярмишко В. Т., Ярмишко М. А. Методы изучения лесных сообществ. СПб. : НИИХимии СПбГУ, 2002. 240 с.

Рахтеенко И. Н. Корневые системы древесных и кустарничковых пород. М. : Гослесбумиздат, 1952. 106 с.

Сукачев В. Н. Программа и методика биогеоценологических исследований. М. : Наука, 1966. 333 с.

Тарановская М. П. Методы изучения корневых систем. М. ; Л. : Сельхозгиз, 1957. 216 с.

Böhm W. Methods of studying root systems // Ecological Studies. Berlin : Springer Verlag, 1979. Vol. 33. 188 p.

Root Methods : A Handbook / eds. A. L. Smit, A. G. Bengough, C. Engels, M. van Noordwijk, S. Pellerin, S. C. van de Geijn. Berlin ; Heidelberg : Springer Press, 2000. 587 p.