



СОДЕРЖАНИЕ

Беньковский А. О., Орлова-Беньковская М. Я. Трофическая специализация жуков-листоедов (Coleoptera, Chrysomelidae) Приволжской возвышенности	175
Дунаев А. В., Дунаева Е. Н., Калугина С. В. Структура патосистемы «Дуб черешчатый (<i>Quercus robur</i> L., Fagaceae, Magnoliópsida) – печеночница обыкновенная (<i>Fistulina hepatica</i> (Schaeff.) With., Fistulinaceae, Agaricomycetes)» в порослевых дубравах Белгородской области	184
Жуйкова Т. В., Зиннатова Э. Р. Аккумулирующая способность растений в условиях техногенного загрязнения почв тяжёлыми металлами	196
Золотухин А. И., Занина М. А. Состояние, эколого-ценотическая характеристика и перспективы лесных культур берёзы повислой (<i>Betula pendula</i> Roth, Betulaceae, Dicotyledones) в степном лесоразведении	208
Крылов А. В. Межгодовые изменения летнего зоопланктона пойменных озёр р. Хопёр	216
Ливанов С. Г., Вартапетов Л. Г., Ливанова Н. Н. Пространственная организация летнего населения птиц Северного Урала	227
Маркелов И. Н., Гелашвили Д. Б., Широков А. И., Нижегородцев А. А. Перспективы применения геометрических показателей венчика цветка культурных форм примулы многоцветковой – <i>Primula</i> × <i>polyantha</i> Miller, 1768 (Primulaceae, Magnoliópsida) для целей биоиндикации	236
Олькова А. С. Влияние выбросов пирофосфата натрия при уничтожении химического оружия на состояние почвы	246
Орехова Н. А., Расина Л. Н. Метаболические реакции <i>Apodemus</i> (<i>S.</i>) <i>uralensis</i> (Muridae, Rodentia) на радиоактивное загрязнение среды обитания в зависимости от динамики численности популяции	253
Снеговая Н. Ю., Чумаченко Ю. А. Структура популяций сенокосцев (Arachnida, Opiliones) Кавказского государственного природного биосферного заповедника (Россия)	261
Соловьев А. Н. Зимовки кряквы – <i>Anas platyrhynchos</i> (Anatidae, Aves) в естественных и антропогенных условиях востока Русской равнины	271
Тилаки Дианати Хасем Али, Холами Фарзана, Безди Камаль Хасеми, Бехтари Бехзад. Всхожесть и восстановление семян <i>Lolium perenne</i> L. и <i>Bromus tomentellus</i> Boiss. (Poaceae, Liliópsida) при различных уровнях осмотического потенциала изоосмотических растворов	284



CONTENTS

Bienkowski A. O. and Orlova-Bienkowskaja M. Ja. Trophic specialization of leaf-beetles (Coleoptera, Chrysomelidae) of the Volga Upland	175
Dunaev A. V., Dunaeva E. N., and Kalugina S. V. «English oak (<i>Quercus robur</i> L., Fagaceae, Magnoliopsida) – beefsteak fungus (<i>Fistulina hepatica</i> (Schaeff.) With., Fistulinaceae, Agaricomycetes)» pathosystem structure in sprout oak forests of the Belgorod region	184
Zhuykova T. V. and Zinnatova E. R. Accumulating capability of plants in areas anthropogenically polluted with heavy metals	196
Zolotukhin A. I. and Zanina M. A. Status, ecologo-coenotic characteristics and perspectives of forest cultures of the drooping birch (<i>Betula pendula</i> Roth, Betulaceae, Dicotyledones) in steppe afforestation	208
Krylov A. V. Interannual changes of the summer zooplankton in lakes of the Khopyor River flood plain	216
Livanov S. G., Vartapetov L. G., and Livanova N. N. Spatial organization of summer bird assemblages in North Urals	227
Markelov I. N., Gelashvili D. B., Shirokov A. I., and Nizhegorodtsev A. A. Prospects of using geometric indications of the corolla of the cultural forms of flowered primrose – <i>Primula</i> × <i>polyantha</i> Miller, 1768 (Primulaceae, Magnoliopsida) for bioindication purposes	236
Ol'kova A. S. Effect of sodium pyrophosphate wasting on the soil condition when chemical weapon destruction	246
Orehova N. A. and Rasina L. N. Metabolic reactions of <i>Apodemus (S.) uralensis</i> (Muridae, Rodentia) to radioactive contamination of the environment as depends on the population number dynamics	253
Snegovaya N. Yu. and Chumachenko Yu. A. Population structure of harvestmen (Arachnida, Opiliones) in the Caucasian State Biospheric reserve (Russia)	261
Solovyov A. N. Wintering of Mallards – <i>Anas platyrhynchos</i> (Anatidae, Aves) in Natural and Anthropogenic Habitats on the Eastern Russian Plain	271
Tilaki Dianati Ghasem Ali, Gholami Farzaneh, Bezdi Kamal Ghasemi, and Behdari Behzad. Germination Percentage and Recovery of <i>Lolium perenne</i> L. and <i>Bromus tomentellus</i> Boiss. (Poaceae, Liliopsida) Seeds at Several Osmotic Potential Levels of Iso-Osmotic Solutions	284

**ТРОФИЧЕСКАЯ СПЕЦИАЛИЗАЦИЯ ЖУКОВ-ЛИСТОЕДОВ
(COLEOPTERA, CHRYSOMELIDAE)
ПРИВОЛЖСКОЙ ВОЗВЫШЕННОСТИ**

А. О. Беньковский, М. Я. Орлова-Беньковская

Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН

Россия, 119071, Москва, Ленинский просп., 33

E-mail: bienkowski@yandex.ru

Поступила в редакцию 23.01.13 г.

Трофическая специализация жуков-листоедов (Coleoptera, Chrysomelidae) Приволжской возвышенности. – Беньковский А. О., Орлова-Беньковская М. Я. – Наблюдения в природе и в садках показали, что *Altica brevicollis* поедает л. *Corylus avellana**, *A. lythri* – л. *Epilobium*, *Aphthona czwalinae* – л. *Euphorbia*, *A. nigriscutis* – обертку соцветия *Euphorbia glareosa*, *Cassida nebulosa* – л. *Chenopodium*, *C. nobilis* – л. *Atriplex*, *C. panzeri* – л. *Lactuca tatarica**, *C. rubiginosa* – л. *Carduus**, *C. vibex* – л. *Centaurea**, *C. viridis* – л. *Lycopus*, *Chaetocnema breviscula* – л. *Chenopodium*, *Cheilotoma musciformis* – л. *Rumex*, *Chrysolina limbata russiella* – л. *Plantago lanceolata*, *Ch. marginata* – л. *Achillea millefolium*, *Ch. sturmi* – л. *Glechoma hederacea*, *Clytra laeviuscula* – л. *Salix*, *C. quadripunctata* – л. *Salix* и *Rumex*, *Colaphus hoefitii* – л. и цв. *Sisymbrium loeselii**, *Crioceris duodecimpunctata* и *C. quatuordecimpunctata* – л. *Asparagus officinalis*, *Cryptocephalus apicalis* – л. *Artemisia*, *C. bipunctatus* – цв. *Trifolium pratense*, *C. cordiger* – л. *Rosa*, *C. laetus* – цв. *Taraxacum serotinum* и *Inula*, *C. quatuordecimmaculatus* – л. *Genista tinctoria*, *C. schaefferi* – л. *Ulmus*, *C. sericeus* – л. *Salvia* и цв. *Cichorium intybus*, *C. violaceus* – цв. *Taraxacum officinale*, *C. virens* – л. *Salvia*, *Derocrepis rufipes* – л. *Trifolium pratense*, *Entomoscelis adonidis* – л. *Adonis vernalis* и цв. *Brassicaceae*, *Epitrix pubescens* – л. *Solanum dulcamara*, *Chrysochus asclepiadeus* – л. *Vincetoxicum*, *Galeruca pomonae* – л. *Arctium** и *Salvia**, *Galerucella aquatica* – л. *Rumex*, *G. californiensis* – л. *Lythrum salicaria**, *G. lineola* – л. *Salix*, *G. luteola* – л. *Ulmus pumila**, *G. pusilla* – л. *Epilobium*, *Gastrophysa polygoni* – л. *Polygonum aviculare* и *Rumex*, *Hypocassida subferruginea* – л. *Convolvulus**, *Labidostomis pallidipennis* – л. *Salix*, *Leptinotarsa decemlineata* – л. *Hyoscyamus niger*, *Lilioceris merdigera* – л. *Polygonatum* и *Convallaria majalis*, *Longitarsus anchusae* – л. *Cynoglossum officinale*, *L. lycopi* – л. *Glechoma hederacea*, *L. nigrofasciatus* – л. *Scrophularia nodosa*, *L. obliterated* – л. *Salvia verticillata* и *S. nemorosa*, *L. pelucidus* – л. *Convolvulus arvensis*, *Phaedon armoraciae* – л. *Veronica beccabunga** и *V. longifolia**, *Phyllotreta procera* – л. *Reseda lutea*, *Podagrica menetriesi* – л. *Althaea officinalis*, *Prasocuris phellandrii* – л. *Ranunculus sceleratus**, *Cirsium** и *Lycopus**, *Psylliodes affinis* – л. *Solanum dulcamara*, *P. attenuatus* – л. *Cannabis sativa* и *Humulus lupulus*, *P. dulcamarae* – л. *Solanum dulcamara*, *P. reitteri* – л. *Phalaroides arundinacea*, *Pyrrhalta viburni* – л. *Viburnum opulus*, *Smaragdina affinis* – л. *Salix*. Звездочкой помечены растения, на которых удалось воспитать личинок до имаго. Сокращения: л. – листья, цв. – цветки.

Ключевые слова: Chrysomelidae, кормовые растения, насекомые-фитофаги, национальный парк «Хвалынский», Саратовская область.

Trophic specialization of leaf-beetles (Coleoptera, Chrysomelidae) of the Volga Upland. – Bieńkowski A. O. and Orlova-Bienkowskaja M. Ja. – Observation in nature and in cage revealed that *Altica brevicollis* consumes *Corylus avellana** l., *A. lythri* – *Epilobium* l., *Aphthona czwalinae* – *Euphorbia* l., *A. nigriscutis* – envelope of inflorescence of *Euphorbia glareosa*, *Cassida nebulosa* – *Chenopodium* l., *C. nobilis* – *Atriplex* l., *C. panzeri* – *Lactuca tatarica** l., *C. rubiginosa* – *Carduus** l., *C. vibex* – *Centaurea** l., *C. viridis* – *Lycopus* l., *Chaetocnema breviscula* – *Che-*

nopodium L., *Cheilotoma musciformis* – *Rumex* L., *Chrysolina limbata russiella* – *Plantago lanceolata* L., *Ch. marginata* – *Achillea millefolium* L., *Ch. sturmi* – *Glechoma hederacea* L., *Clytra laeviuscula* – *Salix* L., *C. quadripunctata* – l. of *Salix* and *Rumex*, *Colaphus hoeftii* – l. and f. of *Sisymbrium loeselii**, *Crioceris duodecimpunctata* and *C. quatuordecimpunctata* – *Asparagus officinalis* L., *Cryptocephalus apicalis* – *Artemisia* L., *C. bipunctatus* – *Trifolium pratense* f., *C. cordiger* – *Rosa* L., *C. laetus* – f. of *Taraxacum serotinum* and *Inula*, *C. quatuordecimmaculatus* – *Genista tinctoria* L., *C. schaefferi* – *Ulmus* L., *C. sericeus* – *Salvia* L. and *Cichorium intybus* f., *C. violaceus* – *Taraxacum officinale* f., *C. virens* – *Salvia* L., *Derocrepis rufipes* – *Trifolium pratense* l., *Entomoscelis adonidis* – l. of *Adonis vernalis* and f. of Brassicacea, *Epitrix pubescens* – *Solanum dulcamara* L., *Chrysochus asclepiadeus* – *Vincetoxicum* L., *Galeruca pomonae* – *Arctium** and *Salvia** L., *Galerucella aquatica* – *Rumex* L., *G. calmariensis* – *Lythrum salicaria** L., *G. lineola* – *Salix* L., *G. luteola* – *Ulmus pumila** L., *G. pusilla* – *Epilobium* L., *Gastrophysa polygona* – *Polygonum aviculare* and *Rumex* L., *Hypocassida subferruginea* – л. *Convolvulus** L., *Labidostomis pallidipennis* – *Salix* L., *Leptinotarsa decemlineata* – *Hyoscyamus niger* L., *Liliocercis merdigera* – *Polygonatum* and *Convallaria majalis* L., *Longitarsus anchusae* – *Cynoglossum officinale* L., *L. lycopi* – *Glechoma hederacea* L., *L. nigrofasciatus* – *Scrophularia nodosa* L., *L. oblitteratus* – *Salvia verticillata* and *S. nemorosa* L., *L. pellucidus* – *Convolvulus arvensis* L., *Phaedon armoraciae* – *Veronica beccabunga** and *V. longifolia** L., *Phyllotreta procera* – *Reseda lutea* L., *Podagrica menetriesi* – *Althaea officinalis* L., *Prasocuris phellandrii* – l. of *Ranunculus sceleratus**, *Cirsium** and *Lycopus**, *Psylliodes affinis* – *Solanum dulcamara* L., *P. attenuatus* – l. of *Cannabis sativa* and *Humulus lupulus*, *P. dulcamarae* – *Solanum dulcamara* L., *P. reitteri* – *Phalaroides arundinacea* L., *Pyrhhalta viburni* – *Viburnum opulus* L., *Smaragdina affinis* – *Salix* L. Abbreviations: l. – leaves, f. – flowers. The host plant is marked with an asterisk if the larvae of the respective leaf-beetle have been reared to adults.

Key words: Chrysomelidae, host plants, phytophagous insects, beetles, Khvalynski National Park, Saratov region.

ВВЕДЕНИЕ

В европейской части России обитают 580 видов жуков-листоедов. Большинство из них имеет узкую кормовую специализацию, т. е. приурочено к одному роду или к нескольким родам растений (Беньковский, 2011). Chrysomelidae связаны со своим растением почти так же тесно, как паразиты с хозяином. Поэтому знание трофического спектра чрезвычайно важно для понимания всех аспектов жизни этих насекомых. Кроме того, изучение кормовых растений имеет практическое значение, так как среди листоедов много вредителей, да и безвредные виды при ухудшении состояния агроэкосистем могут становиться вредоносными (Павлюшин и др., 2012).

Тем не менее, для 137 видов листоедов фауны европейской России кормовые растения вообще не известны, а данные о трофической специализации многих других основаны только на фактах нахождения имаго на растении. Подобный подход ведет к ошибкам, потому что жуки подвижны и могут быть найдены на растениях, которыми не питаются. Довольно часто ложное впечатление о питании возникает, когда расселяющиеся особи во множестве сидят на растении, поврежденном другими фитофагами. Для целого ряда видов информация, приведенная в отечественных справочниках и определителях, заимствована из зарубежных работ. Такие сведения ненадежны, так как кормовая специализация подвержена географической изменчивости (Hsiao, 1978). Чтобы знать, чем именно кормятся листоеды европейской России, необходимо проводить непосредственные наблюдения.

Настоящее сообщение суммирует результаты наших наблюдений и опытов по питанию 59 видов листоедов в Национальном парке «Хвалынский» и его окрестностях в июле 2009, мае – июне 2010 и августе 2011 г.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Национальный парк «Хвалынский» расположен в южной части лесостепной зоны, в Саратовском Правобережье, на самой высокой части Приволжской возвышенности. Хвалынские горы сложены из меловых отложений, что определяет своеобразие их флоры и фауны.

Для выявления кормовой специализации использована стандартная методика (Медведев, Рогинская, 1988). Брели 5 – 30 особей (имаго или личинок) и содержали их в садках длительное время (не менее двух недель), ежедневно давая свежий корм и осматривая старый корм на наличие погрызов. Кроме того, мы непосредственно наблюдали процесс питания в садке при помощи бинокулярного микроскопа. Личинок 11 видов удалось воспитать в садке до имаго.

Известно, что даже в условиях голодания листоеды, как правило, не потребляют несвойственные им кормовые растения. Поэтому считается, что если имаго были собраны на растении и сильно объедали в садке его листья или другие части, то это свидетельствует о наличии трофической связи в природе (Медведев, Рогинская, 1988). Личинки малоподвижны и практически никогда не покидают своего растения, поэтому нахождение личинок на растении в природе указывает на кормовую связь.

Для определения имаго использованы следующие работы: Медведев, Шапиро (1965); Kangas, Rutanen (1993); Konstantinov, Vandenberg (1996); Konstantinov (1998); Warchalowski (2003); Bieńkowski (2004); для определения растений – Губанов и др. (1992). Личинки были определены по литературе (Оглоблин, Медведев, 1971; Зайцев, Медведев, 2009) и путем выведения имаго.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты наблюдений за питанием листоедов из подсемейств Criocerinae, Clytrinae и Cryptocerphalinae приведены в табл. 1.

Таблица 1
Кормовые растения Criocerinae, Clytrinae и Cryptocerphalinae

Жуки-листоеды	Где найдены имаго	Чем питались имаго	Где найдены личинки	Чем питались личинки
1	2	3	4	5
<i>Crioceris duodecimpunctata</i> (Linnaeus, 1758)	На л. <i>Asparagus officinalis</i>	Л. <i>Asparagus officinalis</i>	–	–
<i>C. quatuordecimpunctata</i> (Scopoli, 1763)	На л. <i>Asparagus officinalis</i>	–	На л. <i>Asparagus officinalis</i>	–
<i>Lilioceris merdiger</i> (Linnaeus, 1758)	–	–	На л. <i>Polygonatum</i> , <i>Convallaria majalis</i>	–
<i>Cheilotoma musciformis</i> (Goetze, 1777)	В укосе	Л. <i>Rumex</i>	–	–
<i>Clytra laeviuscula</i> (Ratzeburg, 1837)	На л. <i>Salix</i>	Л. <i>Salix</i>	–	–
<i>C. quadripunctata</i> (Linnaeus, 1758)	На л. <i>Salix</i> и <i>Rumex</i>	Л. <i>Salix</i> и <i>Rumex</i> в природе	–	–
<i>Labidostomis pallidipennis</i> (Gebler, 1830)	На л. <i>Salix</i>	Л. <i>Salix</i>	–	–

Окончание табл. 1

1	2	3	4	5
<i>Smaragdina affinis</i> (Illiger, 1794)	На л. <i>Salix</i>	Л. <i>Salix</i> в природе	–	–
<i>Cryptocephalus apicalis</i> Gebler, 1830	На л. <i>Artemisia</i>	Л. <i>Artemisia</i>	–	–
<i>C. bipunctatus</i> (Linnaeus, 1758)	На цв. <i>Trifolium pratense</i>	Цв. <i>Trifolium pratense</i>	–	–
<i>C. cordiger</i> (Linnaeus, 1758)	На л. <i>Rosa</i>	Л. <i>Rosa</i>	–	–
<i>C. laetus</i> Fabricius, 1792	На цв. <i>Taraxacum serotinum</i> , <i>Inula</i>	Цв. <i>Taraxacum serotinum</i> , <i>Inula</i>	–	–
<i>C. quatuordecimmaculatus</i> Schneider, 1792	На л. <i>Genista tinctoria</i>	Л. <i>Genista tinctoria</i>	–	–
<i>C. schaefferi</i> Schrank, 1789	На л. <i>Ulmus</i>	Л. <i>Ulmus</i>	–	–
<i>C. sericeus</i> (Linnaeus, 1758)	На л. <i>Salvia</i> , цв. <i>Cichorium intybus</i>	Л. <i>Salvia</i> , цв. <i>Cichorium intybus</i>	–	–
<i>C. violaceus</i> Laicharting, 1781	На цв. <i>Taraxacum officinale</i>	Цв. <i>Taraxacum officinale</i>	–	–
<i>C. virens</i> Suffrian, 1847	На л. <i>Salvia</i>	Л. <i>Salvia</i>	–	–

Примечание. Здесь и далее перечислены наблюдения, проведенные в садке. Если мы непосредственно наблюдали питание в природе, это указано особо. Обозначения: л. – листья, цв. – цветки.

Cryptocephalus quatuordecimmaculatus – редкий вид, недавно обнаруженный на территории России (Беньковский, 1999). По поводу его кормовой специализации были высказаны разные предположения, однако прямых наблюдений до сих пор не проводили (Warchałowski, 1994). Мы собрали имаго этого вида на дроке красильном (*Genista tinctoria*) и наблюдали их питание в садке. Жуки обгрызали листовые пластинки дрока по краям

Впервые установлено, что *Cryptocephalus bipunctatus* может кормиться клевером (*Trifolium pratense*), а *C. laetus* – девясилом (*Inula*). Кормовые спектры этих двух видов включают другие семейства растений и другие роды тех же семейств (Медведев, Рогинская, 1988). Зафиксировано питание *C. virens* на губоцветных (*Salvia*). Ранее этого скрытноглава отмечали только на сложноцветных, бобовых и гераниевых. *C. schaefferi* кормится на различных древесных породах. Мы указываем для него новый род кормовых растений – вяз (*Ulmus*).

Питание листоедов из подсемейств Eumolpinae, Chrysomelinae и Galerucinae рассмотрено в табл. 2.

Известно, что околотовный листоед *Prasocuris phellandrii* кормится на зонтичных растениях из родов *Sium*, *Oenanthe*, *Cicuta* и *Berula* (Warchałowski, 1994). Имеются также указания на питание лютиковыми (*Caltha palustris*, *Ranunculus sceleratus*, *R. repens*) и губоцветными (Медведев, Рогинская, 1988). Однако эти указания носят предположительный характер и нуждаются в подтверждении (Warchałowski, 1994). Мы нашли личинок *Prasocuris phellandrii* младших возрастов на листьях *Ranunculus sceleratus* (Ranunculaceae), *Lycopus* sp. (Lamiaceae) и *Cirsium* sp. (Compositae) у берега пруда и воспитали в садке до имаго, выкармливая листьями растений, с которых были взяты личинки. Таким образом, подтверждено, что данный вид может развиваться на губоцветных и лютиковых и впервые установлена

ТРОФИЧЕСКАЯ СПЕЦИАЛИЗАЦИЯ ЖУКОВ-ЛИСТОЕДОВ

пищевая связь со сложноцветными. По характеру трофического спектра *Prasocuris phellandrii* относится к биотопическим олигофагам (Беньковский, 2011), т. е. поедает растения нескольких семейств, произрастающие в одном биотопе.

Таблица 2

Кормовые растения Eumolpinae, Chrysomelinae и Galerucinae

Жуки-листоеды	Где найдены имаго	Чем питались имаго	Где найдены личинки	Чем питались личинки
<i>Chrysochus asclepiadeus</i> (Pallas, 1776)	На л. <i>Vincetoxicum</i>	Л. <i>Vincetoxicum</i>	–	–
<i>Chrysolina limbata russiella</i> Bieńkowski et Orlova-Bienkowskaja, 2011	На л. <i>Plantago lanceolata</i>	Л. <i>Plantago lanceolata</i>	–	Л. <i>Plantago lanceolata</i> , выведены от имаго
<i>Ch. marginata</i> (Linnaeus, 1758)	В укосе	Л. <i>Achillea millefolium</i>	–	–
<i>Ch. sturmi</i> (Westhoff, 1882)	Под <i>Glechoma hederacea</i>	Л. <i>Glechoma hederacea</i>	–	–
<i>Colaphus hoeftii</i> (Ménétriés, 1832)	На л, цв. <i>Sisymbrium loeselii</i>	Л, цв. <i>Sisymbrium loeselii</i>	На л, цв. <i>Sisymbrium loeselii</i>	Л, цв. <i>Sisymbrium loeselii</i> , воспитаны до имаго
<i>Entomoscelis adonidis</i> (Pallas, 1771)	На л. <i>Adonis vernalis</i> , цв. Brassicaceae	Л. <i>Adonis vernalis</i> , цв. Brassicaceae	–	–
<i>Gastrophysa polygoni</i> (Linnaeus, 1758)	На л. <i>Polygonum aviculare</i> , л. <i>Rumex</i>	–	На л. <i>Polygonum aviculare</i> , л. <i>Rumex</i>	–
<i>Leptinotarsa decemlineata</i> (Say, 1824)	На л. <i>Hyoscyamus niger</i>	Л. <i>Hyoscyamus niger</i>	На л. <i>Hyoscyamus niger</i>	Л. <i>Hyoscyamus niger</i>
<i>Phaedon armoraciae</i> (Linnaeus, 1758)	–	–	На л. <i>Veronica beccabunga</i> , <i>V. longifolia</i>	Л. <i>Veronica beccabunga</i> , <i>V. longifolia</i> , воспитаны до имаго
<i>Prasocuris phellandrii</i> (Linnaeus, 1758)	–	–	На л. <i>Ranunculus sceleratus</i> , <i>Cirsium</i> , <i>Lycopus</i>	Л. <i>Ranunculus sceleratus</i> , <i>Cirsium</i> , <i>Lycopus</i> , воспитаны до имаго
<i>Galeruca pomonae</i> (Scopoli, 1763)	–	–	На л. <i>Arctium</i> , <i>Salvia</i> .	Л. <i>Arctium</i> , <i>Salvia</i> , воспитаны до имаго
<i>Galerucella aquatica</i> (Fourcroy, 1785)	На л. <i>Rumex</i>	Л. <i>Rumex</i>	–	–
<i>G. calmariensis</i> (Linnaeus 1767)	На л. <i>Lythrum salicaria</i>	Л. <i>Lythrum salicaria</i>	На л. <i>Lythrum salicaria</i>	Л. <i>Lythrum salicaria</i> , воспитаны до имаго
<i>G. lineola</i> (Fabricius, 1781)	На л. <i>Salix</i>	–	На л. <i>Salix</i>	–
<i>G. luteola</i> (Müller, 1766)	На л. <i>Ulmus pumila</i>	Л. <i>Ulmus pumila</i>	На л. <i>Ulmus pumila</i>	Л. <i>Ulmus pumila</i> , воспитаны до имаго
<i>G. pusilla</i> (Duftschmid, 1825)	На л. <i>Epilobium</i>	Л. <i>Epilobium</i>	–	–
<i>Pyrrhalta viburni</i> (Paykull, 1799)	–	–	На л. <i>Viburnum opulus</i>	–

Ранее считалось, что *Galerucella pusilla* – монофаг, строго приуроченный к роду дербенник (*Lythrum*, семейство дербенниковые). По нашим данным, имаго этого вида поедают также кипрей (*Epilobium*, семейство кипрейные).

Имаго недавно описанного нами (Беньковский, Орлова-Беньковская, 2011) подвида листоеда окаймленного *Chrysolina limbata russiella* кормятся на подорожнике ланцетном (*Plantago lanceolata*). Жуки были собраны на этом растении и длительное время питались в садке его листьями. Из отложенных в садке яиц вывелись личинки, которые тоже питались подорожником.

По литературным данным, *Chrysolina sturmi* питается на губоцветных: *Glechoma hederacea* и *Mentha longifolia* (Бровдий, 1977; Warchałowski, 1993). По нашим наблюдениям в природе, подтвержденным опытами в садках, проведенными в Белгородской обл., Липецкой обл. и Мордовии, *Ch. sturmi* питается на *Glechoma hederacea* (Беньковский, Орлова-Беньковская, 2009). В Хвалынском районе Саратовской области мы собрали имаго в подстилке под *G. hederacea* и наблюдали питание в садке. Жуки обгрызали листья с краев.

Entomoscelis adonidis кормится на лютиковых из рода *Adonis* и на различных крестоцветных (Лопатин, 2010). Питание адонисом отмечали в одних областях (юге лесной зоны, лесостепная зона европейской части России, горы Средней Азии), а питание крестоцветными – в других (Астраханская область, Калмыкия, равнины Средней Азии). В национальном парке «Хвалынский» мы обнаружили жуков *Entomoscelis adonidis* как на *Adonis*, так и на крестоцветных и содержали их в садках на этом же корме. Данный пример показывает, как дизъюнктивная олигофагия, т. е. питание на нескольких неродственных друг другу растениях (Медведев, Рогинская, 1988), позволяет виду существовать в областях с разной флорой.

Известно, что *Colaphus hoeftii* кормится различными крестоцветными (Беньковский, 2011), однако в списке его кормовых растений до сих пор не был упомянут гулявник (*Sisymbrium*). Мы собирали имаго и личинок *Colaphus hoeftii* на *Sisymbrium* в природе и выкармливали их в садке. Личинки были воспитаны до имаго.

У земляных блошек (Alticinae) кормовая специализация изучена хуже, чем у других листоедов, потому что мелкие размеры этих жуков затрудняют наблюдения. Нами установлены новые роды кормовых растений для имаго трех видов земляных блошек (табл. 3).

Таблица 3

Кормовые растения Alticinae

Жуки-листоеды	Где найдены имаго	Чем питались имаго	Где найдены личинки	Чем питались личинки
1	2	3	4	5
<i>Altica brevicollis</i> Foudras, 1860	На л. <i>Corylus avellana</i>	Л. <i>Corylus avellana</i>	На л. <i>Corylus avellana</i>	Л. <i>Corylus avellana</i> , воспитаны до имаго
<i>A. lythri</i> Aubé, 1843	На л. <i>Epilobium</i>	Л. <i>Epilobium</i>	На л. <i>Epilobium</i>	Л. <i>Epilobium</i>
<i>Aphthona czwalinae</i> Weise, 1888	В укосе	Л. <i>Euphorbia</i>	–	–
<i>A. nigriscutis</i> Foudras, 1860	В укосе	Обертка соцветия <i>Euphorbia glareosa</i>	–	–
<i>Chaetocnema breviscula</i> (Faldermann, 1837)	На л. <i>Chenopodium</i>	Л. <i>Chenopodium</i>	–	–

1	2	3	4	5
<i>Derocrepis rufipes</i> (Linnaeus, 1758)	На л. <i>Trifolium pratense</i>	Л. <i>Trifolium pratense</i>	–	–
<i>Epitrix pubescens</i> (Koch, 1803)	На л. <i>Solanum dulcamara</i>	Л. <i>Solanum dulcamara</i>	–	–
<i>Longitarsus anchusae</i> (Paykull, 1799)	На л. <i>Cynoglossum officinale</i>	Л. <i>Cynoglossum officinale</i>	–	–
<i>L. lycopi</i> (Foudras, 1860)	На л. <i>Glechoma hederacea</i>	Л. <i>Glechoma hederacea</i>	–	–
<i>L. nigrofasciatus</i> (Goeze, 1777)	На л. <i>Scrophularia nodosa</i>	Л. <i>Scrophularia nodosa</i>	–	–
<i>L. oblitteratus</i> (Rosenhauer, 1847)	На л. <i>Salvia verticillata</i> , <i>S. nemorosa</i>	Л. <i>Salvia verticillata</i> , <i>S. nemorosa</i>	–	–
<i>L. pellucidus</i> (Foudras, 1860)	На л. <i>Convolvulus arvensis</i>	Л. <i>Convolvulus arvensis</i>	–	–
<i>Phyllotreta procera</i> (L. Redtenbacher, 1849)	На л. <i>Reseda lutea</i>	Л. <i>Reseda lutea</i>	–	–
<i>Podagrica menetriesi</i> (Faldermann, 1837)	На л. <i>Althaea officinalis</i>	Л. <i>Althaea officinalis</i>	–	–
<i>Psylliodes affinis</i> (Paykull, 1799)	На л. <i>Solanum dulcamara</i>	Л. <i>Solanum dulcamara</i>	–	–
<i>P. attenuatus</i> (Koch, 1803)	На л. <i>Cannabis sativa</i> , <i>Humulus lupulus</i>	Л. <i>Cannabis sativa</i> , <i>Humulus lupulus</i>	–	–
<i>P. dulcamarae</i> (Koch, 1803)	На л. <i>Solanum dulcamara</i>	Л. <i>Solanum dulcamara</i>	–	–
<i>P. reitteri</i> Weise, 1888	На л. <i>Phalaroides arundinacea</i>	Л. <i>Phalaroides arundinacea</i>	–	–

Впервые показано, что *Psylliodes reitteri* кормится на листьях *Phalaroides arundinacea* (злаки), *Derocrepis rufipes* – на листьях *Trifolium pratense* (бобовые), *Longitarsus lycopi* – на листьях *Glechoma hederacea* (губоцветные). Для первого вида ранее не было достоверно установлено ни одного кормового растения. Для второго и третьего в качестве кормовых отмечены травы из других родов бобовых и губоцветных соответственно.

Наблюдения за питанием Cassidinae перечислены в табл. 4.

Таблица 4

Кормовые растения Cassidinae

Жуки-листоеды	Где найдены имаго	Чем питались имаго	Где найдены личинки	Чем питались личинки
<i>Cassida nebulosa</i> Linnaeus, 1758	В укосе	Л. <i>Chenopodium</i>	–	–
<i>C. nobilis</i> Linnaeus, 1758	В укосе	Л. <i>Atriplex</i>	–	–
<i>Cassida panzeri</i> Weise, 1907	В укосе	Л. <i>Lactuca tatarica</i>	На л. <i>Lactuca tatarica</i>	Л. <i>Lactuca tatarica</i> , воспитаны до имаго
<i>C. rubiginosa</i> Müller, 1776	На л. <i>Carduus</i>	Л. <i>Carduus</i>	На л. <i>Carduus</i>	Л. <i>Carduus</i> , воспитаны до имаго
<i>C. vibex</i> Linnaeus, 1767	На л. <i>Cirsium</i>	Л. <i>Centaurea</i>	На л. <i>Centaurea</i>	Л. <i>Centaurea</i> , воспитаны до имаго
<i>C. viridis</i> Linnaeus, 1758	На л. <i>Lycopus</i>	–	На л. <i>Lycopus</i>	–
<i>Hypocassida subferruginea</i> (Schränk, 1776)	На л. <i>Convolvulus</i>	Л. <i>Convolvulus</i>	На л. <i>Convolvulus</i>	Л. <i>Convolvulus</i> , воспитаны до имаго

Cassida panzeri кормится разными сложноцветными. Опыты Борди (Bordy, 1994) показали, что личинки этой щитоноски поедают *Scorzonera humilis* и *Tragopogon pratensis*. Нами впервые установлено, что имаго и личинки *Cassida panzeri* могут питаться на латуке (*Lactuca tatarica*).

Пример исследования кормовых растений листоедов Хвалынского Приволжья показывает, что даже для обычных видов европейской России могут быть выявлены неизвестные ранее кормовые растения, и что анализ трофической специализации этих фитофагов – перспективное направление исследований.

Авторы выражают искреннюю признательность директору НП «Хвалынский» В. А. Савинову за возможность провести исследование в национальном парке, всем сотрудникам НП за помощь в работе, Г. С. Малышевой, Г. Ф. Сулеймановой и Л. А. Серовой за помощь в определении растений.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Беньковский А. О. Определитель жуков-листоедов (Coleoptera Chrysomelidae) европейской части России и европейских стран ближнего зарубежья. М. : Техполиграфцентр, 1999. 204 с.

Беньковский А. О. Жуки-листоеды европейской части России. Saarbrücken : Lambert Academic Publishing, 2011. 534 с.

Беньковский А. О., Орлова-Беньковская М. Я. Дополнение к фауне жуков-листоедов (Coleoptera, Chrysomelidae) Мордовии // Вестн. Мордовск. ун-та. Сер. Биол. науки. 2009. № 1. С. 157 – 163.

Беньковский А. О., Орлова-Беньковская М. Я. Подвиды *Chrysolina limbata* (Coleoptera, Chrysomelidae) // Зоол. журн. 2011. Т. 90, № 5. С. 1 – 17.

Бровдий В. М. Жуки-листоеды хризомелины. Фауна Украины. 19. Жуки. 16. Киев : Наук. думка, 1977. 385 с.

Губанов И. А., Киселева К. В., Новиков В. С., Тихомиров В. Н. Определитель сосудистых растений. М. : Изд-во МГУ, 1992. 400 с.

Зайцев Ю. М., Медведев Л. Н. Личинки жуков-листоедов России. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2009. 246 с.

Лопатин И. К. Жуки-листоеды (Insecta, Coleoptera, Chrysomelidae) Центральной Азии. Минск : Изд-во БГУ, 2010. 511 с.

Медведев Л. Н., Розинская Е. Я. Каталог кормовых растений листоедов СССР. М.: ПЭМ ВНИИИС Госстроя СССР, 1988. 192 с.

Медведев Л. Н., Шапиро Д. С. Chrysomelidae – листоеды // Определитель насекомых европейской части СССР : в 5 т. Т. 2. Жесткокрылые и Веерокрылые. М. ; Л. : Наука, 1965. С. 419 – 474.

Оглоблин Д. А., Медведев Л.Н. Личинки жуков-листоедов (Coleoptera, Chrysomelidae) европейской части СССР // Определители по фауне СССР. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1971. Т. 106. 123 с.

Павлюшин В. А., Вилкова Н. А., Новожилов К. В., Сухорученко Г. И. Насекомые-вредители культурных растений в трансформации агроэкосистем // Материалы XIV съезда Рус. энтомол. о-ва / Зоол. ин-т РАН. СПб., 2012. С. 332 – 333.

Bieńkowski A. O. Leaf-beetles (Coleoptera : Chrysomelidae) of the Eastern Europe. New key to subfamilies, genera, and species. Moscow : Mikron-print Publ., 2004. 278 p.

Bordy B. Sur la biologie de *Cassida panzeri* Weise, 1907 (Col. Chrysomelidae) // Bull. Soc. Ent. Moulh., Moulhouse. 1994. Vol. 4, № 6. P. 41 – 44.

ТРОФИЧЕСКАЯ СПЕЦИАЛИЗАЦИЯ ЖУКОВ-ЛИСТОЕДОВ

Hsiao T. H. Host plant adaptations among populations of the Colorado potato beetle // Entomologia Experimentalis et Applicata. 1978. Vol. 24. P. 237 – 247.

Kangas E., Rutanen I. Identification of females of the Finnish species of *Altica* Müller (Coleoptera, Chrysomelidae) // Entomol Fennica. 1993. Vol. 4. P. 115 – 129.

Konstantinov A. S. Revision of the Palearctic species of *Aphthona* Chevrolat and cladistic classification of the Aphthonini (Coleoptera : Chrysomelidae : Alticinae) // Memoirs on Entomology, International. Gainesville : Associated Publishers, 1998. Vol. 11. 429 p.

Konstantinov A. S., Vandenberg N. J. Handbook of Palearctic Flea Beetles (Coleoptera : Chrysomelidae : Alticinae) // Contributions on Entomology, International. 1996. Vol. 1, № 3. P. 233 – 439.

Warchalowski A. Chrysomelidae. Stonkowate (Insecta: Coleoptera). 3 // Fauna Polski. Warszawa : Dział Wydawnictw MiZ PAN, 1993. Vol. 15. 279 p.

Warchalowski A. Chrysomelidae. Stonkowate (Insecta: Coleoptera). 4 // Fauna Polski. Warszawa : Dział Wydawnictw MiZ PAN, 1994. Vol. 16. 302 p.

Warchalowski A. Chrysomelidae. The leaf-beetles of Europe and the Mediterranean area. Warszawa : Natura optima dux Foundation, 2003. 600 p.

**СТРУКТУРА ПАТОСИСТЕМЫ «ДУБ ЧЕРЕШЧАТЫЙ
(*QUERCUS ROBUR* L., FAGACEAE, MAGNOLIÓPSIDA) –
ПЕЧЕНОЧНИЦА ОБЫКНОВЕННАЯ
(*FISTULINA HEPATICA* (SCHAEFF.) WITH.,
FISTULINACEAE, AGARICOMYCETES)»
В ПОРОСЛЕВЫХ ДУБРАВАХ БЕЛГОРОДСКОЙ ОБЛАСТИ**

А. В. Дунаев, Е. Н. Дунаева, С. В. Калугина

Белгородский государственный университет

Россия, 308015, Белгород, Победы, 85

E-mail: kiryushenko@bsu.edu.ru

Поступила в редакцию 29.07.12 г.

Структура патосистемы «Дуб черешчатый (*Quercus robur* L., Fagaceae, Magnoliópsida) – печеночница обыкновенная (*Fistulina hepatica* (Schaeff.) With., Fistulinaceae, Agaricomycetes)» в порослевых дубравах Белгородской области. – Дунаев А. В., Дунаева Е. Н., Калугина С. В. – Анализируется структура патосистемы «дуб черешчатый – печеночница обыкновенная» в дубовых древостоях порослевых дубрав Белгородской области (южная лесостепь).

Ключевые слова: дуб черешчатый, печеночница обыкновенная, структура патосистемы, структурные состояния.

«English oak (*Quercus robur* L., Fagaceae, Magnoliópsida) – beefsteak fungus (*Fistulina hepatica* (Schaeff.) With., Fistulinaceae, Agaricomycetes)» pathosystem structure in sprout oak forests of the Belgorod region. – Dunaev A. V., Dunaeva E. N., and Kalugina S. V. – The paper analyzes the structure of the «English oak – beefsteak fungus» pathosystem in oak stands of sprout oak forests in the Belgorod region (the southern forest-steppe).

Key words: English oak, beefsteak fungus, pathosystem structure, structural conditions.

ВВЕДЕНИЕ

Печеночница обыкновенная (*Fistulina hepatica* (Schaeff.) With., 1801), семейство *Fistulinaceae*, порядок *Agaricales*, класс *Agaricomycetes*, отдел *Basidiomycota* (Index Fungorum, 2012) – полупаразит и монотроф на дубе черешчатом (*Quercus robur* Linnaeus, 1753) в дубравах южной лесостепи. Вызывает бурую ядровую гниль комля и нижней части ствола. Печеночница способна развиваться как на живых деревьях дуба, так и на дубовых пнях. К настоящему времени изучение этого патогенного вида дереворазрушающих грибов ограничивается оценкой его распространенности в дубовых древостоях лесостепных дубрав (Царалунга, 2005; Калугина, 2006; Фурменкова, 2009; Дунаев и др., 2010, 2012), а также констатацией того, что в порослевых дубравах широкое распространение имеют комлевые гнили, легко диагностируемые по комлевым дуплам (Царалунга, 2005; Калугина, 2006), одним, но не единственным, из возбудителей которых является печеночница. Особенности же распределения и приуроченности этого патогена остаются без внимания.

СТРУКТУРА ПАТОСИСТЕМЫ

Авторы статьи рассматривают состояние популяции печеночницы как паразитического организма в неразрывной связи с состоянием популяции дуба как растения хозяина, т. е. во взаимоотношении «паразит – хозяин». Взаимоотношения подобного рода представляют собой частный случай экосистемы элементарного уровня и рассматриваются как патосистемы (Robinson, 1976).

Патосистема «дуб черешчатый – печеночница обыкновенная» в порослевых дубравах представляет собой антропогенно трансформированную природную патосистему (Дунаев и др., 2012), для которой характерны свои структурные особенности.

Исследованию структуры патосистемы «дуб черешчатый *Q. robur* – печеночница обыкновенная *F. hepatica*» (далее сокращенно «дуб – ПО») и посвящена настоящая работа. Целью работы являлось выявление особенностей распределения популяции *F. hepatica* в популяции *Q. robur* в зависимости от санитарного состояния последнего в порослевых дубравах Белгородской области. В соответствии с поставленной целью ставились и решались следующие основные задачи: 1) выявить подсистемы и элементы патосистемы «дуб – ПО»; 2) рассмотреть причинно-следственные связи по схеме «внешний фактор – распространение печеночницы»; 3) выделить возможные структурные состояния патосистемы «дуб – ПО».

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объектом исследований являлась патосистема «дуб – ПО». Полевые исследования проводились в 2010 – 2011 гг. в порослевых дубовых древостоях 70 – 100-летнего возраста, расположенных в дубравах Белгородского и Шебекинского районов Белгородской области (южная лесостепь). Отметим, что древостои, в которых проводились исследования, представляют собой типичные лесорастительные участки в дубравах, где они располагаются. Ниже приводится описание обследованных древостоев.

I. Урочище «Дубовое» (Белгородский лесхоз, Белгородское лесничество). Состав древостоя: 10Д+Кло+Лпм. Возраст (лет), средний диаметр (см), полнота, бонитет: 90; 28.2; 0.5 – 0.6; II. Урочище «Коровино» (Шебекинский, Архангельское). 5Д5Ясо+Кло+Лпм. 90; 29.0; 0.5 – 0.6; II. Лес «Шебекинская дача» (Шебекинский, Шебекинское). 8Д1Лпм1Кло+Ясо. 90 – 95; 29.0; 0.5 – 0.6; I – II. Дубрава «Архиерейская роща» (Белгородский, Белгородское). 10Д+Кло+Лпм. 70 – 80; 28.9; 0.5 – 0.6; II. Урочище «Рог» (Шебекинский, Шебекинское). 10Д+Кло+Лпм. 70 – 80; 28.2; 0.5 – 0.6; II – III. «Безлюдовский лес» (Шебекинский, Шебекинское). 10Д. 85; 27.4; 0.5 – 0.6; II – III. Лес «Дубовое», урочище «Коровино», лес «Шебекинская дача» относятся к типу нагорных дубрав (тип лесорастительных условий D_2); дубрава «Архиерейская роща» и урочище «Рог» – к типу байрачных дубрав (тип лесорастительных условий E_2); дубрава «Безлюдовский лес» является надпойменно-террасовой дубравой (тип лесорастительных условий C_2).

Полевые обследования проводились согласно методике лесопатологических и фитопатологических исследований (Журавлев, 1962; Мозолевская и др., 1984; Шевченко, Цилюрик, 1986), а также с учётом общих рекомендаций по планированию наблюдений с целью изучения структурно-функциональных особенностей

биосистем (Методы математической биологии, 1980). Отметим, что обследования древостоев проводились в период плодоношения печеночницы, и пораженность деревьев дуба ею определялась по наличию плодовых тел.

Камеральная обработка данных полевых исследований проводилась с применением методов анализа биосистем (Методы математической биологии, 1980), аналитических методов сравнительной экологии (Одум, 1975) и вариационной статистики (Лакин, 1990).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Патосистема «дуб – ПО» – специфическая экосистема надпопуляционного уровня, являющаяся структурной частью экосистемы уровня биогеоценоза лесостепной дубравы. Концептуальная граница этой патосистемы проходит по точкам, где есть дуб и есть печеночница. Структурно патосистема включает ту часть популяции дуба как растения хозяина, которая представлена живыми деревьями, подверженными поражению, уже пораженными или не пораженными, но находящимися в инфекционном окружении и представляющимися потенциальными хозяевами. В популяции дуба, входящей в патосистему, могут встречаться и другие доразрушающие базидиомицеты (серно-желтый трутовик, ложный дубовый трутовик, опенок осенний), т. е. отдельные деревья могут быть поражены одновременно печеночницей и серно-желтым трутовиком, печеночницей и ложным дубовым трутовиком, печеночницей и опенком осенним. Внутренними факторами для патосистемы «дуб – ПО» являются, с одной стороны, устойчивость дуба, с другой – паразитические возможности печеночницы.

Внешней по отношению к этой патосистеме является та часть популяции дуба, которая не поражена печеночницей и потенциально заражение ею не может осуществиться. Причем, в этой, внешней по отношению к патосистеме «дуб – ПО», популяции дуба, могут быть распространены, кроме печеночницы, и другие доразрушающие базидиомицеты. Внешними факторами по отношению к патосистеме являются факторы, влияющие на состояние патосистемы. Среди них можно назвать антропогенное влияние (лесохозяйственная деятельность), структуру, состав, полноту дубового древостоя, ослабляющее действие массовых видов паразитических насекомых, лесорастительные условия. А также абиотические факторы, например, действие низких отрицательных температур, приводящее к образованию морозных трещин – «ворот инфекции». Антропогенное влияние представляется наиболее важным, так как оно изменяет структуру, состав, полноту древесного фитоценоза, а также может инициировать вспышки массового размножения листогрызущих насекомых и распространение опенка осеннего.

В соответствии с целью и задачами нашего исследования необходимо выделить структурные элементы патосистемы – подсистемы и элементы – непосредственный объект анализа ее структуры. Как известно (Robinson, 1976), подсистемами патосистемы являются взаимодействующие субпопуляции хозяина (патодем) и паразита (патотип). При этом в патодеме все особи проявляют сходный тип устойчивости, а в соответствующем патотипе – сходный тип паразитической способности. Так как нет оснований считать (Robinson, 1976), что в природной (или близкой

СТРУКТУРА ПАТОСИСТЕМЫ

к природной) патосистеме существуют взаимодействия типа «ген на ген» или дифференцированные отношения, то наиболее важным критерием выделения подсистем природной (или близкой к природной) патосистемы является характер осуществления контакта между хозяином и паразитом. Последнее выражается в особенностях проникновения и развития паразита в связи с особенностями развития хозяина.

На основании вышесказанного, прежде чем выделять структурные единицы патосистемы «дуб – ПО», следует рассмотреть биоэкологические особенности взаимосвязанных между собой дуба как растения-хозяина и печеночницы как паразитического организма в современных дубравных экосистемах лесостепи. Это поможет выделить как подсистемы, так и элементы низшего иерархического уровня, а также возможные структурные состояния патосистемы.

Популяция дуба *Q. robur* в исследуемых дубравах представлена в основном деревьями неоднократного порослевого возобновления от пня, ослабленными физиологически; значительная часть деревьев образует клоновые био группы (Дунаев и др., 2012). Печеночница *F. hepatica* – обычный консорт дуба в лесостепных дубравах, встречается только на дубе, т. е. является монотрофом. Вызывает бурую ядровую гниль комля и нижней части ствола, гниль также может заходить в корни. Печеночница способна развиваться как на живых деревьях дуба, так и на дубовых пнях. Ее справедливо относят к группе факультативных сапротрофов) (Харченко, 2003; Дунаев, 2009).

Заражение дуба происходит посредством базидиоспор (половое размножение), через морозные трещины, механические обдиры коры, раковые и другие, помимо морозных, трещины в коре (далее по тексту – трещины) в нижней части ствола, а также грибницей (вегетативное размножение), развивающейся в материнских пнях и пнях, оставшихся от сросшихся стволов. Последний путь заражения характерен для порослевых дубрав. А таких дубрав большинство в южной лесостепи (Белгородская, Воронежская, Харьковская области).

Фруктовые тела печеночницы обычно формируются в трещинах коры ствола и комля, в местах морозных трещин, механических обдигов коры и в комлевых и комлево-гнездовых дуплах (Дунаев и др., 2012).

Учитывая вышеизложенное, в границах существования патосистемы «дуб – ПО» выделяем три подсистемы по вероятному способу заражения хозяина. Первая подсистема может быть представлена той частью ценопопуляции дуба и взаимодействующей с ней субпопуляцией печеночницы, где заражение осуществляется только посредством вегетативного мицелия патогена, развивающегося в ядровой части древесины материнского пня или пня от сросшегося дерева. Вторая подсистема может быть представлена той частью патосистемы, где первичный контакт паразита и хозяина и последующее заражение осуществляются только базидиоспорами паразита, а воротами инфекции служат различные повреждения коры в нижней части ствола. Третья – той частью патосистемы, в которой заражение может осуществляться как мицелием, так и базидиоспорами патогена.

В границах рассмотренных подсистем могут существовать разные способы контакта между паразитом и хозяином (разные ворота инфекции). В результате

взаимодействия деревьев дуба, имеющих те или иные габитуальные особенности, предрасполагающие к заражению, и печеночницы с ее особенностями развития и распространения, в древостоях встречаются группы деревьев с характерными сочетаниями внешних признаков и явного поражения печеночницей. Так, при детальном обследовании древостоев разных дубрав нами было отмечено, что явному поражению деревьев дуба печеночницей сопутствуют, как правило, известные пороки их развития – фауты – среди которых уже перечисленные трещины, обдиры коры и комлевые дупла. Эти пороки могут являться как «воротами проникновения» для печеночницы, так и следствием ее дереворазрушающей активности (комлевые дупла, застарелые морозные трещины с признаками гнили). Иными словами, они сопровождают поражение дуба печеночницей.

В процессе полевых исследований авторы статьи не только учитывали явно пораженные деревья (с плодовыми телами печеночницы), но и описывали состояние комлево-стволовой части как явно пораженных, так и непораженных деревьев. Это позволило выделить группы деревьев пораженных и непораженных в связи с особенностями их санитарного состояния. Такие группы деревьев выступают элементами рассматриваемой нами патосистемы.

На основании данных полевых обследований дубовых древостоев в 2010 – 2011 гг. выделены следующие группы (категории) деревьев: 1) деревья с комлевыми дуплами; 2) деревья с морозными трещинами; 3) деревья с трещинами коры; 4) деревья с обдирами коры; 5) деревья, имеющие и комлевые дупла и морозные трещины; 6) деревья, имеющие и комлевые дупла и трещины коры. Деревья 1 – 4-й категорий были выделены как при детальном, так и рекогносцировочном обследовании, деревья 5 – 6-й категорий – при рекогносцировочном обследовании. Следует обратить внимание, что в каждой из перечисленных категорий встречаются как явно пораженные, так и не пораженные деревья дуба, но именно в этих группах деревьев, выделенных нами в процессе детальном и рекогносцировочном обследовании дубовых древостоев разных дубрав, только и встречаются деревья с плодовыми телами печеночницы. Эти равнозначные в иерархическом отношении категории деревьев и являются элементами исследуемой патосистемы «дуб – ПО». В границах первой подсистемы следует, очевидно, рассматривать 1-ю категорию деревьев. Деревья 2 – 4-й категорий являются элементами второй подсистемы. Деревья 5-й и 6-й категорий – элементами третьей выделенной нами подсистемы патосистемы «дуб – ПО».

Такие фауты, как комлевое дупло или морозная трещина – являются результатом первичного влияния внешних по отношению к патосистеме факторов. Так, комлевые дупла у деревьев дуба в порослевых дубравах в значительной мере обусловлены лесохозяйственной деятельностью человека (Дунаев и др., 2012). Морозные трещины – местоположением и сниженной полнотой древостоев (Рожков, Козак, 1989). Застарелые обдиры коры в комлевой части перестойных деревьев – также результат лесохозяйственной деятельности человека (Рожков, Козак, 1989).

Фауты, сопровождающие поражения дуба печеночницей, хотя и являются в общем случае следствием совместной «работы» внешних (антропогенных, абиотических) и внутренних (биоэкологические особенности развития и распространения

СТРУКТУРА ПАТОСИСТЕМЫ

печеночницы, генетическая неоднородность популяции дуба) факторов, могут выступать маркерами первичного влияния внешних факторов, т. е. независимыми величинами внутри патосистемы. В самом деле, образованию комлевого дупла предшествует или наличие пня материнского дерева (комлево-гнездовое дупло) или пень от сросшегося дерева (собственно комлевое дупло), а в некоторых случаях – давнишняя комлевая морозная трещина. Образованию морозной трещины или обдира коры с признаками гнили – свежая морозная трещина или обдир коры соответственно. Образованию всякого рода трещин коры (помимо морозных) – абиотические и биотические факторы (кроме печеночницы).

Таким образом, фауты являются посредниками между внешними факторами и распространенностью печеночницы, и величина их встречаемости в древостоях может характеризовать интенсивность влияния внешних факторов и опосредованно характеризовать взаимосвязь между распространенностью печеночницы и влиянием внешних факторов. В зависимости от природы и относительной интенсивности действия того или иного внешнего фактора, предрасполагающего к распространению печеночницы, в древостоях складывается то или иное структурное состояние патосистемы «дуб – ПО».

Так как структура любой системы в конечном итоге представлена ее элементами, то их состояние и взаимоотношение характеризуют то или иное структурное состояние системы. Измеренные параметры состояния отдельных элементов являются теми значениями выходных величин, сочетание которых описывает состояние системы в данный момент времени (Методы математической биологии, 1980). Патосистема «дуб – ПО», как показано ранее, может быть представлена фаутными категориями деревьев дуба, пораженных и не пораженных печеночницей. При этом выходные величины, описывающие состояния этих элементов, могут быть измерены как процентные доли деревьев разных категорий, взятые от общего числа обследованных живых деревьев дуба.

В результате аналитической обработки эмпирического материала, полученного в ходе полевых обследований, выделено 4 структурных состояния патосистемы. Для первого выделенного нами структурного состояния патосистемы характерна приуроченность печеночницы к деревьям дуба с комлевыми дуплами. Например, в 2011 г. в дубовом древостое урочища «Дубовое» (см. «Объекты и методика») было обследовано 202 живых дерева дуба. На 10 деревьях (что составляет: $(10/202) \times 100\% = 5.0\%$) были обнаружены плодовые тела печеночницы. На 9 деревьях плодовые тела были обнаружены в комлевых дуплах (4.5%) (табл. 1), кроме комлевых дупел других фаутов эти деревья не имели. На одном дереве (0.5%) (см. табл. 1) – в раковой трещине в развилке двойчатки, других фаутов и это дерево не имело. При этом только с комлевыми дуплами всего было отмечено 65 деревьев (32.2%) (см. табл. 1), с комлевыми дуплами и морозными трещинами – 7 деревьев (3.5%), с комлевыми дуплами и трещинами – 3 (1.5%), только с морозными трещинами – 1 (0.5%), только с трещинами коры – 3 (1.5%). С обдирами коры деревьев дуба не отмечено (0%) (см. табл. 1).

Для обследованного древостоя дубравы «Дубовое» (см. табл. 1) основным фаутом, сопровождающим появление печеночницы, является комлевое дупло.

Можно показать, что для данного древостоя такая сопряженность не случайна. В табл. 2 представлены необходимые данные для анализа приуроченности печеночницы к деревьям дуба в опытном древостое дубравы «Дубовое».

Таблица 1

Категории деревьев*, имеющих те или иные фауны и пораженных и не пораженных печеночницей, в дубовом древостое дубравы «Дубовое», %

Деревья дуба	Пороки развития					
	дупло комлевое	морозная трещина	трещина коры	обдир коры	дупло комлевое + трещина коры	дупло комлевое + морозная трещина
Пораженные печеночницей	4.5	0.0	0.5	0.0	0.0	0.0
Не пораженные печеночницей	32.2	0.5	1.5	0.0	1.5	3.5

* В процентах от общего числа обследованных деревьев.

Отметим, что ожидаемая величина встречаемости (см. табл. 2) определялась, исходя из предположения, что какая-либо сопряженная связь между особенностями пороков развития и приуроченностью печеночницы отсутствует. Значения таких ожидаемых величин были получены в результате применения метода пропорционального деления. Так, например, по древостою урочища «Дубовое» всего было обследовано 202 живых дерева дуба, из них – 65 имели комлевые дупла, 137 – не имели (см. табл. 2). Всего было обнаружено 10 деревьев с плодовыми телами печеночницы. Считая распределение печеночницы случайным, получаем число ожидаемых встреч печеночницы в той части древостоя, которая представлена деревьями только с комлевыми дуплами: $(65/202) \times 10 = 3.2$ (см. табл. 2). Аналогично получаем число ожидаемых встреч печеночницы в той части обследованного древостоя, которая представлена остальными деревьями: $(137/202) \times 10 = 6.8$ (см. табл. 2).

Таблица 2

Встречаемость печеночницы на деревьях разных категорий в дубовом древостое дубравы «Дубовое»

Категория деревьев	Только с комлевыми дуплами	Остальные
Количество деревьев, шт.	65	137
Число деревьев с плодовыми телами печеночницы <i>наблюдаемое</i> , шт.	9	1
Число деревьев с плодовыми телами печеночницы <i>ожидаемое</i> , шт.	3.2	6.8

Вычислив таким образом ожидаемые числа деревьев с плодовыми телами печеночницы в каждой категории деревьев дуба, можно сравнить их с наблюдаемым распределением с помощью критерия χ^2 (хи-квадрат) (Лакин, 1990) и установить случайность или неслучайность приуроченности печеночницы к той или иной категории деревьев. Как известно, критерий χ^2 представляет собой сумму квадратов отклонений наблюдаемых частот от ожидаемых, отнесенную к ожидаемым частотам. Таким образом получаем фактическую величину $\chi_{ф}^2$, которую нужно сравнить с ее критическим значением $\chi_{ст}^2$. Так, для вышерассмотренного случая (см. табл. 2) $\chi_{ф}^2 = 15.4$. Это значение выше $\chi_{ст}^2 = 3.84$ (Лакин, 1990) для 5%-ного уровня значи-

СТРУКТУРА ПАТОСИСТЕМЫ

мости и числа степеней свободы $k = 2-1$, что свидетельствует в пользу не случайной приуроченности печеночницы к деревьям, имеющим комлевое дупло.

Подобная картина наблюдается и в обследованном дубовом древостое урочища «Рог» (см. «Объекты и методика»). Следует отметить, что из всех обследованных древостоев именно в древостоях урочищ «Дубовое» и «Рог» распространенность печеночницы наиболее высока: 5.0 (см. табл. 1) и 4.4% соответственно. В этих же древостоях наиболее часто встречаются деревья с комлевыми дуплами, пораженные и не пораженные печеночницей: 36.7 (см. табл. 1) и 31.5% соответственно. Можно предположить, что вышеописанное структурное состояние патосистемы характерно для приспевающих и спелых порослевых дубрав, где основным фактором формирования дубового древостоя является лесохозяйственная деятельность человека (сплошные и групповые рубки). В таких древостоях всегда высока доля деревьев, имеющих комлевые дупла, заметная часть которых, по сути, является результатом дереворазрушающей деятельности печеночницы. В одном случае, развиваясь на материнском пне, патоген способен поражать дочерние деревья, в другом, развиваясь на пне от срубленного сросшегося ствола, способен поражать живой ствол.

Для второго выделенного нами структурного состояния патосистемы «дуб – ПО» характерна преимущественная приуроченность печеночницы к деревьям с морозными трещинами. Так, в лесу «Шебекинская дача» было обследовано 200 живых деревьев дуба (табл. 3). На 5 деревьях (2.5%) были обнаружены плодовые тела печеночницы: 2 – на деревьях, имеющих только морозобоины (1.0%), 1 – на дереве, имеющем только трещину коры (0.5%), 2 – на деревьях, имеющих только комлевое дупло (1.0%). При этом только с комлевыми дуплами всего было отмечено 45 деревьев (22.5%), с комлевыми дуплами и морозными трещинами – 3 дерева (1.5%), с комлевыми дуплами и трещинами – 2 (1.0%), только с морозными трещинами – 5 (2.5%), только с трещинами коры – 3 (1.5%). С обдирами коры отмечено 2 дерева дуба (1.0%).

Таблица 3

Категории деревьев*, имеющих те или иные фауты и пораженных и не пораженных печеночницей, в дубовом древостое дубравы «Шебекинская дача», %

Деревья дуба	Пороки развития					
	дупло комлевое	морозная трещина	трещина коры	обдир коры	дупло комлевое + трещина коры	дупло комлевое + морозная трещина
Пораженные печеночницей	1.0	1.0	0.5	0.0	0.0	0.0
Не пораженные печеночницей	22.5	2.5	1.5	1.0	1.0	1.5

* В процентах от общего числа обследованных деревьев.

Для этого древостоя основными фаутами, сопровождающими появление печеночницы, являются комлевое дупло и морозная трещина. Но поскольку деревья с морозными трещинами встречаются на порядок реже, то, как свидетельствует анализ с применением критерия χ^2 , именно морозная трещина является ведущим

фаутом. В табл. 4 представлены необходимые данные для анализа приуроченности печеночницы к деревьям дуба в обследованном древостое дубравы «Шебекинская дача». В этом случае $\chi_{ф}^2 = 36.8$. Это значение выше $\chi_{st}^2 = 3.84$ (Лакин, 1990) для 5%-ного уровня значимости и числа степеней свободы $k = 2-1$, что свидетельствует в пользу не случайной приуроченности печеночницы к деревьям, имеющим морозные трещины.

Таблица 4

Встречаемость печеночницы на деревьях разных категорий в дубовом древостое дубравы «Шебекинская дача»

Категория деревьев	Только с морозными трещинами	Остальные
Количество деревьев, шт.	5	195
Число деревьев с плодовыми телами печеночницы <i>наблюдаемое</i> , шт.	2	3
Число деревьев с плодовыми телами печеночницы <i>ожидаемое</i> , шт.	0.1	4.9

Приуроченность печеночницы к деревьям с морозными трещинами характерна, по-видимому, для лесорастительных участков со сниженной полнотой, где низкие отрицательные температуры оказывают значительное влияние на санитарное состояние дубовых древостоев.

Сопряженность печеночницы с деревьями, имеющими обдиры коры в нижней части ствола, является особенностью третьего выделенного нами структурного состояния патосистемы. Обдиры коры у остающихся на корню живых деревьев дуба являются результатом валки и транспортировки выбираемых стволов при выборочных рубках. Приуроченность печеночницы к таким деревьям характерна, по нашим наблюдениям, для лесорастительных участков, где преобладали выборочные рубки и сформировался выраженный первый ярус перестойного дуба. Например, в дубраве «Шебекинская дача», где на одном из таких участков был проведен беглый осмотр около 200 деревьев дуба, было обнаружено 4 плодовых тела печеночницы: на одном дереве в морозной трещине, на одном – в комлевом дупле и на двух – в местах застарелых обдиры коры. Однако статистически обосновать не случайную приуроченность печеночницы к деревьям с обдирами коры невозможно ввиду отсутствия учетных данных по численности деревьев разных категорий.

Отметим, что для обследованных древостоев дубравы «Шебекинская дача» распространенность печеночницы составляет 2.0 – 2.5%. Деревья с комлевыми дуплами встречаются здесь реже: в среднем встречаемость их составляет около 25%.

Четвертое выделенное нами структурное состояние патосистемы имеет место в древостоях, где печеночница встречается единично, но может быть приурочена к деревьям разных фауных категорий (дубравы «Безлюдовский лес», «Архиерейская роща», «Коровино»). Однако встречаемость ее слишком мала, чтобы можно было непосредственно использовать для анализа ее приуроченности метод χ^2 . В табл. 5 рассматривается подобная конфигурация патосистемы на примере обследованного древостоя дубравы «Безлюдовский лес». Такая структура, по-видимому, имеет место в тех древостоях, где в комплексе внешних факторов, влияющих на патосистему, ни один из них не оказывает выраженного действия на распространение печеночницы.

СТРУКТУРА ПАТОСИСТЕМЫ

Распространенность печеночницы во всех из трех вышеперечисленных древостоев не превышает 0.9%. Встречаемость деревьев с комлевыми дуплами колеблется в пределах 5.0 – 22.6%.

Таблица 5

Категории деревьев*, имеющих те или иные фауты и пораженных и не пораженных печеночницей, в дубовом древостое дубравы «Безлюдовский лес», %

Деревья дуба	Пороки развития					
	дупло комлевое	морозная трещина	трещина коры	обдир коры	дупло комлевое+ трещина коры	дупло комлевое+ морозная трещина
Пораженные печеночницей	0.3	0.3	0.0	0.3	0.0	0.0
Не пораженные печеночницей	11.1	1.2	1.2	0.6	0.3	0.0

* В процентах от общего числа обследованных деревьев.

Таким образом, выделены древостои с высокой, средней и низкой встречаемостью печеночницы. С высокой встречаемостью – древостои урочищ «Дубовое» и «Рог» (встречаемость печеночницы 5.0 и 4.4% соответственно). Со средней встречаемостью – древостой «Шебекинской дачи» (встречаемость печеночницы 2.0 – 2.5%). С низкой встречаемостью – древостои дубрав «Безлюдовский лес», «Коровино», «Архиерейская роща» (встречаемость печеночницы не более 0.9%) В древостоях с высокой встречаемостью печеночницы она явно приурочена к деревьям с комлевыми дуплами. В древостоях со средней встречаемостью она может быть преимущественно приурочена к деревьям с морозными трещинами или с обдирами коры, при этом она может также встречаться на деревьях с комлевыми дуплами и трещинами коры. В древостоях с низкой встречаемостью она встречается единично на деревьях разных фаутных категорий.

Заканчивая обсуждение и формулировку результатов, отметим, что приведенный выше анализ и соответствующие выводы подлежат дальнейшей проверке на более основательном эмпирическом базисе с охватом большего числа древостоев и дубрав.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

1. Патосистема «дуб черешчатый – печеночница обыкновенная» может быть представлена тремя подсистемами, выделяемыми по вероятному способу заражения хозяина. Первая – включает ту часть популяции дуба и взаимодействующую с ней субпопуляцию печеночницы, где заражение осуществляется только посредством вегетативного мицелия патогена, развивающегося в ядровой части древесины материнского пня или пня от сросшегося дерева. Вторая – включает ту часть патосистемы, где первичный контакт паразита и хозяина и последующее заражение осуществляется только базидиоспорами паразита, а воротами инфекции служат различные повреждения коры в нижней части ствола. Третья – ту часть патосистемы, в которой заражение может осуществляться как мицелием, так и базидиоспорами патогена.

2. В границах первой подсистемы как ее единственный элемент можно выделить ту часть ценопопуляции дуба и сопряженную с ней субпопуляцию печеноч-

ницы, которая представлена зараженными деревьями с комлевыми дуплами. Вторая подсистема может быть представлена тремя элементами: зараженные деревья с морозными трещинами; зараженные деревья с трещинами коры; зараженные деревья с обдирами коры. Третья подсистема может быть представлена двумя элементами: зараженные деревья, имеющие и комлевые дупла и морозные трещины; зараженные деревья, имеющие и комлевые дупла и трещины коры.

3. Для первого возможного структурного состояния патосистемы характерна приуроченность печеночницы к деревьям дуба с комлевыми дуплами. Это имеет место в приспевающих и спелых порослевых дубравах, где основным фактором формирования дубового древостоя является лесохозяйственная деятельность человека (сплошные и групповые рубки). В подобных древостоях печеночница встречается наиболее часто. Для второго структурного состояния патосистемы характерна преимущественная приуроченность печеночницы к деревьям с морозными трещинами, при этом она может также встречаться на деревьях с комлевыми дуплами и трещинами коры. Это имеет место в приспевающих и спелых древостоях, где основным внешним фактором, предопределяющим распространение печеночницы, выступали, по-видимому, низкие отрицательные температуры. Сопряженность печеночницы с деревьями, имеющим обдиры коры в комлевой части, является особенностью третьего типичного структурного состояния патосистемы. Оно характерно для лесорастительных участков, где, по-видимому, преобладали выборочные рубки и сформировался выраженный первый ярус перестойного дуба. Четвертое типичное структурное состояние имеет место в древостоях, где печеночница встречается единично, но может быть приурочена к деревьям разных фауных категорий. Это, по-видимому, имеет место в тех древостоях, где в комплексе внешних факторов, влияющих на патосистему, ни один из них не оказывал выраженного действия на распространение печеночницы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Дунаев А. В. О склонности к паразитическому образу жизни некоторых ксилотрофных базидиомицетов, входящих в консорциум дуба // Ботанические сады в 21 веке : сохранение биоразнообразия, стратегия развития и инновационные решения : материалы Междунар. науч.-практ. конф. Белгород : Политерра, 2009. С. 210 – 212.

Дунаев А. В., Дунаева Е. Н., Калугина С. В. Экотопы дуба в южной лесостепи и распространение в них наиболее опасных микопатогенов дуба // Научные ведомости Белгород. гос. ун-та. Сер. Естественные науки. 2010. № 9 (80), вып. 11. С. 18 – 24.

Дунаев А. В., Дунаева Е. Н., Калугина С. В. «Дуб черешчатый – печеночница обыкновенная» как антропогенная патосистема // Научные ведомости Белгород. гос. ун-та. Сер. Естественные науки. 2012. № 3 (122), вып. 18. С. 114 – 124.

Журавлев И. И. Диагностика болезней леса. М. : Сельхозиздат, 1962. 192 с.

Калугина С. В. Экология грибных болезней дуба и их роль в деградации порослевых дубрав Белгородской области : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Воронеж, 2006. 23 с.

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

Методы математической биологии : в 2 кн. Кн. 1. Общие методы анализа биологических систем / под ред. Н. Н. Любимова. Киев : Вища шк., 1980. 239 с.

Мир растений : в 7 т. Т. 2. Грибы / под ред. М. В. Горленко. 2-е изд., перераб. М. : Просвещение, 1991. 475 с.

СТРУКТУРА ПАТОСИСТЕМЫ

Мозолевская Е. Г., Катаев О. А., Соколова Э. С. Методы лесопатологического обследования очагов стволовых вредителей и болезней леса. М. : Лесн. пром-сть, 1984. 125 с.

Одум Ю. Основы экологии / пер. с англ. М. : Мир, 1975. 744 с.

Рожков А. А., Козак В. Т. Устойчивость лесов. М. : Агропромиздат, 1989. 239 с.

Фурменкова Е. С. Патологические признаки дуба черешчатого и их использование при санитарных рубках : дис. ... канд. с.-х. наук. Воронеж, 2009. 185 с.

Харченко А. А. Экология и биоценотическое значение дереворазрушающих грибов в порослевых дубравах (на примере Воронежской области) : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Воронеж, 2003. 24 с.

Царалунга В. В. Деградация порослевых дубрав и их реабилитация с помощью санитарных рубок : дис. ... д-ра с.-х. наук. Брянск, 2005. 393 с.

Шевченко С. В., Цилюрик А. В. Лесная фитопатология. Киев : Вища шк., 1986. 384 с.

Index Fungorum [Electronic resource] / Royal Botanic Gardens Kew. London, 2012. URL: <http://www.indexfungorum.org> (дата обращения: 25.05. 2012).

Robinson R. A. Plant Pathosystems. Berlin ; Heidelberg ; New York : Springer-Verlag, 1976. 184 p.

АККУМУЛИРУЮЩАЯ СПОСОБНОСТЬ РАСТЕНИЙ В УСЛОВИЯХ ТЕХНОГЕННОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ ПОЧВ ТЯЖЁЛЫМИ МЕТАЛЛАМИ

Т. В. Жуйкова, Э. Р. Зиннатова

*Нижегородская государственная социально-педагогическая академия
Россия, 622031, Нижний Тагил, Красногвардейская, 57/1
E-mail: hbfnt@rambler.ru*

Поступила в редакцию 16.12.12 г.

Аккумуляционная способность растений в условиях техногенного загрязнения почв тяжёлыми металлами. – Жуйкова Т. В., Зиннатова Э. Р. – Представлены результаты исследования содержания тяжёлых металлов в почве, подземных и надземных органах *Plantago major* L., *Tussilago farfara* L., *Taraxacum officinale* Wigg., *Trifolium medium* L., *Melilotus albus* M., произрастающих на фоновых и техногенно нарушенных территориях. В условиях высокого загрязнения наблюдается сближение аккумуляционных способностей исследуемых видов по сравнению с фоновыми. В градиенте увеличивающегося химического загрязнения установлено снижение значений коэффициентов накопления и перехода тяжёлых металлов, что говорит о наличии защитных механизмов, которые начинают работать в области высокого содержания токсикантов в почве. Определены пороговые концентрации химических элементов в подземных органах, при которых «запускаются» защитные механизмы, препятствующие их избыточному накоплению в надземных частях. Самые низкие пороговые концентрации, а следовательно, минимальная токсическая нагрузка на растения характерны для *T. medium*, высокие – для *P. major*.

Ключевые слова: травянистые растения, тяжёлые металлы, аккумуляционная способность, пороговые концентрации, токсическая нагрузка на растения.

Accumulating capability of plants in areas anthropogenically polluted with heavy metals. – Zhuykova T. V. and Zinnatova E. R. – The paper deals with analysis of heavy metal content in the soil, epiterranean and subterranean parts of the following plants: *Plantago major* L., *Tussilago farfara* L., *Taraxacum officinale* Wigg., *Trifolium medium* L., *Melilotus albus* M. grown in both background and anthropogenically affected areas. Convergence of the accumulating capability of these plants in a polluted environment was detected. Within the increasing chemical contamination gradient a decrease of the accumulating and transition coefficients of heavy metals in the plants was revealed. Therefore, there exist some defense mechanisms working in cases of a high rate of contamination. Our study has revealed the threshold concentrations of several chemical elements in the subterranean parts of plants, which marks the level of defense mechanism activation to prevent accumulation of heavy metals in the epiterranean parts of the plants. The lowest threshold concentration and, therefore, the minimum loading rate are characteristic of *T. medium*, while the highest threshold concentration is determined in analysis of *P. major*.

Key words: grassy plants, heavy metals, accumulating capability, threshold concentration, toxic load on plants.

ВВЕДЕНИЕ

Антропогенное воздействие является мощным экологическим фактором, по силе и разнообразию часто превосходящим естественные. Многочисленные исследования свидетельствуют о негативных последствиях загрязнения окружающей среды поллютантами техногенной природы, в том числе тяжёлыми металлами, которые

АККУМУЛИРУЮЩАЯ СПОСОБНОСТЬ РАСТЕНИЙ

проявляются на всех уровнях организации биологических систем (Воробейчик и др., 1994; Гуральчук, 1994; Серегин, Иванов, 2001; Рассеянные элементы..., 2004; Безель, 2006; Безель, Жуйкова, 2007; Жуйкова, 2009; Чукина, Борисова, 2010; Фазлиева и др., 2012; Hall, 2002). Важное значение при этом имеет изучение уровней накопления тяжёлых металлов в биоте и механизмов, позволяющих длительное время организмам, популяциям и сообществам существовать на техногенно нарушенных территориях.

Настоящее исследование посвящено изучению аккумуляции тяжёлых металлов дикорастущими видами травянистых растений, произрастающими в условиях антропогенной трансформации почв, являющейся результатом деятельности железорудной промышленности, и определению пороговых концентраций поллютантов, при которых начинают работать защитные механизмы.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проведены в период с 2009 по 2012 г. Сбор материала выполнен в окрестностях предприятий черной и цветной металлургии, основным из которых является ОАО Нижнетагильский металлургический комбинат (ОАО «НТМК», предприятие «Евраз Груп»), расположенный на Среднем Урале (Свердловская область, г. Нижний Тагил, южно-таёжная зона, 60° в. д., 58° с. ш.). В качестве приоритетных аэрогенных загрязнителей выступают тонкодисперсные пылевые частицы с содержанием ионов Cu, Ni, Pb, Cd, Zn, Cr (VI), As, Hg, SO₂, NO₂, CO₂, фенол, дигидросульфид. Суммарный ежегодный выброс от промышленных источников в конце 1990-х гг. составлял 641.3 тыс. т, с 1994 г. отмечено снижение выбросов загрязняющих веществ от стационарных источников до 200 тыс. т. В 2010 – 2011 гг. объем выбросов не превышал 108 тыс. т (О состоянии..., 2010).

В ходе исследования было определено содержание тяжёлых металлов в почве, подземных и надземных органах травянистых многолетних растений представителей различных семейств (Определитель..., 1994): сложноцветные (Asteraceae Dumort. (Compositae Giseke)) – одуванчик лекарственный (*Taraxacum officinale* Wigg. s.l., 1964), мать-и-мачеха обыкновенная (*Tussilago farfara* Linnaeus, 1753); бобовые (Fabaceae Lindl.) – донник белый (*Melilotus albus* (Linnaeus, 1753) Medik.), клевер средний (*Trifolium medium* Linnaeus, 1753) и подорожниковые (Plantaginaceae Juss.) – подорожник большой (*Plantago major* Linnaeus, 1753). Это эврибионтные виды, широко представленные в составе фитоценозов как фоновых, так и техногенно нарушенных территорий.

Растительный материал собран в шести местообитаниях, почвы которых в разной степени загрязнены тяжёлыми металлами. В каждом биотопе было отобрано по десять растительных образцов (подземная и надземная части) исследуемых видов. Для изучения взаимосвязи в системе «почва – растение» в непосредственной близости от корневых систем растений отбирали почву. Объем собранного материала: надземные части – 300 образцов, подземные – 300, почва – 300 проб.

Почвенные образцы высушивали до воздушно-сухого состояния. Экстракцию подвижных форм тяжёлых металлов из почвы проводили 5%-ной HNO₃ (ОСЧ) в течение 24 ч (Алексеев, 1987).

Надземную и подземную часть каждого растения после предварительной подготовки (отмывание дистиллированной водой и высушивание до воздушно-сухого состояния) подвергали озолению в муфельной печи в течение 10 – 15 ч при $t = 500^{\circ}\text{C}$. Экстракцию металлов из растительных образцов проводили 70%-ной HNO_3 . Определение содержания тяжёлых металлов (Cu, Zn, Cr, Fe, Co) в кислотных вытяжках почвы и растений выполнено методом пламенной атомно-абсорбционной спектроскопии на спектрофотометре AAS 300 («Perkin Elmer») (Хавезов, Цалев, 1983). Всего выполнено 4500 элемент-анализов.

Статистический анализ результатов проведен с использованием стандартных методов описательной статистики с вычислением среднего арифметического (M), его ошибки (m) и стандартного отклонения (S). Зависимость между содержанием тяжёлых металлов в почве и растениях, а также в надземных и подземных органах оценивали корреляционным анализом с вычислением коэффициентов ранговой корреляции Спирмена (R_s) и регрессионным анализом (определение коэффициентов детерминации R^2). Для оценки сходства коэффициентов накопления (КН) и перехода (КП) у исследованных видов был проведен кластерный анализ (вычисление MSD дистанции). Анализ данных выполнен в ПСП Statistica, версия 6.0 для Windows (StatSoft Inc., 2001).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Содержание тяжёлых металлов в почвах. В ходе исследования установлено, что среднее содержание тяжёлых металлов в перегнойно-аккумулятивном горизонте почвы регионального фона и техногенно нарушенных территорий в среднем изменяется от 7.35 до 951.49 мкг/г по меди, от 17.51 до 390.96 мкг/г по цинку, от 0.22 до 124.23 мкг/г по кобальту, от 7.14 до 36.31 мкг/г по хрому и от 376.62 до 2736.60 мкг/г по железу. Приоритетные загрязнители исследуемых территорий – железо, цинк и медь.

В качестве интегрального показателя загрязнения почв использован уровень суммарной токсической нагрузки (S_i) (Безель и др., 1998), который на исследуемых территориях изменялся от 1 до 23 отн. ед. На основании данного критерия исследуемые территории были отнесены к фоновой ($S_i = 1.0$ и 2.55 отн. ед.), буферной ($S_i = 3.33$, 6.19 и 8.36 отн. ед.) и импактной ($S_i = 22.78$ отн. ед.) зонам загрязнения. Названия зон даны в соответствии с номенклатурой ЮНЕП (Global..., 1973).

Содержание тяжёлых металлов в подземных органах исследуемых видов, произрастающих в данных биотопах, представлено в табл. 1. Концентрации отдельных микроэлементов в корнях растений одного и того же вида, произрастающего на участках с разным уровнем загрязнения, различается в десятки раз. Высокой накопительной способностью тяжёлых металлов в корнях по отношению к меди обладают *P. major*, *T. officinale*, *T. farfara*, к цинку – *P. major*, к железу – *M. albus*, *P. major*, *T. farfara* и *T. officinale*, к кобальту – *M. albus*, *P. major*, к хрому – *T. farfara*, *P. major*, *M. albus*.

При анализе связи между накоплением ионов металлов корневыми системами и уровнем загрязнения почв рассмотрен массив данных, полученных на всех участках. Коэффициенты ранговой корреляции Спирмена, вычисленные для оценки этой связи, в большинстве случаев статистически значимы (табл. 2).

АККУМУЛИРУЮЩАЯ СПОСОБНОСТЬ РАСТЕНИЙ

Таблица 1

Содержание тяжёлых металлов в растениях, мкг/г (среднее ± ош. ср.)

Токсическая нагрузка, отн. ед.	Содержание металлов, мкг/г					
	Cu ²⁺		Zn ²⁺		Fe ³⁺	
	Корни	Листья	Корни	Листья	Корни	Листья
<i>Plantago major L.</i>						
1.0	10.22±0.15	2.08±0.30	18.45±1.11	12.37±0.78	358.20±6.84	238.51±32.24
2.55	5.36 ± 0.14	2.03±0.27	23.37±1.37	12.94±1.88	239.42±33.22	98.91±29.49
3.33	13.94 ± 0.92	2.19±0.46	20.42±0.20	15.34±1.65	275.44 ± 29.69	249.47±1.26
6.19	32.73 ± 2.89	32.37±1.46	107.92±7.44	49.26±2.45	6249.83±338.82	1867.47±45.47
8.36	24.46 ± 0.99	10.90±0.34	56.60±2.46	51.51±0.17	3345.44±138.66	1293.76±15.91
22.78	98.18 ± 6.38	19.28± 0.44	69.39±1.84	35.42±0.50	2455.35±74.54	676.58±13.29
<i>Tussilago farfara L.</i>						
1.0	15.51±0.43	3.20±0.16	8.05±1.81	2.32±0.16	434.12±12.78	261.82±68.60
2.55	15.08±0.39	1.97±0.21	7.76±0.87	4.06±0.45	160.51±6.82	40.69±3.49
3.33	12.06±0.52	5.05±0.03	8.75±0.28	4.64±0.17	411.42±11.42	419.10±35.45
6.19	22.76±1.16	8.19±0.63	22.14±0.93	20.08±0.79	600.01±60.70	467.96±57.93
8.36	18.02±0.40	4.36±0.18	13.86±2.26	4.87±0.30	467.91±23.85	294.57±40.83
22.78	123.0±4.06	41.85±8.54	17.53±0.87	14.45±0.14	2013.64±8.59	762.07±26.95
<i>Taraxacum officinale Wigg.</i>						
1.0	20.04±1.86	3.53±0.03	11.72±0.39	8.30±0.28	256.80±2.87	76.72±2.50
2.55	11.65±0.93	2.07±0.40	14.96±1.48	12.36±0.82	327.58±34.94	90.98±6.31
3.33	22.36±0.95	3.13±0.21	21.55±3.32	12.91±0.99	580.10±26.09	95.82±7.25
6.19	29.54±0.64	7.26±2.15	27.58±0.40	9.73±0.67	632.34±19.35	120.02±5.26
8.36	22.00±2.06	6.76±0.69	28.25±0.83	22.50±4.24	1270.10±94.09	748.08±67.44
22.78	95.02±6.25	46.34±1.43	40.75±4.10	29.43±5.68	3306.50±216.38	1179.47±181.55
<i>Trifolium medium L.</i>						
1.0	8.73±0.42	2.89±0.10	17.71±2.62	3.75±0.11	396.10±15.98	77.78±11.20
2.55	7.50±0.56	2.06±0.30	19.71±2.56	3.02±0.39	142.83±17.04	52.47±9.81
3.33	7.87±0.71	2.13±0.14	9.61±0.94	4.59±0.81	109.47±14.60	102.99±6.06
8.36	13.60±0.94	7.12±0.23	18.83±0.90	9.13±1.35	494.73±63.32	378.12±27.13
<i>Melilotus albus M.</i>						
1.0	4.68±0.37	3.06±0.32	9.73±0.37	18.03±1.48	824.61±56.12	127.23±1.75
2.55	3.68±0.52	2.69±0.14	6.65±0.37	9.60±1.04	474.71±50.47	95.58±15.33
3.33	4.98±0.63	4.72±0.20	12.40±1.22	11.05±1.73	485.31±38.38	331.29±60.32
6.19	84.79±2.94	9.52±0.94	144.11±5.40	13.16±0.63	3083.83±169.53	120.99±5.27
8.36	8.36±0.73	6.35±0.73	15.07±0.80	11.91±0.61	1869.77±160.55	122.19±7.78
22.78	23.16±0.49	20.38±2.55	43.33±2.68	13.45±0.21	1577.33±20.72	1214.0±103.31

Для характеристики аккумулирующей способности растений и барьерной функции корней использован коэффициент накопления ($KH = C_{\text{корней}} / C_{\text{почв}}$) (Безель и др., 1998), которых отражает корневое поступление ионов из почвы в подземные органы. В случае активной работы корневого барьера $KH < 1$. При беспрепятственном поступлении ионов металлов в органы растений $KH \geq 1$.

В табл. 3 приведены значения KH приоритетных загрязнителей почвы для изученных видов растений. Обращает на себя внимание факт относительно высоких KH меди у *T. officinale*, *T. farfara* на участках фоновой зоны. Концентратором железа в этих условиях выступает *M. albus*. При средних уровнях загрязнения (буферная зона) высокие коэффициенты накопления железа, достигающие 4 – 7 отн. ед.,

установлены для *P. major* и *M. albus*. В целом же в большинстве случаев исследуемый показатель не превышает единицу. При этом с ростом токсической нагрузки на участках наблюдается снижение значений коэффициентов накопления.

Таблица 2

Коэффициенты ранговой корреляции Спирмена (R_s) между содержанием металлов в корнях исследуемых видов растений и концентрацией соответствующих элементов в почве

Виды	Cu ²⁺	Zn ²⁺	Fe ³⁺	Co ²⁺	Cr ²⁺
<i>P. major</i>	1.00***	0.88**	0.77	0.43	1.00**
<i>T. farfara</i>	0.83*	0.88**	0.94***	1.0***	0.83*
<i>T. officinale</i>	0.94***	0.88**	0.86**	0.94***	–
<i>M. albus</i>	0.94***	0.94***	0.77	1.00**	0.60
<i>T. medium</i>	0.80	0.40	0.40	0.26	–

Примечание. * – $p < 0.05$; ** – $p < 0.01$; *** – $p < 0.001$; прочерк – не определено.

Кластерный анализ данных позволил сопоставить КН у исследуемых видов, произрастающих на фоновых и загрязненных территориях. В качестве примера рассмотрим КН меди, содержание которой в почве фонового и загрязненных участков различается в 130 раз (рис. 1). В градиенте увеличивающейся токсической нагрузки наблюдается сближение индивидуальных особенностей исследованных видов к накоплению меди. Евклидово расстояние, объединяющее всю выборку растений с фонового участка, равно 3.8 отн. ед., с загрязненных – 1.8 отн. ед. В фоновой зоне и на минимально загрязненном участке выделяются два кластера: в первый входят представители сем. Plantaginaceae и Fabaceae, во второй – сем. Asteraceae. На загрязненных участках в большей степени по КН меди от всех остальных видов отличается донник белый (MSD = 1.8). Как видно из табл. 3, для этого вида характерны самые низкие коэффициенты накопления меди.

Содержание тяжёлых металлов в надземных органах. Почти все исследуемые виды являются аккумуляторами тех или иных микроэлементов (см. табл. 1): *T. officinale* накапливает в листьях Cu, Zn, Fe; *T. farfara* – Cu, Co, Cr; *P. major* – Cu, Zn, Cr; *M. albus* – Fe, Co, Cr. Исключение составляет *T. medium*, для которого характерно низкое содержание в листьях Cu, Fe, Cr.

Таблица 3

Коэффициенты накопления тяжёлых металлов у исследуемых видов растений

Виды	Токсическая нагрузка, отн. ед.					
	1.00	2.55	3.33	6.19	8.36	22.78
1	2	3	4	5	6	7
КН _{Cu} ²⁺						
<i>P. major</i>	0.729	0.834	0.361	0.322	0.311	0.103
<i>T. farfara</i>	2.052	1.265	0.312	0.224	0.229	0.129
<i>T. officinale</i>	1.585	1.635	0.579	0.291	0.280	0.100
<i>M. albus</i>	0.501	0.382	0.129	0.835	0.106	0.024
<i>T. medium</i>	1.020	0.712	0.204	–	0.173	–

АККУМУЛИРУЮЩАЯ СПОСОБНОСТЬ РАСТЕНИЙ

Окончание табл. 3

1	2	3	4	5	6	7
KH_{Zn}^{2+}						
<i>P. major</i>	0.95	0.39	0.35	0.41	0.22	0.18
<i>T. farfara</i>	0.42	0.13	0.15	0.08	0.05	0.04
<i>T. officinale</i>	0.61	0.25	0.37	0.11	0.11	0.10
<i>M. albus</i>	0.93	0.16	0.21	0.55	0.06	0.11
<i>T. medium</i>	0.92	0.33	0.17	–	0.07	–
KH_{Fe}^{3+}						
<i>P. major</i>	0.46	0.64	0.29	7.43	2.63	–
<i>T. farfara</i>	0.56	0.43	0.43	0.71	0.37	–
<i>T. officinale</i>	0.33	0.87	0.60	0.75	1.00	–
<i>M. albus</i>	1.06	1.26	0.50	3.67	1.47	–
<i>T. medium</i>	0.51	0.38	0.11	–	0.39	–

Примечание. Прочерк – не определено.

По коэффициентам перехода (КП – отношение содержания ионов металлов в надземных органах к таковому в подземных) выявлена закономерность, установленная ранее для КН. В градиенте возрастающего загрязнения наблюдается сближение индивидуальных особенностей видов, отражающих транспорт ионов из корней в надземную часть и способность накапливать в последней тяжёлые металлы (MSD: Cu – фоновая зона = 4.1 отн. ед., импактная = 2.6 отн. ед.; Zn – 3.19 и 2.65 отн. ед.; Co – 5.5 и 4.6 отн. ед. соответственно; для железа MSD в фоновой и импактной зонах сходные – 3.7 отн. ед.)

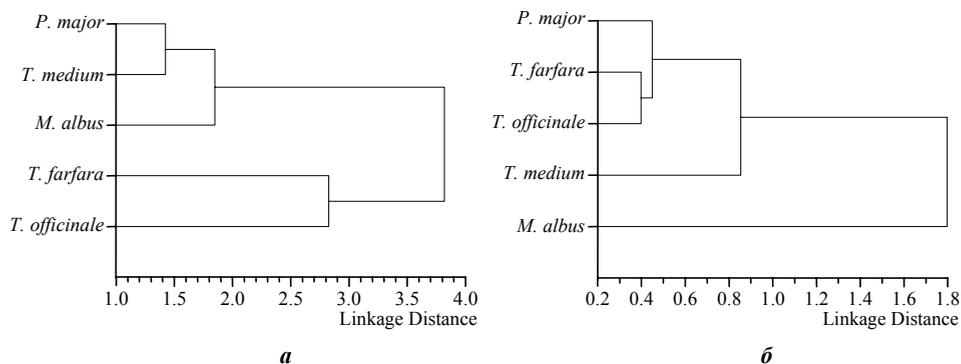


Рис. 1. Кластерный анализ коэффициентов накопления меди у исследуемых видов: а – $S_i = 1.0 - 3.33$ отн. ед., б – $S_i = 6.19 - 22.78$ отн. ед.

В условиях фона и в условиях максимального загрязнения по КП изученные виды делятся на две группы, в одну из которых всегда попадают представители семейства Asteraceae.

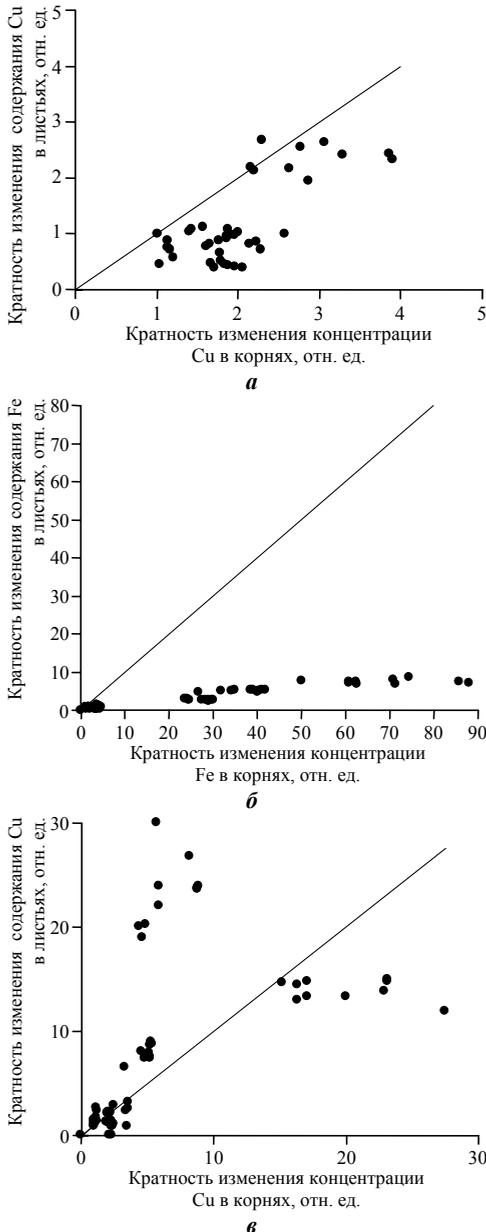


Рис. 2. Кратность изменения содержания тяжёлых металлов в листьях *Trifolium medium* (а) и *Plantago major* (б, в) в зависимости от изменения кратности их концентраций в корнях

Таким образом, ограниченная способность растений накапливать ионы тяжёлых металлов на загрязнённых территориях говорит о наличии защитных механизмов, которые начинают работать в области высокого содержания токсикантов в почве. Возможно, у представителей семейства Asteraceae независимо от уровня загрязнения почвы, работают «сходные» механизмы, регулирующие поступление тяжёлых металлов в растительный организм и способствующие их детоксикации, что снижает транспорт ионов в листья. Максимальное отличие от всех исследуемых видов по КП меди, как в фоновых, так и в техногенно нарушенных условиях, проявляет *M. albus*.

Наличие защитных механизмов наиболее ярко прослеживается при анализе кратности (отношение содержания тяжёлых металлов в корнях и листьях исследуемых видов к их минимальной концентрации) увеличения содержания тяжёлых металлов в подземных и надземных органах растений. В случае прямой пропорциональной зависимости между концентрацией металлов в корнях и листьях значения, отражающие эту взаимосвязь, должны быть максимально приближены к биссектрисе. В большинстве анализируемых случаев точки лежат ниже биссектрисы (рис. 2), что свидетельствует о наличии барьера, расположенного на границе «корень – побег». Следствием этого является защита надземных органов от избытка тяжёлых металлов. Наиболее ярко данный эффект проявляется у *P. major* при накоплении железа: 90-кратное увеличение данного элемента в корнях приводит

АККУМУЛИРУЮЩАЯ СПОСОБНОСТЬ РАСТЕНИЙ

только к 7-кратному увеличению его в надземных органах (рис. 2, б). При 4-кратном увеличении меди в корнях *T. medium* ее содержание в надземных органах увеличивается в 2.5 раза (рис. 2, а).

Однако защитные механизмы растений по отношению к различным химическим элементам неодинаковые. При увеличении меди в корнях *P. major* в 30 раз ее содержание в надземных органах увеличивается в 15 раз (рис. 2, в). При этом у того же *P. major* при 5-кратном накоплении меди в корнях в надземных органах содержание данного элемента увеличивается в 30 раз.

Вышесказанное свидетельствует о том, что запуск защитных механизмов у растений происходит при определенных концентрациях, которые можно назвать «пороговыми». Включение защитных механизмов демонстрирует рис. 3. Так, при низких концентрациях железа и цинка в корнях *T. farfara* и *P. major* они беспрепятственно передвигаются в надземные органы. При достижении «пороговых» концентраций в подземных частях растений происходит стабилизация содержания соответствующих элементов в надземных органах (кривая выходит на плато). Однако дальнейшее увеличение ионов металлов в подземных органах может привести к нарушению защитной системы и вновь к росту их концентраций в надземных органах (рис. 3, в).

Нами были установлены концентрации ионов металлов в подземных органах, при которых «запускаются» защитные механизмы, препятствующие их избыточному накоплению в листьях (табл. 4). Логично предположить, что значения пороговых концентраций будут определяться степенью фитотоксичности микроэlemen-

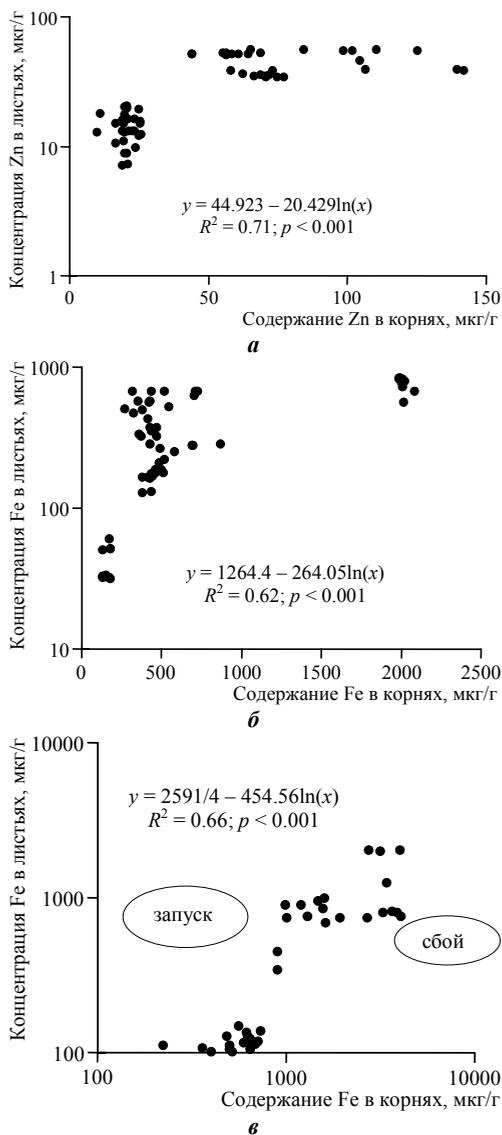


Рис. 3. Зависимость между содержанием тяжёлых металлов в органах *P. major* (а), *T. farfara* (б), *T. officinale* (в)

та, его содержанием в почве и видовой специфичностью растений. Из табл. 4 видно, что максимальные пороговые концентрации характерны для железа; для меди и цинка они на несколько порядков ниже и относительно близки. Напомним, что в

Таблица 4
Пороговые концентрации тяжелых металлов в корнях исследуемых видов растений, мкг/г

Виды	Химический элемент		
	Cu ²⁺	Zn ²⁺	Fe ³⁺
<i>P. major</i>	33.0	50.0	1920.0
<i>T. farfara</i>	27.0	14.0	670.0
<i>T. officinale</i>	33.0	20.0	880.0
<i>M. albus</i>	30.0	15.0	1500.0
<i>T. medium</i>	9.0	10.0	120.0

элементу.

Самое раннее включение защитных механизмов характерно для *T. medium*. Высокие пороговые концентрации отмечены для *P. major*, что свидетельствует о его металлоустойчивости и аккумулятивных способностях.

Отражением включения защитных механизмов, в конечном счете, является токсическая нагрузка на растения, для интегральной оценки которой был использован показатель S_n :

$$S_n = \frac{1}{n} \sum_i^n \frac{C_i}{C_f}, \text{ отн. ед.},$$

где C_i – концентрации элементов, которые рассматриваются в качестве приоритетных загрязнителей на техногенно нарушенных территориях, C_f – содержание соответствующих металлов в объектах фоновой зоны, n – количество элементов, включенных в анализ. Предлагаемый показатель может быть использован как для оцен-

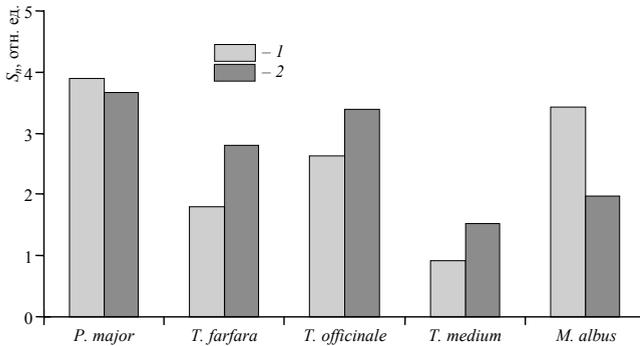


Рис. 4. Токсическая нагрузка на подземные (1) и надземные (2) органы растений

T. medium (рис. 4). Таким образом, чем раньше запускаются защитные механизмы, тем в меньшей степени растительный организм подвергается токсическому воздействию поллютантов.

почве данные химические элементы находятся в аналогичном соотношении (см. табл. 1). В убывающем ряду фитотоксичности железо стоит после меди и цинка, что также обуславливает высокие пороговые концентрации по данному

элементу. Предлагаемый показатель может быть использован как для оценки общего загрязнения почвы, так и для определения уровня токсической нагрузки на растения (Безель и др., 1998; Безель, Жуйкова, 2010).

Вычисленные таким образом S_n показывают, что максимальное токсическое воздействие, превышающее фоновое более чем в 3.5 раза, испытывает *P. major*, минимальное –

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Высокие уровни загрязнения почв приводят к избыточному накоплению тяжёлых металлов в растительном организме. Приоритетными загрязнителями почвы исследуемых территорий выступают железо, цинк и медь. Выявлена видовая специфичность аккумулирующих способностей по отношению к исследуемым поллютантам. Максимальной аккумулирующей способностью по отношению к меди обладают *P. major*, *T. officinale*, *T. farfara*. Высокое содержание цинка в листьях характерно для *P. major* и *T. officinale*, железа – для *M. albus* и *T. officinale*, кобальта больше всего в листьях *M. albus* и *T. farfara*, хрома – у *T. farfara*, *P. major*, *M. albus*. В градиенте увеличивающейся токсической нагрузки наблюдается сближение индивидуальных особенностей видов к накоплению ионов металлов.

В условиях высокого загрязнения почв поллютантами у растений включаются защитные механизмы, в первую очередь, это ограничение проникновения тяжёлых металлов в клетку (иммобилизация ионов металлов в клеточной стенке, торможение транспорта ионов через плазмалемму, выделение их из клетки в окружающую среду) (Гуральчук, 1994; Башмаков, Лукаткин, 2009; Hall, 2002). В результате растение избегает их токсического влияния на внутриклеточные процессы. Кроме того, при высоких уровнях загрязнения запускаются внутриклеточные механизмы, к которым относятся образование комплексов тяжёлых металлов с различными лигандами (образование хелатов), компартментация тяжёлых металлов в вакуоли и т.д. (Титов и др., 2007).

Близкие КН и КП меди у *T. farfara* и *T. officinale* как в условиях низкого, так и в условиях высокого загрязнения свидетельствуют о сходстве аккумулирующих способностей у видов сем. Asteraceae. Виды сем. Fabaceae с фоновой территории также характеризуются сходными коэффициентами накопления. Можно предположить, что в естественных условиях среды и при загрязнении у представителей одного семейства формируются однотипные механизмы, которые регулируют поступление ионов металлов из внешней среды и их транспорт по растительному организму.

Как правило, при низких (нетоксичных) концентрациях ионов металлов в корнях они легко транспортируются по растению. Последнее было продемонстрировано на примере *P. major* в случае меди. Последующий рост концентраций ионов в подземных органах запускает защитные механизмы, препятствующие их передвижению в надземную часть растения. Физиологический смысл этого состоит в понижении концентраций химических элементов в тех участках, где наиболее активно протекают процессы биосинтеза. К числу таковых можно отнести задержку поглощения тяжёлых металлов корнями, хелатирование, иммобилизацию и детоксикацию ионов металлов в вакуоли (Серегин и др., 2003; Hall, 2002), изменение метаболизма в условиях действия тяжёлых металлов (синтез устойчивых к тяжёлым металлам ферментов (Фазлиева и др., 2012)). Дальнейшее повышение содержания ионов металлов в подземных органах приводит к сбоям данной системы, и их концентрация в побегах увеличивается.

В качестве основных механизмов защиты надземных органов растений от избыточного накопления в них токсикантов могут выступать физиолого-биохими-

ческие процессы, происходящие в листьях растений, в качестве которых можно рассматривать детоксикацию ионов тяжёлых металлов компонентами антиоксидантной защиты, связывание металлов, выведение их избытка из клетки, повышение активности антиоксидантных ферментов, синтез антиоксиданта глутатиона, синтез пролина и полиаминов, изменение баланса фитогормонов (АБК, этилен) (Феник и др., 1995; Холодова и др., 2005; Серегин, Кожевников, 2006; Фазлиева и др., 2012).

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований и Правительства Свердловской области (проект № 13-04-96056-р_урал_а) и Программы Президиума УрО РАН (проект № 12-И-4-2051).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеев Ю. В. Тяжелые металлы в почвах и растениях. Л. : Агропромиздат, 1987. 142 с.
- Башимаков Д. И., Лукаткин А. С. Эколого-физиологические аспекты аккумуляции и распределения тяжелых металлов у высших растений / под ред. А. С. Лукаткина. Саранск : Изд-во Морд. ун-та. 2009. 236 с.
- Безель В. С. Экологическая токсикология: популяционный и биоценологический аспекты / под ред. Е. В. Воробейчика. Екатеринбург : Гощицкий, 2006. 280 с.
- Безель В. С., Жуйкова Т. В. Химическое загрязнение среды : участие травянистой растительности в биогенных циклах химических элементов // Экология. 2007. № 4. С. 259 – 267.
- Безель В. С., Жуйкова Т. В. Роль травянистых растительных сообществ в формировании биогенных циклов химических элементов // Поволж. экол. журн. 2010. № 3. С. 219 – 229.
- Безель В. С., Жуйкова Т. В., Позолотина В. Н. Структура ценопопуляций одуванчика и специфика накопления тяжелых металлов // Экология. 1998. № 5. С. 376 – 382.
- Воробейчик Е. Л., Садыков О. Ф., Фарафонов М. Г. Экологическое нормирование техногенных загрязнений наземных экосистем : локальный уровень. Екатеринбург : Урал. изд. фирма «Наука», 1994. 280 с.
- Гуральчук Ж. З. Механизмы устойчивости растений к тяжелым металлам // Физиология и биохимия культурных растений. 1994. Т. 26, № 2. С. 107 – 117.
- Жуйкова Т. В. Реакция ценопопуляций и травянистых сообществ на химическое загрязнение среды : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Екатеринбург, 2009. 40 с.
- Определитель сосудистых растений Среднего Урала / отв. ред. П. Л. Горчаковский. М. : Наука, 1994. 525 с.
- О состоянии окружающей природной среды и влиянии факторов среды обитания на здоровье населения Свердловской области в 2009 году : гос. докл. / Мин-во природ. ресурсов Свердл. обл. Екатеринбург, 2010. 318 с.
- Рассеянные элементы в бореальных лесах / отв. ред. А. С. Исаев. М. : Наука, 2004. 616 с.
- Серегин И. В., Иванов В. Б. Физиологические аспекты токсического действия кадмия и свинца на высшие растения // Физиология растений. 2001. Т. 48, № 4. С. 606 – 630.
- Серегин И. В., Кожевникова А. Д., Казюмина Е. М., Иванов В. Б. Токсическое действие и распределение никеля в корнях кукурузы // Физиология растений. 2003. Т. 50, № 5. С. 793 – 800.
- Серегин И. В., Кожевникова А. Д. Физиологическая роль никеля и его токсическое действие на высшие растения // Физиология растений. 2006. Т. 53, № 2. С. 285 – 308.
- Титов А. Ф., Таланова В. В., Казина Н. М., Лайдинен Г. Ф. Устойчивость растений к тяжелым металлам / Ин-т биологии КарНЦ РАН. Петрозаводск, 2007. 172 с.

АККУМУЛИРУЮЩАЯ СПОСОБНОСТЬ РАСТЕНИЙ

Фазлиева Э. Р., Киселева И. С., Жуйкова Т. В. Антиоксидантная активность листьев *Melilotus albus* и *Trifolium medium* из техногенно нарушенных местообитаний Среднего Урала при действии меди // Физиология растений. 2012. № 3. С. 369 – 375.

Феник С. И., Трофимьяк Т. Б., Блюм Я. Б. Механизмы формирования устойчивости растений к тяжелым металлам // Успехи современной биологии. 1995. Т. 115, вып. 3. С. 261 – 275.

Хавезов И., Цалев Д. Атомно-абсорбционный анализ. Л. : Химия. Ленингр. отд-ние, 1983. 144 с.

Холодова В. П., Волков К. С., Кузнецов Вл. В. Адаптация к высоким концентрациям солей меди и цинка хрустальной травки и возможность их использования в целях фиторемедиации // Физиология растений. 2005. Т. 52. № 6. С. 848 – 858.

Чукина Н. В., Борисова Г. Г. Структурно-функциональные показатели высших водных растений из местообитаний с разным уровнем антропогенного воздействия // Биология внутренних вод. 2010. № 1. С. 49 – 56.

Global Environmental Monitoring System (GEMS) : Action Plan for Phase 1 SCOPE. Rep. 3. Toronto, 1973. 130 p.

Hall J. L. Cellular mechanisms for heavy metal detoxification and tolerance // J. Exp. Bot. 2002. Vol. 53, № 366. P. 1 – 11.

**СОСТОЯНИЕ, ЭКОЛОГО-ЦЕНОТИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА
И ПЕРСПЕКТИВЫ ЛЕСНЫХ КУЛЬТУР БЕРЁЗЫ ПОВИСЛОЙ
(*BETULA PENDULA* ROTH, BETULACEAE, DICOTYLEDONES)
В СТЕПНОМ ЛЕСОРАЗВЕДЕНИИ**

А. И. Золотухин, М. А. Занина

*Балашовский институт Саратовского государственного университета
им. Н. Г. Чернышевского
Россия, 412310, Балашов, Юбилейная, 14
E-mail: FEBZolotuhin@yandex.ru*

Поступила в редакцию 19.05.13 г.

Состояние, эколого-ценотическая характеристика и перспективы лесных культур берёзы повислой (*Betula pendula* Roth, Betulaceae, Dicotyledones) в степном лесоразведении. – Золотухин А. И., Занина М. А. – Летом 2010 г. тепловые повреждения берёзы в культурах составили по разработанной авторами пятибалльной шкале 4.2 – 4.8 балла. Древостой берёзы в 2011 г. были в различной мере ослабленными, но сохранились и здоровые насаждения. Более засухоустойчивы высоко полнотные лесные массивы и берёзовые лесные полосы. Травяной покров в них развит слабо. Изреженные культуры берёзы зарастают злаками и после засух отмирают. Выделения корней кустарников угнетают интенсивность фотосинтеза степных растений на 10 – 25%. В вегетационных опытах разные виды кустарников стимулируют или тормозят рост побегов, корней и интенсивность фотосинтеза берёзы в среднем на 10 – 30%. Рекомендуется выращивать берёзу в лесных полосах, используя кустарниковые опушки с высокой аллелопатической активностью для биологической защиты почвы от зарастания сорными и степными растениями.

Ключевые слова: берёза повислая, подлесочные кустарники, аллелопатия, вегетационные опыты, степное лесоразведение.

Status, ecologo-coenotic characteristics and perspectives of forest cultures of the drooping birch (*Betula pendula* Roth, Betulaceae, Dicotyledones) in steppe afforestation. – Zolotukhin A. I. and Zanina M. A. – In the summer of 2010 the thermal damages of the birch in the cultures were 4.2 – 4.8 points according to the authors' five-point scale. In 2011, the stands of birch trees were weakened to a variable degree, but some healthy stands remained. High-density forest massifs and birch forest belts are more drought-resistant. The grass cover is weakly developed therein. Thinned birch cultures become overgrown with herbs and die out after droughts. The root exudates of shrubs depress the intensity of photosynthesis of steppe plants by 10 – 25%. In vegetation experiments, various species of shrubs stimulate or slow down the growth of shoots, roots and the intensity of photosynthesis of the birch by 10 – 25% on average. It is recommended to grow the birch in forest belts using shrubby borders with high allelopathic activity for biological defense of the soil from overgrowing with weedy and steppe plants.

Key words: drooping birch, underforest shrubs, allelopathy, vegetation experiments, steppe afforestation.

ВВЕДЕНИЕ

Берёза повислая (*Betula pendula* Roth) – быстрорастущая, биологически устойчивая древесная порода, получила широкое применение при выращивании лесных культур в лесостепи и степи. Она переносит в южных условиях своего ареала засухи, устойчива к засолению почв и загазованности городов (Попов, 2003). В пос-

СОСТОЯНИЕ, ЭКОЛОГО-ЦЕНОТИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА

ледние годы в связи с резким усилением засух и крайне высокими температурами происходит ослабление и гибель берёзовых насаждений в лесных культурах степных регионов. Отмирание берёзовых древостоев в зависимости от природных условий, вариантов лесных насаждений, их состава и возраста происходит неодинаково (Кузьмичев, Золотухин, 2011; Раков и др., 2011).

Под пологом чистых березняков развивается травяной покров, особенно злаки, что сказывается отрицательно на их состоянии. Целесообразно создавать берёзовые насаждения в смеси с теневыносливыми древесными породам и кустарниками (Попов, 2003). Нами изучено влияние ряда подлесочных кустарников на берёзу и наиболее распространенные травянистые растения степных лесонасаждений (Золотухин, 1981). Возможно, использование кустарников на основе научно обоснованных принципов подбора при создании берёзовых культур станет одним из факторов повышения их биологической устойчивости. Цель настоящей работы – обобщить многолетние исследования авторов, посвящённых состоянию, фитоценоотическим особенностям и взаимовлиянию различных растительных компонентов берёзовых искусственных насаждений, и дать рекомендации по совершенствованию их состава.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объектами исследований были искусственные берёзовые насаждения, в основном лесные полосы 20 – 50-летнего возраста, широко распространенные в степных лесонасаждениях кустарники, сорные и степные травянистые растения. Устойчивость древесных растений к экстремально высоким температурам и засухе определялась по разработанной нами пятибалльной шкале, отражающей степень повреждения крон под влиянием высоких температур и засухи. Выделено пять классов поврежденности. Деревья, относящиеся к первому классу – практически здоровые, относящиеся к пятому классу – с очень сильными поврежденными и полностью высохшими кронами (Кузьмичев, Золотухин, 2012). Жизненное состояние древостоев берёзы учитывалось по методике В. А. Алексеева (Алексеев, 1989).

Проводились геоботанические описания травяного покрова и учёт фитомассы трав в пределах ленточных трансект. Взаимоотношения кустарников с берёзой и влияние их выделений на травянистые растения изучались в вегетационных и лабораторных опытах путем выращивания 1 – 2-летних сеянцев в чистых или смешанных культурах. Проводился длительный или кратковременный полив молодых растений берёзы и травянистых растений, а также их семян дренажными водами из-под кустарников, проращивание семян, учет интенсивности фотосинтеза и минерального питания радиометрическими методами (Золотухин, 1981).

Влияние выделений кустарников на фотосинтез травянистых растений изучалось радиометрическим методом по включению ^{14}C в листья на установке, состоящей из трех ассимиляционных камер объемом 130 л каждая, насоса Камовского, радиометра Б-4 и двух вентиляторов. Воздействие летучими выделениями кустарников моделировали в камерах – деревянных каркасах, обтянутых полиэтиленовой пленкой по бокам и открытых сверху. В каждую камеру ставили растения-

доноры и акцепторы по вариантам. Водорастворимые выделения корней кустарников получали от полива почвы в сосудах с произрастающими в них сеянцами кустарников. Этой дренажной водой поливали травянистые растения. Опыты проводились 10 дней по методике М. В. Колесниченко (Колесниченко, 1976), после чего вазоны с травянистыми растениями всех вариантов помещались в одну камеру, насыщенную углекислотой, меченой $^{14}\text{CO}_2$ на 20 мин. Затем растения срезались, высушивались, и их радиоактивность просчитывалась в лаборатории. Интенсивность фотосинтеза определялась путем перерасчета по методике В. Л. Вознесенского (Вознесенский и др., 1965). Исследования проводились с 1976 по 2013 г.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Летом 2010 г. авторами статьи проводился учёт состояния неблагополучных культур берёзы с целью определения степени ее тепловых повреждений на фоне других местных и интродуцированных древесных видов Прихотья. Дана оценка устойчивости 28 видов древесных растений, среди которых берёза повислая оказалась наиболее чувствительной к длительному отсутствию атмосферных осадков и воздействию экстремально высоких температур (Кузьмичев, Золотухин, 2012). В различных местообитаниях согласно разработанной авторами статьи шкале от

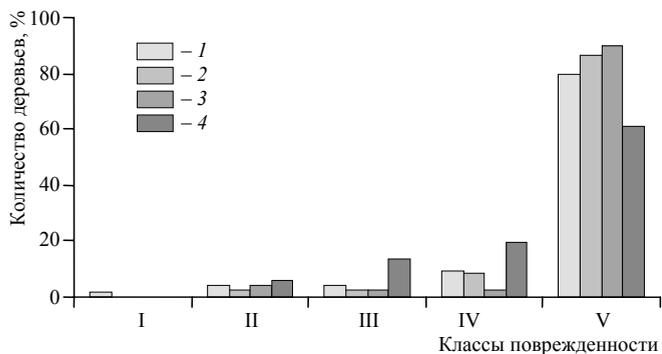


Рис. 1. Степень повреждения *Betula pendula* Roth засухой и высокими температурами в различных местообитаниях: 1 – г. Балашов, 2 – дачи, 3 – пос. Ветельный, 4 – крупные лесные насаждения

61 до 90% ее деревьев отнесены к V классу поврежденности (рис. 1). Средневзвешенное значение классов поврежденности берёзы варьирует в пределах 4.2 – 4.8. Особенно сильно пострадали отдельно стоящие деревья берёзы и аллеи посадки в городских условиях на южной экспозиции улиц. В лесных полосах максимальные ожоги и гибель листьев наблюдались в изреженных насаждениях с задернением почвы злаками. Повышенная чувствительность берёзы к экстремальной засухе и высоким температурам, возможно, связана с особенностями строения и функционирования ее корневых систем, которые состоят в основном из придаточных корней с эктотрофной микоризой. Часто они расположены в верхних слоях почвы и не усиливают рост при недостатке влаги (Попов, 2003; Раков и др., 2011).

Летом 2011 г. были проведены исследования жизненного состояния древостоев берёзы по В. А. Алексею (Алексеев, 1989). Ее насаждения в различных местообитаниях имели значительные повреждения, были сильно ослаблены или полно-

повреждены. В городских условиях на южной экспозиции улиц. В лесных полосах максимальные ожоги и гибель листьев наблюдались в изреженных насаждениях с задернением почвы злаками.

Особенно сильно пострадали отдельно стоящие деревья берёзы и аллеи посадки в городских условиях на южной экспозиции улиц. В лесных полосах максимальные ожоги и гибель листьев наблюдались в изреженных насаждениях с задернением почвы злаками.

СОСТОЯНИЕ, ЭКОЛОГО-ЦЕНОТИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА

стью разрушены, но нередко они сохранились здоровыми или незначительно поврежденными (рис. 2). Индекс жизненного состояния древостоев берёзы варьировал от 7.7 до 80.2%. Более устойчивыми и жизнеспособными оказались высокополнотные берёзовые насаждения в лесных полосах, аллеи или группы деревьев в городской среде, расположенные в благоприятных условиях микроклимата. Интересен массив берёзового леса в урочище Медвежий куст, где сохранилось хорошее жизненное состояние древостоев (Золотухин и др., 2012). Это насаждение на площади около одного гектара в возрасте 50 лет с мощной неразложившейся лесной подстилкой и травяным покровом с проективным покрытием 3 – 15% из 23 видов многолетних сорных и степных травянистых растений. В древесном ярусе имеется небольшая примесь ясеня пенсильванского, который распространился самосевом. Полнота насаждений 0.8 – 0.9. Индекс жизненного состояния древостоев здесь составил 95%. В этом же лесном массиве состояние берёзы было сильно ослабленное при участии ее в качестве небольшой примеси к ясеню пенсильванскому и вязу мелколистному (см. рис. 2).

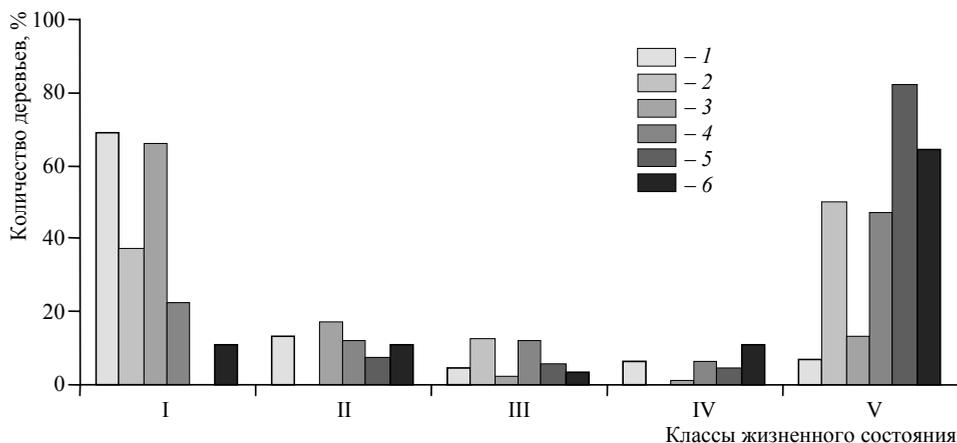


Рис. 2. Распределение деревьев *Betula pendula* Roth по классам жизненного состояния В. А. Алексеева (1989): 1 – г. Балашов, 2 – д. Б. Мелик (искусственный лесной участок), 3 – лесной массив Медвежий куст (квартал № 112), 4 – берёзово-сосновая лесополоса (окрестности с. Мача), 5 – берёзовая лесополоса (окрестности с. Мача), 6 – городская свалка

Летом 2012 г. у берёзы в слабо поврежденных насаждениях кроны стали восстанавливаться. Авторами статьи исследовано состояние придорожных лесных полос вдоль автотрассы Саратов – Балашов. В Лысогорском районе от Озерок до Гремячего трехрядная берёзовая лесная полоса с опушками из тёрна, с полнотой насаждений 0.7 имеет индекс жизненного состояния 80 – 85%. Возраст данной лесной полосы 45 лет. Хорошо сохранилась трехрядная лесная полоса из берёзы в возрасте 45 лет от Лысых гор на 1.5 км в сторону Балашова. Полнота насаждений 0.7 – 0.8, индекс жизненного состояния 85%. Трехрядная берёзовая сорокалетняя защитная полоса с опушкой из ирги канадской, с полнотой 0.7 – 0.8 расположена

от Калининска на один км в сторону Балашова. Древостои берёзы здесь имеют индекс жизненного состояния 80 – 95%.

В 1976 г. проводилось геоботаническое исследование травяного покрова в 20-летней берёзовой лесной полосе с опушкой из лоха узколистного (*Elaeagnus angustifolia* L.), расположенной на полях ГНУ НИИСХ ЦЧП им. В. В. Докучаева РАСХН в Новоусманском районе Воронежской области. Состояние древоствоев и их сохранность имели высокие показатели. Сомкнутость крон 0.7 – 0.8. В лесной полосе через всю ее ширину проведен учёт травяного покрова на 5 трансектах. Учтены 24 вида сорных и степных травянистых растений из 9 семейств: сложноцветных, злаков, бобовых, маревых, норичниковых, вьюнковых, гречишных, крестоцветных. Преобладают корневищные и корнеотпрысковые многолетники: *Elytrigia repens* (L.) Nevski, *Cirsium arvense* (L.) Scop., *Euphorbia virgata* Waldst. et Kit., *Linaria vulgaris* Mill.

Распределение отдельных видов по профилю лесной полосы имело некоторые особенности. У доминирующего пырея ползучего проективное покрытие под кронами лоха узколистного было 18 – 27%; в первом от него ряду берёзы – менее 1%, а дальше к противоположной опушке этот показатель возрастал до 5%. Многолетние и однолетние сорные растения с проективным покрытием 1 – 4% распространены по профилю лесной полосы более или менее равномерно.

Фитомасса злаков при переходе от кустарниковой опушки к берёзе уменьшается с 68.0 до 9.3 г м⁻², а дальше постепенно увеличивается и достигает 43.0 г м⁻² на противоположной от лоха стороне лесной полосы. У многолетних сорных растений этот показатель по профилю лесной полосы остается почти на одном уровне – 15 – 20 г м⁻². Видно, что травяной покров в изученном насаждении развит слабо и это связано с различными формами влияния берёзы и лоха на нижние ярусы. По современным данным, в травяном покрове берёзовых лесных полос произрастает 33 – 37 видов травянистых растений (Ковылина и др., 2011; Кузьмичев, Золотухин, 2011). Развитие травяного покрова в исследуемой лесной полосе может ограничиваться слабой освещенностью, которая составила 11.1 – 16.6%.

Для оценки роли конкуренции корней древесных растений во взаимоотношениях с травянистыми растениями был проведен опыт на полях Воронежского государственного аграрного университета имени императора Петра I в двухрядной 18-летней берёзовой лесной полосе с подлеском из акации жёлтой (Золотухин, 1980 а). Применялся метод изоляции корней деревьев и подлеска по Фрикке на трех площадках 0.5×2.0 м. Рядом располагались контрольные площадки без изоляции корней такого же размера. В табл. 1 приведены средние показатели, отражающие их результаты.

На контрольных и опытных площадках было 12 видов, в основном многолетних сорных растений: *Poa nemoralis* L., *Tripleurospermum inodorum* (L.) Sch. Bip., *Taraxacum officinale* Wigg., *Geum urbanum* L., *Chenopodium album* L., *Artemisia absinthium* L., *Lactuca serriola* L., *Polygonum aviculare* L., *Solanum dulcamara* L., *Plantago major* L. пырей ползучий, льнянка обыкновенная. Устранение влияния корней берёзы повислой и акации жёлтой привело к разрастанию травяного покрова, особенно пырея ползучего, на опытных площадках. Увеличилось проектив-

СОСТОЯНИЕ, ЭКОЛОГО-ЦЕНОТИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА

ное покрытие, почти не изменились количество видов и размеры растений. Это дополняет многочисленные исследования о большом значении конкуренции деревьев и трав в их взаимоотношениях. Одной из возможных причин положительной реакции травянистых растений на устранение конкуренции может быть отсутствие выделений корней древесного яруса в почве опытных площадок.

Таблица 1

Влияние корней берёзы и акации жёлтой на травяной покров контрольной (без изоляции корней) и опытной (с изоляцией корней) площадок

8 июля 1976 г.				25 июля 1977 г.			
Кол-во видов, шт.	Проектив. покрытие, %	Обилие, шт.	Средн. высота, см	Кол-во видов, шт.	Проектив. покрытие, %	Обилие, шт.	Средн. высота, см
Контрольные площадки (без изоляции корней)							
10	5	72	18	6	2	55	27
Опытные площадки (с изоляцией корней)							
11	5	63	22	9	34	189	23

Длительный полив (1.5 месяца) пырея ползучего, посеянного в вазонах с почвой, дренажными водами из-под берёзы и ряда кустарников приводит к задержке роста его побегов и корней на 10 – 20% по сравнению с контролем. Берёза стимулировала рост побегов пырея на 12% и угнетала рост корней на 7% (Золотухин, 1980 а). Берёза повислая имеет высокую потенциальную аллелопатическую активность (Золотухин, 2007), но, как показывают опыты, пырей по отношению к ее корневым выделениям проявил почти индифферентную реакцию. В пределах фитогенного поля берёзы отмечено некоторое повышение биологической активности почвы (Паркина, 2006). Приведенные материалы показывают, что культуры берёзы нуждаются в защите от зарастания пыреем и другими травянистыми растениями.

Установлено, что под влиянием водорастворимых выделений кустарников интенсивность фотосинтеза ряда степных растений снижается на 10 – 25% (Золотухин, 1980 б). Их действие имеет видовую специфичность и наиболее сильно выражено у жимолости татарской и акации жёлтой (табл. 2).

Таблица 2

Влияние летучих и водорастворимых выделений кустарников на фотосинтез травянистых растений (Золотухин, 1981)

Варианты опыта	Интенсивность фотосинтеза мг CO ₂ г ⁻¹ ч ⁻¹			
	Пырей ползучий	Мятлик узколистный	Осока ранняя	Щирица запрокинутая
Контроль	25.78±1.20	74.81±1.39	42.41±0.95	20.67±0.71
Акация жёлтая	21.57±0.85	59.70±0.86	33.50±2.17	16.13±2.0
Жимолость татарская	17.16±1.46	55.97±0.34	38.77±1.08	15.81±2.18
Лох узколистный	20.38±1.81	56.51±2.28	38.31±0.13	21.01±0.78
Тёрн	44.30±1.73	49.80±3.19	36.11±1.51	22.20±0.97*

Примечание. Значение контроля для варианта «пырей – тёрн» составляет 47.02±1.42; * – вариант «щирица – ирга канадская».

В табл. 3 приведены результаты опытов по изучению влияния кустарников на берёзу, при совместном выращивании в вегетационных сосудах с 1976 по 1978 г. Установлено, что у берёзы, произрастающей с лохом узколистным, акацией жёлтой, иргой канадской, линейный прирост и масса корней увеличиваются на 15.9 – 31.0 и 14.7 – 35.8%, а с тёрном, бузиной красной, аморфой кустарниковой, смородиной золотой, жимолостью татарской, вишней кустарниковой – уменьшаются на 10.1 – 16.6 и 16.6 – 50.5% по сравнению с одновидовыми культурами.

Таблица 3

Влияние кустарников на рост и фотосинтез растений берёзы при совместном произрастании в вегетационных сосудах (Золотухин, Алейкина, 1979)

Вариант	Прирост по диаметру		Прирост по высоте		Масса сухих корней		Интенсивность фотосинтеза, мг CO ₂ г ⁻¹ ч ⁻¹
	мм	%	мм	%	г	%	
Берёза+берёза	1.4±0.0	100.0	27.7±1.6	100.0	10.9±0.8	100.0	19.90±1.40
Берёза+жимолость	1.1±0.1	78.5	20.2±1.0	7.9	6.2±0.7	56.8	15.17±0.71
Берёза+лох	1.8±0.0	128.6	36.3±1.8	131.0	16.2±1.0	148.6	22.18±1.20
Берёза+ирга	2.0±0.1	142.8	32.1±1.5	115.9	14.8±0.9	135.8	24.04±2.00
Берёза+аморфа	1.0±0.0	71.4	24.9±1.3	89.9	5.4±0.3	49.5	12.64±0.98
Берёза+смородина	1.8±0.1	128.5	24.4±2.1	88.0	7.4±1.0	67.9	12.03±1.63
Берёза+бузина	1.1±0.0	78.6	18.6±1.4	67.1	8.5±1.1	78.0	15.36±1.64
Берёза+акация	1.8±0.1	128.6	33.7±0.9	121.7	12.5±0.9	114.7	18.55±2.58
Берёза+тёрн	1.2±0.1	85.7	21.9±1.6	79.0	9.2±0.7	84.4	18.02±0.33
Берёза+вишня	1.3±0.1	92.8	23.3±1.1	84.1	7.7±1.0	70.6	15.88±1.42

Особенно сильно реагирует на примесь кустарников рост корней. При этом изменения интенсивности фотосинтеза берёзы почти во всех вариантах происходят согласованно с ее ростом по высоте, диаметру (Золотухин, 1979; Золотухин, Алейкина, 1979). Интенсивность фотосинтеза больше, чем в контроле, у берёзы, произрастающей с лохом и иргой, на 11.5 – 20.8%. Остальные кустарники-примеси снижают данный показатель на 9.5 – 39.6%.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

После необычайно жаркого и сухого лета 2010 г. в Прихоперье берёзовые культуры были сильно повреждены, что привело к гибели ранее ослабленных деревьев, изреженных древостоев, особенно в городских условиях. Устойчивыми к тепловому стрессу оказались сомкнутые насаждения с высокими уровнями натурализации, со стабильно сохраняющейся лесной средой. Такой опыт позволяет рекомендовать берёзу для дальнейшего выращивания в качестве главной породы в защитных лесных насаждениях при строгом соблюдении агротехники и обеспечении высокой сохранности ее древостоев. В опушки лесных полос целесообразно вводить подлесочные кустарники с высокой аллелопатической активностью, влияющие отрицательно на травянистые растения и индифферентные для берёзы, которые могут обеспечить биологическую защиту насаждений своими выделениями от разрастания сорных и степных травянистых растений.

СОСТОЯНИЕ, ЭКОЛОГО-ЦЕНОТИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА

Работа выполнена при финансовой поддержке Министерства образования и науки России в рамках базовой части (проект № 1287).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

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

Вознесенский В. Л., Заленский О. В., Семихатова О. Е. Методы исследования фотосинтеза и дыхания растений. М. ; Л. : Наука, 1965. 305 с.

Золотухин А. И. О биохимическом влиянии кустарников, выращиваемых в лесных полосах лесостепи, на березу и лиственницу // Лесной журн. 1979. № 6. С. 7 – 12.

Золотухин А. И. Аллелопатическое влияние кустарников, используемых при степном лесоразведении, на пырей ползучий // Экология. 1980 а. № 4. С. 13 – 17.

Золотухин А. И. Фитоценотическая роль выделений кустарников в степных лесонасаждениях // Лесная геоботаника и биология древесных растений : сб. науч. тр. / под ред. Е. С. Мурахтанова. Тула : Изд-во Тульск. политехн. ин-та, 1980 б. С. 33 – 36.

Золотухин А. И. Фитоценотическая роль выделений кустарников в сообществах лесных полос лесостепи : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киев, 1981. 25 с.

Золотухин А. И. Биологическая активность водных экстрактов листьев древесных растений в разных экологических условиях // Структура, состояние и охрана экосистем Прихоперья : межвуз. сб. науч. тр. / под общ. ред. А. И. Золотухина. Балашов : Николаев, 2007. С. 43 – 46.

Золотухин А. И., Алейкина М. М. Влияние кустарников, распространенных в лесостепи, на состояние березы при их совместном произрастании // Комплексная продуктивность лесов в Саратовской области / под ред. М. А. Дудорева. Саратов : Изд-во Саратов. с.-х. ин-та, 1979. Вып. 128. С. 82 – 89.

Золотухин А. И., Занина М. А., Овчаренко А. А., Шаповалова А. А. Структура и состояние древостоев лесных культур урочища Медвежий куст // Мониторинг биоразнообразия экосистем степной и лесостепной зон : материалы Всерос. науч.-практ. конф. / под ред. А. И. Золотухина. Балашов : Николаев, 2012. С. 64 – 68.

Кузьмичев А. М., Золотухин А. И. Эколого-флористическая характеристика лесных защитных насаждений различного древесного состава в Среднем Прихоперье // Науч. обозрение. 2011. № 4. С. 11 – 23.

Ковылина О. П., Ковылин Н. В., Сухенко Н. В. Исследование роста защитных лесных полос разного видового состава в Ширинской степи Хакасии // Хвойные бореальной зоны. 2011. Т. XXVIII, № 1 – 2. С. 27 – 33.

Колесниченко М. В. Биохимическое взаимовлияние древесных растений. 2-е изд., перераб. и доп. М. : Лесная пром-ть, 1976. 184 с.

Кузьмичев, А. М., Золотухин А. И. Повреждения древесных растений экстремально высокими температурами и засухой летом 2010 г. в Среднем Прихоперье // Вестн. Саратов. гос. аграрного ун-та им. Н. И. Вавилова. 2012. № 1. С. 32 – 36.

Паркина И. Н. Особенности биологической активности почвы в фитогенном поле березы повислой // Вестн. Самар. гос. ун-та. Естественнонаучная серия. 2006. № 7 (47). С. 148 – 153.

Попов В. К. Березовые леса Центральной лесостепи России. Воронеж : Изд-во Воронеж. ун-та, 2003. 434 с.

Раков Н., Сенатор С., Саксонов С. Плач по березам // FLORA FOLIUMII : газ. Тольятин. отд-ния Рус. бот. о-ва. 2011. № 29. 5 окт. С. 2 – 5.

УДК 574.583(28)(470.324)

МЕЖГОДОВЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ЛЕТНЕГО ЗООПЛАНКТОНА ПОЙМЕННЫХ ОЗЁР р. ХОПЁР

А. В. Крылов

*Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН
Россия, 1525742, Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок
E-mail: krylov@ibiw.yaroslavl.ru*

Поступила в редакцию 14.01.13 г.

Межгодовые изменения летнего зоопланктона пойменных озёр р. Хопёр. – Крылов А. В. – По показателям зоопланктона озёра поймы р. Хопер на территории заповедника можно отнести к эвтрофно-гипертрофным водоёмам. Выявлено, что в год интенсивного разлива р. Хопер трофность пойменных водоёмов возрастает, в зоопланктоне увеличивается разнообразие коловраток, их численность, биомасса и относительное обилие. В наибольшей степени это проявляется в прибрежье, где снижается общая численность и биомасса зоопланктона. В центральных участках озёр повышается численность и биомасса зоопланктона, доля ракообразных и разнообразие коловраток. В зоопланктоне центральных участков водоёмов, отличающихся наибольшим сроком затопления побережья после половодья, увеличивается доля коловраток в общей численности и биомассе сообществ. Одновременно ежегодно затопляемые озера характеризуются максимальным видовым богатством.

Ключевые слова: пойменные озёра, зоопланктон, число видов, численность, биомасса, половодье, эвтрофирование.

Interannual changes of the summer zooplankton in lakes of the Khopyor River flood plain. – Krylov A. V. – The lakes of the Khopyor River flood plain on the reserve area can be classified as eutrophic-hypertrophic reservoirs by zooplankton indices. The trophic level of the flood plain lakes has been revealed to increase in a year of intensive overflow of the Khopyor River, the Rotifera variety, numbers, biomass, and relative abundance in the zooplankton rises. It is most evident in the coastal zone, where the total numbers and biomass of the zooplankton decreases. The number and biomass of zooplankton, the fraction of Crustacea, and the Rotifera variety rise at central sites of the lakes. The fraction of Rotifera in the total numbers and the biomass of zooplankton communities increase at central sites of the reservoirs with the longest coast flooding after high water. Simultaneously, the annual flooding lakes are characterized by the maximum specific richness.

Key words: floodplain lakes, zooplankton, number of species, abundance, biomass, high water, eutrophication.

ВВЕДЕНИЕ

Пойменный комплекс озёр – неотъемлемый элемент речных систем. Они играют важную роль в формировании видового состава гидробионтов всех водных объектов речной системы, включая главный водоток. Особое значение пойменные водоёмы имеют в Хопёрском государственном природном заповеднике. Именно с ними связано существование русской выхухоли (*Desmana moschata* (Linnaeus, 1758)) – вида, занесенного в Красную книгу России с категорией 2: сокращающийся в численности редкий реликтовый вид. Одним из основных факторов, оказывающих влияние на состояние популяций выхухоли, выступает гидробиологичес-

МЕЖГОДОВЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ЛЕТНЕГО ЗООПЛАНКТОНА

кий режим водоёмов, в частности, развитие водных макробеспозвоночных, которые составляют основу питания зверька.

Ведущий фактор формирования морфометрических и биологических характеристик пойменных озёр – гидрологический режим реки. Для обеспечения нормальной жизнедеятельности природного комплекса поймы требуется ее периодическое затопление, обеспечиваемое половодьями и паводками, которые не только орошают пойму, но и одновременно удобряют ее взвешенными и растворенными в воде питательными веществами. Периодическое затопление поймы водами половодий и паводков называется поёмностью (Фашцевский, 2007). Этот очень важный гидроэкологический показатель режима рек является индикатором качества и продуктивности пойменных земель и биологического режима озёр. Было показано влияние поёмности на урожай трав в поймах рек Печоры и Вычегды (Фашцевский, 2007), указывалось, что чем интенсивнее и регулярнее разлив, тем моложе средний сукцессионный возраст растительных сообществ (Максимов, 1974; Мосин, Ефимовская, 2007), богаче видовой состав фитопланктона (Яценко-Степанова, 2011) и макробеспозвоночных пойменных озёр (Прокин, Решетников, 2013).

Данная работа посвящена изучению зоопланктона. Во-первых, сообщества планктонных беспозвоночных наиболее быстро реагируют на изменение условий среды, что позволяет достичь основной цели исследования: изучить изменения гидробиологических характеристик пойменных водоёмов в зависимости от интенсивности половодья (или поёмности). Во-вторых, качественный и количественный состав зоопланктона позволяет оценить экологическое состояние водных объектов. В-третьих, зоопланктон способен оказывать влияние на донные организмы, так как интенсивная фильтрация эффективно перемещает частицы в водной толще и снижает интенсивность оседания пищи, необходимой для животных бентоса (Korinek et al., 1987; Nummi, 1989).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Пробы собирали в прибрежных и центральных участках 6 пойменных озёр р. Хопёр на территории Хопёрского государственного природного заповедника в июле 2011 и 2012 гг. На глубинах > 1.5 м сборы проводили планктоботометром объемом 5 л от поверхности до дна через каждые 0.5 м, на глубинах < 1 м – ведром с поверхности. Через газ с размером ячеек 64 мкм процеживали 20 – 25 л воды. Пробы фиксировали 4%-ным формалином, камеральную обработку проводили по стандартной методике (Методика..., 1975). Состояние зоопланктона и водных объектов оценивали по числу видов, коэффициенту трофности (Мязметс, 1980), численности, биомассе, доле таксономических групп в общей численности и биомассе.

Площадь озёр варьировала от 0.3 до 12.9 га, глубина – от 2 до 5.9 м (табл. 1). Большое (Б.) Голое и Малое (М.) Голое заливались полыми водами в 2010 – 2011 гг., Крутобережное – в 2010 г., а Ульяновское, Большое (Б.) Щуряче и Большое (Б.) Подпесочное не заливались с 2006 г. до 2012 г. (см. табл. 1). В 2012 г. максимальный подъем воды от уровня марта составил 5 м, что превысило средне-многолетние значения ~ на 1.5 м (Большая вода, 2012). В результате площадь вод-

ной поверхности водоёмов увеличилась на 24 – 60%, исключение наблюдалось лишь в Б. и М. Голых, площадь которых и в 2011 г. составляла 100% от средне-многолетней. Увеличение площади озёр в 2012 г. способствовало сокращению степени их зарастания на 15 – 60%, лишь в оз. Б. Голое она осталась на уровне 2011 г., а в оз. Крутобережное увеличилась на 30% (см. табл. 1).

Таблица 1

Характеристики исследованных пойменных озёр

Характеристика		Озёра					
		Б. Голое	М. Голое	Ульянов-ское	Б. Щу-рячье	Б. Подпе-сочное	Крутобережное
Координаты	с.ш.	51°20.373'	51°19.028'	51°22.243'	51°21.863'	51°22.853'	51°21.905'
	в.д.	41°71.859'	41°72.807'	41°71.364'	41°70.623'	41°70.255'	41°70.209'
*Площадь, га		12.9	4.1	2.8	0.3	2.7	0.7
*Максимальная глубина, м		4.6	2	4.2	3.6	5.9	3.3
Расстояние от русла р. Хопёр, м		210	570	1750	1210	1100	840
*Дата последнего перед 2011 г. заливания полыми водами		2010	2010	2006	2006	2006	2010
*Количество дней заливания полыми водами	2011	26–28	24–26	–	–	–	–
	2012	42–44	42–44	30–35	~ 60	~ 40	~ 30
*Площадь водной поверхно-сти озера, (% от средне-голетней)	2011	100	100	40	60	76	68
	2012	100	100	94	100	100	95
*Степень зарастания, %	2011	50	80	80	90	30	60
	2012	50	65	20	56	20	90
Температура воды, °С	2011	25.0	25.0	27.0	28.0	30.0	32.0
	2012	25.7	25.0	26.8	26.6	27.3	26.0

Примечание. * – данные любезно предоставлены Е. В. Печенюк (Хопёрский государственный природный заповедник).

В 2012 г. температура воды исследованных озёр была меньше, чем в 2011 г. (см. табл. 1), который вошел в ряд самых теплых лет за период инструментальных наблюдений. В среднем по территории России сезонная аномалия температуры в 2011 г. составила +1.40°С (Доклад..., 2012). В нем выделялись экстремально теплая весна (+2.56°С) и лето (+1.40°С). Весна оказалась второй после 1990 г. (+3.12°С), а лето – третьим после уникального 2010 г. (соответственно +1.78 и +1.45°С). Исключение наблюдалось лишь в оз. Б. Голое, вода которого в 2012 г. характеризовалась даже несколько более высокой температурой, чем в жаркий 2011 г. Это, скорее всего, могло быть связано с изменением режима грунтового питания.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Наибольшим числом видов характеризовался зоопланктон озёр М. и Б. Голые – 56 и 52 видов соответственно, наименьшим – оз. Ульяновское – 32 вида, в озерах Б. Щурячье, Б. Подпесочное и Крутобережное отмечено 44 – 45 видов (табл. 2).

В 2011 г. в зоопланктоне исследованных озёр было обнаружено 102 вида, в 2012 г. видовое богатство сокращалось до 73. Более всего снижалось разнообразие

МЕЖГОДОВЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ЛЕТНЕГО ЗООПЛАНКТОНА

велоногих – на 56.3% (с 16 видов в 2011 г. до 7 видов в 2012 г.) и ветвистоусых ракообразных – на 43.4% (с 30 до 17 видов соответственно), а число видов коловраток уменьшалось лишь на 12.5% (с 56 до 49 видов). Независимо от этого в 2012 г. в каждом водоеме возрастало разнообразие коловраток (см. табл. 2). Исключение составлял зоопланктон литоральной зоны оз. М. Голое, где число видов Rotifera сокращалось, а также центральной части оз. Б. Подпесочное, где оно оставалось без изменений.

Таблица 2

Число видов зоопланктона и коэффициент трофности исследованных озёр

Показатель	Таксон	Озёра											
		Б. Голое		М. Голое		Ульяновское		Б. Щурячье		Б. Подпесочное		Крутобережное	
		2011	2012	2011	2012	2011	2012	2011	2012	2011	2012	2011	2012
Коэффициент трофности		10.0	16.5	3.3	5.0	5.0	13.7	2.8	41.6	8.0	22.0	2.6	14.8
Число видов в прибрежье	Rotifera	15	18	16	11	5	9	10	21	3	17	7	15
	Copepoda	6	1	7	3	1	3	3	3	4	2	8	3
	Cladocera	10	2	13	9	2	2	9	3	4	5	7	4
	Всего	31	21	36	23	8	14	22	27	11	24	22	22
Число видов в центре	Rotifera	12	13	13	–	9	15	9	16	14	14	10	15
	Copepoda	3	1	0	–	1	2	1	3	2	3	1	4
	Cladocera	3	3	5	–	0	2	7	2	2	1	3	4
	Всего	18	17	18	–	9	15	17	21	18	18	14	23
Общее число видов	Rotifera	21	22	23	–	8	16	13	25	16	22	14	19
		33		31		23		29		31		24	
	Copepoda	7	1	7	–	2	4	3	4	4	3	8	4
		6		7		4		5		5		9	
	Cladocera	11	3	14	–	2	3	11	2	5	5	8	5
		13		18		5		11		9		11	
	Всего	39	26	44	–	12	23	27	31	25	30	30	28
		52		56		32		45		45		44	

Примечание. Прочерк означает отсутствие данных.

По величине коэффициента трофности в 2011 г. озёра Крутобережное, Б. Щурячье и М. Голое характеризовались как эвтрофные, а Ульяновское, Б. Подпесочное и Б. Голое – как гипертрофные (см. табл. 2).

В 2012 г. все водоёмы перешли в разряд гипертрофных. Наибольшее увеличение коэффициента трофности наблюдалось в озёрах Крутобережное и Б. Щурячье, которые в 2011 г. имели наименьшие величины коэффициентов.

В литоральной зоне озёр Б. Голое, М. Голое, Б. Щурячье и Б. Подпесочное в 2012 г. сокращались численность и биомасса зоопланктона (соответственно в 2 – 41 и 2.2 – 64.6 раз), доля ракообразных в общей численности и биомассе сообществ, а относительное обилие Rotifera, напротив, возрастало (табл. 3, 4).

В 2011 г. в части этих озёр среди доминирующих видов отмечены индикаторы эвтрофных вод: по численности – *Brachionus angularis* Gosse (Б. Голое), *Hexarthra mira* (Hudson) (Б. Щурячье); по биомассе – *H. mira* (Б. Щурячье) и *Thermocyclops crassus* (Fischer) (Б. Подпесочное). Кроме них в число доминантов входили юве-

нильные циклопы (все водоёмы), *Acroperus harpae* (Baird) (М. Голое), *Ceriodaphnia reticulata* (Jurine) (М. Голое) и *Diaphanosoma brachyurum* Lievin (Б. Щурячье). В 2012 г. в водоёмах увеличивалось число доминирующих видов-индикаторов высокой степени органической нагрузки – *Asplanchna priodonta* Gosse (Б. Голое), способная массово развиваться в крайне неблагоприятных условиях (Андроникова, Распопов, 2007), *Filinia longiseta* (Ehrenberg) (Б. Голое), *Brachionus variabilis* Hempel (М. Голое), *Polyarthra longiremis* Carlin (Б. Щурячье), *Bosmina* (*Bosmina*) *longirostris* (O. F. Müller) (Б. Подпесочное). Они доминировали наряду с другими видами-индикаторами: *Hexarthra mira* (Б. Щурячье, Б. Подпесочное), кроме которых массового развития достигали ювенильные циклопы, *Euchlanis dilatata* Ehrenberg (Б. Голое), *Synchaeta pectinata* Ehrb. (Б. Щурячье), *Polyarthra vulgaris* Carlin (Б. Щурячье), *Simocephalus vetulus* (O. F. Müller) (М. Голое) и *Scapholeberis mucronata* (O. F. Müller) (Б. Подпесочное).

Таблица 3

Численность и доля таксономических групп в общей численности зоопланктона исследованных озёр

Озеро	Год	Доля (%) в общей численности			Общая численность, тыс. экз./м ³
		Rotifera	Copepoda	Cladocera	
Литоральная зона					
Б. Голое	2011	56.4	42.0	1.6	1041.2
	2012	73.7	25.2	1.1	25.0
М. Голое	2011	10.3	82.5	7.2	209.3
	2012	44.5	48.2	7.4	24.9
Ульяновское	2011	99.2	0.4	0.4	75.6
	2012	79.5	20.3	0.2	159.6
Б. Щурячье	2011	30.1	49.5	20.4	285.7
	2012	69.7	29.9	0.4	147.1
Б. Подпесочное	2011	3.1	88.4	8.5	75.3
	2012	69.7	24.4	5.9	26.5
Крутобережное	2011	33.9	24.0	42.1	212.1
	2012	30.9	67.8	1.3	490.0
Центральная зона					
Б. Голое	2011	23.1	76.8	0.11	371.0
	2012	95.9	4.0	0.13	786.6
М. Голое	2011	30.7	69.2	0.07	195.4
	2012	–	–	–	–
Ульяновское	2011	98.9	1.1	0.00	124.9
	2012	97.8	2.2	0.01	1302.0
Б. Щурячье	2011	36.8	59.8	3.39	109.2
	2012	87.4	12.6	0.01	607.8
Б. Подпесочное	2011	87.3	11.7	1.01	296.8
	2012	83.5	16.5	0.04	937.3
Крутобережное	2011	76.1	23.0	0.93	112.3
	2012	36.1	63.7	0.19	480.6

Примечание. Прочерк означает отсутствие данных.

МЕЖГОДОВЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ЛЕТНЕГО ЗООПЛАНКТОНА

Таблица 4

Биомасса и доля таксономических групп в общей биомассе зоопланктона исследованных озёр

Озеро	Год	Доля (%) в общей биомассе			Общая биомасса, г/м ³
		Rotifera	Copepoda	Cladocera	
Литоральная зона					
Б. Голое	2011	3.0	29.5	67.6	7.54
	2012	84.2	13.8	2.0	0.12
М. Голое	2011	3.0	60.0	37.0	1.13
	2012	12.7	40.4	46.9	0.18
Ульяновское	2011	98.4	0.6	1.1	0.31
	2012	32.3	65.6	2.1	0.14
Б. Щурячье	2011	11.3	31.8	57.0	1.35
	2012	42.0	51.8	6.2	0.27
Б. Подпесочное	2011	0.2	89.2	10.6	0.50
	2012	18.5	32.8	48.6	0.11
Крутобережное	2011	5.9	40.3	53.8	1.70
	2012	2.8	95.5	1.7	3.62
Центральная зона					
Б. Голое	2011	5.1	94.8	0.0	1.29
	2012	97.7	2.0	0.4	3.84
М. Голое	2011	12.1	87.4	0.5	0.21
	2012	–	–	–	–
Ульяновское	2011	97.5	2.5	0.0	0.35
	2012	90.5	9.2	0.2	0.77
Б. Щурячье	2011	29.7	51.3	19.0	0.33
	2012	91.0	8.9	0.1	1.99
Б. Подпесочное	2011	87.8	10.2	2.0	0.46
	2012	86.0	13.8	0.2	2.68
Крутобережное	2011	81.8	16.3	2.0	0.26
	2012	18.2	81.2	0.6	2.27

Примечание. Прочерк означает отсутствие данных.

В прибрежье озёр Ульяновское и Крутобережное наблюдались иные изменения: численность зоопланктона и относительное обилие веслоногих ракообразных увеличивались, уменьшалась доля коловраток, а в оз. Крутобережное также повышалась биомасса. В оз. Ульяновское среди доминирующих видов были индикаторы вод с высокой степенью органической нагрузки: по численности – *Asplanchna priodonta*, *Brachionus diversicornis* (Daday), *B. forficula* (Wierzejski); по биомассе – *B. diversicornis* и *Asplanchna priodonta*. В оз. Крутобережное по численности доминировали копеподиты Cyclopoidea и *Chydorus sphaericus* (O. F. Müller), по биомассе к ним добавлялся *Eucyclops serrulatus* (Fischer). В 2012 г. уже в обоих озерах среди доминирующих видов отмечены индикаторы эвтрофирования. Среди них по численности в оз. Ульяновское доминировали *Brachionus angularis*, *Keratella cochlearis* (Gosse), *Polyarthra longiremis*, кроме которых в состав доминантов вхо-

дили *P. vulgaris* и науплиусы циклопов, по биомассе – *Brachionus angularis*, науплиусы, копеподиты и взрослые *Thermocyclops crassus*. В оз. Крутобережное по численности массового развития достигали *Keratella cochlearis*, науплиусы, копеподиты и взрослые *Thermocyclops crassus*, по биомассе – копеподиты и взрослые *Th. crassus* и *Mesocyclops leuckarti*.

В центральных участках озер в 2012 г. численность и биомасса зоопланктона были выше в 2.1 – 10.4 и 2.2 – 8.6 раза, чем в аналогичный период 2011 г. (см. табл. 3, 4). В общей численности и биомассе зоопланктона озёр Б. Щурячье и Б. Голое возрастала доля коловраток, в остальных водоемах увеличивалось относительное обилие веслоногих ракообразных, что наиболее ярко проявлялось в оз. Крутобережное. В 2011 г. среди доминирующих по численности видов в ряде озер были представители индикаторов высокотрофных вод: по численности – *Hexarthra mira* (оз. Б. Щурячье), *Trichocerca capucina* (Wierzejski et Zacharias) (Ульяновское), *Brachionus diversicornis* (Ульяновское, Крутобережное), *B. forficula* (Б. Подпесочное), *B. angularis* (Б. Подпесочное), кроме которых в составе доминантов отмечены ювенильные Cyclozoidea, *Synchaeta pectinata* (Б. Подпесочное, Крутобережное); по биомассе – *Brachionus diversicornis* (Ульяновское, Б. Подпесочное, Крутобережное), *Thermocyclops crassus* (Б. Голое), а также *Asplanchna priodonta* (Ульяновское, Б. Подпесочное), *Ascomorpha ovalis* (Bergendal) (М. Голое), *Synchaeta pectinata* (Б. Подпесочное, Крутобережное), копеподиты Cyclozoidea и *Scapholeberis mucronata* (Б. Щурячье). В 2012 г. число индикаторов эвтрофных вод среди доминирующих видов возросло: по численности массового развития достигали *Keratella cochlearis* (Б. Голое, Ульяновское, Б. Подпесочное), *Filinia longiseta* (Б. Голое, Б. Подпесочное), *Hexarthra mira* (Б. Щурячье), *Asplanchna priodonta* (Б. Голое), *Thermocyclops crassus* (Крутобережное), а также *Synchaeta oblonga* (Б. Подпесочное) и ювенильные циклопы (Б. Подпесочное, Крутобережное); по биомассе – *Hexarthra mira* (Б. Щурячье), *Keratella cochlearis* (Ульяновское), *Asplanchna priodonta* (Б. Голое, Б. Щурячье, Б. Подпесочное), *Thermocyclops crassus* (Крутобережное), кроме которых в состав доминантов входили *Synchaeta pectinata* (Ульяновское), науплиусы и копеподиты Cyclozoidea (Б. Щурячье, Крутобережное), *Mesocyclops leuckarti* (Крутобережное).

В 2011 г. в большинстве водоёмов наиболее количественно богатый зоопланктон регистрировался в литоральной зоне (численность была больше в 1.1 – 2.8 раза, биомасса – в 1.1 – 6.4 раза). Исключение составляла ситуация в оз. Б. Подпесочное, где по численности первенствовал зоопланктон центрального участка, а также оз. Ульяновское, в центре которого была выше и численность и биомасса планктонных беспозвоночных. В 2012 г. ситуация кардинально изменилась: наибольшая численность и биомасса наблюдалась в центре водоемов, лишь в оз. Крутобережное – в литоральной зоне.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Полученные результаты свидетельствуют, что после мощного половодья 2012 г. в зоопланктоне озёр произошли перестройки, часть которых указывает на эвтрофирование (Андроникова, 1996). Наиболее яркие изменения фиксировались в

литеральной зоне озёр, где зоопланктон в 2011 г. характеризовал более трофные условия, чем наблюдались в центре. Привнесение в 2012 г. органических и биогенных веществ с речными водами, разложение затопленной почвы и прибрежно-водных растений спровоцировали то, что сообщества зоопланктона здесь имели такие структурные показатели, какие наблюдаются в гипертрофных водоёмах, находящихся в условиях высокой степени органической нагрузки. Для них характерно снижение численности и биомассы сообществ за счет высокого обилия коловраток, увеличение в составе доминирующих видов индикаторов высокотрофных условий.

Нужно отметить, что в части озёр наблюдались несколько иные изменения зоопланктона, что, очевидно, связано с некоторыми особенностями водоёмов. Озеро Крутобережное характеризовалось затоплением в 2010 г. и являлось единственным водоёмом, степень зарастания которого в 2012 г. увеличивалась, а температура воды снижалась с 32 до 26°C. Все это могло способствовать повышению количества ракообразных, увеличению общей численности и биомассы сообщества планктонных беспозвоночных. Озеро Ульяновское, напротив, не заливалось весенними водами на протяжении 6 лет, в 2011 г. характеризовалось «цветением» воды, минимальной биомассой зоопланктона, наибольшим относительным обилием коловраток в общей численности и биомассе сообществ. Увеличение площади водоёма в 2012 г. более чем в 2 раза и значительное сокращение площади высших водных растений привели к изменениям зоопланктона, аналогичным наблюдаемым в оз. Крутобережное: снижению обилия Rotifera, повышению доли Copepoda, а также общей численности и биомассы зоопланктона.

Мощное половодье, затопление и разложение почвы и прибрежно-водных растений вызывали эвтрофирование и центральных участков озёр. Здесь также возрастало разнообразие коловраток, однако численность и биомасса зоопланктона увеличивались, в том числе за счет ракообразных. Лишь в центральных участках озер Б. Щуряче и Б. Голое наблюдались изменения зоопланктона, свидетельствующие о большей, чем в других водоёмах, степени эвтрофирования: регистрировалось увеличение доли коловраток в общей численности и биомассе сообществ. Можно лишь предположить причины этих специфических изменений. На наш взгляд, в оз. Б. Щуряче это связано с первым за последние 6 лет затоплением речными водами участков побережья и наибольшим сроком заливания полыми водами (см. табл. 1). В оз. Б. Голое также увеличился срок затопления фактически в 1.5 раза, однако это нельзя принять за основную причину изменений зоопланктона, так как аналогичное увеличение сроков произошло и в оз. М. Голое, но в нем таких последствий не наблюдалось. По всей видимости, определенную роль здесь играл выход грунтовых вод, при котором в меньшем по площади оз. М. Голое температура воды была на том же уровне, что и в 2011 г., в то время, как в оз. Б. Голое – выше (см. табл. 1).

Увеличение площадей озёр, разложение затопленной почвы и растений вызвало нарушение горизонтального распределения зоопланктона. Так, в 2011 г. водоёмы характеризовались большими показателями количественного развития сообществ зоопланктона в литеральной зоне, что характерно для абсолютного большин-

ства пресноводных экосистем. Исключение наблюдалось при наименьшей степени зарастания литорали (оз. Б. Подпесочное) и в условиях наиболее низкого качества среды (оз. Ульяновское). В 2012 г. ухудшение условий обитания на мелководьях при высоком уровне органической нагрузки способствовало преобладанию коловраток и частичной деградации сообществ, в результате чего наибольшие численности и биомассы зоопланктона обнаруживались в центре водоёмов. Лишь в одном случае – при увеличении степени зарастания (оз. Крутобережное) – по численности и биомассе зоопланктона первенствовала литоральная зона.

Как правило, пойменные озёра характеризуются высокой трофностью, о чем свидетельствуют данные по первичным продуцентам (Анциферова, 2005; Номоконова, 2009) и видовому составу зоопланктона (Миколайчук, Барановский, 2003). Некоторые исследователи фитопланктона (Анциферова, 2005) склонны высокий трофический статус пойменных озёр связывать с антропогенной нагрузкой. Однако, на наш взгляд, такая ситуация в меньшей степени связана с антропогенным воздействием, а представляет собой вполне закономерное явление. Пойменные водоёмы по морфометрическим показателем соответствуют высокотрофным водоёмам, характеризующимся малыми глубинами, высокими температурами воды в летний сезон, большой степенью зарастания макрофитами.

Межгодовые изменения гидробиологического режима пойменных озёр и, в частности, состояние зоопланктона, могут определяться рядом факторов, среди которых ведущую роль играет интенсивность и периодичность разливов главной реки системы. Для растительных сообществ пойменных комплексов известно, что чем интенсивнее разлив, тем моложе их средний сукцессионный возраст (Максимов, 1974; Мосин, Ефимовская, 2007). Однако данные наших исследований свидетельствуют, что независимо от периодичности затопления полыми водами мощные разливы главной реки способствуют изменению видового состава и количественных показателей развития зоопланктона пойменных озёр, характеризующих их переход на поздние стадии олиготрофно-эвтрофной (олиготрофно-дистрофной) сукцессии. Известно, что на пойме в паводки скорость течения воды медленная и взвешенный материал выпадает в осадок (Поздняков, 1988; Фащевский, 2007). Именно это и определяет интенсификацию эвтрофирования пойменных водоёмов. Важно отметить, что мощное половодье 2012 г. способствовало эвтрофированию озёр даже в большей степени, чем высокие температуры жаркого лета 2011 г., при которых, как известно, наблюдается термическое эвтрофирование разнотипных водных объектов (Безносов и др., 2002; Веригин, 1977; Копылов и др., 2012). Одновременно ежегодная связь с главной рекой во время половодья способствует формированию наиболее богатого видового состава зоопланктона, что наблюдалось в озёрах Б. и М. Голое и ранее отмечалось для фитопланктона (Яценко-Степанова, 2011), а также макробеспозвоночных бентоса и зарослей макрофитов (Прокин, Решетников, 2013).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Видовой состав, количественное развитие и соотношение таксономических групп зоопланктона характеризуют пойменные озёра р. Хопёр на территории Хо-

МЕЖГОДОВЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ЛЕТНЕГО ЗООПЛАНКТОНА

пёрского государственного природного заповедника как эвтрофно-гипертрофные водоёмы. В годы интенсивного разлива р. Хопёр в зоопланктоне озер возрастает разнообразие коловраток, их численность, биомасса и относительное обилие. В наибольшей степени это характерно для литоральной зоны, где снижается общая численность и биомасса зоопланктона, возрастает число доминирующих видов-индикаторов высокой степени органической нагрузки. В то же самое время в центральных участках озёр увеличение органической нагрузки стимулирует увеличение численности и биомассы зоопланктона, хотя в его видовом составе также возрастает разнообразие коловраток, увеличивается число доминирующих видов-индикаторов высокотрофных условий. В озёрах, отличающихся наибольшими сроками затопления, и в центральных участках увеличивается доля коловраток в общей численности и биомассе зоопланктона.

Следовательно, интенсивное половодье (или увеличение поемности) способствует изменению видового состава и количественных показателей развития зоопланктона пойменных озёр, характеризующих их переход на поздние сукцессионные стадии. Одновременно ежегодная связь с главной рекой во время половодья способствует формированию наиболее богатого видового состава.

Автор искренне благодарит администрацию Хопёрского государственного природного заповедника в лице зам. директора Н. А. Карпова за содействие в проведении исследований и старшего научного сотрудника Е. В. Печенюк за ценные консультации и предоставленные данные по межгодовым изменениям морфометрических характеристик и степени зарастания озёр, а также А. И. Цветкова (ИБВВ РАН) за помощь в отборе проб и определении местоположения озёр относительно р. Хопёр.

Исследования проведены при финансовой поддержке Программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Живая природа: современное состояние и проблемы развития», подпрограмма «Биоразнообразие: состояние и динамика».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андроникова И. Н.* Структурно-функциональная организация зоопланктона озерных экосистем разных трофических типов. СПб. : Наука. С.-Петербург. отд-ние, 1996. 189 с.
- Андроникова И. Н., Распопов И. М.* Зоны экологического риска в прибрежных районах Ладожского озера // Биология внутр. вод. 2007. № 2. С. 3 – 10.
- Анциферова Г. А.* Биоиндикация в геоэкологии: об эвтрофировании межледниковых, голоценовых и современных поверхностных водных экосистем бассейна Верхнего Дона // Вестн. Воронеж. ун-та. Геология. 2005. № 1. С. 240 – 250.
- Безносков В. Н., Кучкина М. А., Суздалева А. Л.* Исследование процесса термического эвтрофирования в водоемах-охладителях АЭС // Водные ресурсы. 2002. Т. 29, № 5. С. 610 – 615.
- Большая вода // Хопёрский гос. природный заповедник [Электронный ресурс] / Мин-во природных ресурсов и экологии РФ. 2012. URL: <http://www.hoperzap.ru/news/bolshayavoda.php> (дата обращения: 25.12.2012).
- Веригин Б. В.* О явлении термического эвтрофирования водоемов // Гидробиол. журн. 1977. Т. 13, № 5. С. 98 – 105.
- Доклад об особенностях климата на территории Российской Федерации за 2011 год // Гидрометцентр России [Электронный ресурс] / Федеральная служба по гидрометеорологии

и мониторингу окружающей среды. М., 2012. URL: <http://meteoinfo.ru/media/climate/rus-clim-2011.pdf> (дата обращения: 25.12.2012).

Копылов А. И., Лазарева В. И., Минеева Н. М., Масленникова Т. С., Стройнов Я. В. Влияние аномально высокой температуры воды на развитие планктонного сообщества водохранилищ Средней Волги летом 2010 г. // Докл. АН. 2012. Т. 442, № 1. С. 133 – 135.

Максимов А. А. Структура и динамика биоценозов речных долин. Новосибирск : Наука. Сиб. отд-ние, 1974. 257 с.

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

Миколайчук Т. В., Барановский Б. А. Биоразнообразие пойменных макрофитных озёр Днепровско-Орельского природного заповедника // Вісн. Дніпропетров. ун-ту. Біологія. Екологія. 2003. Т. 11, № 1. С. 34 – 37.

Мосин В. Г., Ефимовская С. Л. Влияние паводков и половодий на динамику и функционирование пойменных природных комплексов долины р. Вычегды // Изв. РГПУ им. А. И. Герцена. 2007. № 38. С. 130 – 135.

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

Поздняков А. В. Динамическое равновесие в рельефообразовании. М. : Наука, 1988. 207 с.

Прокин А. А., Решетников А. Н. Фауна водных макробеспозвоночных пойменных озёр Хоперского заповедника // Тр. Хоперского гос. заповедника. Воронеж : Изд-во Воронеж. ун-та, 2013. Вып. VIII. С. 137 – 157.

Номоконова В. И. Гидрохимический режим и трофическое состояние озёр Самарской Луки и сопредельной территории // Изв. Самар. науч. центра РАН. 2009. Т. 11, № 1. С. 155 – 164.

Фащевский Б. В. Экологическое значение поймы в речных экосистемах // Учён. зап. Рос. гос. гидрометеорол. ун-та. 2007. № 5. С. 118 – 129.

Яценко-Степанова Т. Н. Структурно-функциональная характеристика водорослевого сообщества и ее использование в оценке трофности водоемов озерного типа : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Оренбург, 2011. 47 с.

Korinek V., Fott J., Fuksa J., Lellak J., Prazakova M. Carp ponds of Central Europe // Managed aquatic ecosystems / ed. R. G. Michael. Amsterdam : Elsevier, 1987. P. 29 – 62.

Nummi P. Simulated effects of the beaver on vegetation, invertebrates and ducks // Ann. Zool. Fennici. 1989. Vol. 26. P. 43 – 52.

УДК 574.42+574.47(2-4)+591.9+598.2/9

ПРОСТРАНСТВЕННАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ЛЕТНЕГО НАСЕЛЕНИЯ ПТИЦ СЕВЕРНОГО УРАЛА

С. Г. Ливанов, Л. Г. Вартапетов, Н. Н. Ливанова

*Институт систематики и экологии животных СО РАН
Россия, 630091, Новосибирск, Фрунзе, 11
E-mail: zm2@eco.nsc.ru*

Поступила в редакцию 09.08.13 г.

Пространственная организация летнего населения птиц Северного Урала. – Ливанов С. Г., Вартапетов Л. Г., Ливанова Н. Н. – Для анализа пространственной неоднородности орнитокомплексов использованы результаты маршрутных учетов птиц, проведенных на различных ключевых участках в пределах Северного Урала с 1.06 по 15.07 в 1966 – 2005 гг. За все периоды полевых работ зарегистрировано 154 видов птиц. Суммарная протяженность маршрутов составила около 3000 км. Всего в расчетах задействовано 126 вариантов населения птиц. На основе многомерного факторного анализа составлена иерархическая классификация сообществ птиц. Выявлены основные структурообразующие факторы среды. Результаты анализа показали, что пространственная организация населения птиц Северного Урала ближе всего к таковой Северо-Восточного Алтая.

Ключевые слова: население птиц, пространственная структура, факторы среды, многомерный анализ.

Spatial organization of summer bird assemblages in North Urals. – Livanov S. G., Vartapetov L. G., and Livanova N. N. – To estimate spatial heterogeneity in article are analyzed results of route bird counts which have been made in different areas in Northern Urals from 1.06 till 15.07 in 1966 – 2005 For all periods of field works 154 bird species are registered. The total length of routes are about 3000 km. The 126 variants of the bird assemblages of are involved in calculations. Based on multidimensional analysis the hierarchical classification of bird assemblages are comprised. The basic are revealed structure-forming factors of environment. Results of the analysis are shown, that the spatial organization of bird assemblages in Northern Urals Mountains and in Northeast Altai are very similar.

Key words: bird assemblages, spatial structure, environmental factors, multidimensional analysis.

ВВЕДЕНИЕ

Ряд работ последних десятилетий, направленных на выявление особенностей пространственной организации населения птиц, оценивает специфику пространственной структуры орнитокомплексов таких обширных территорий, как Восточно-Европейская и Западно-Сибирская равнины и Алтайская физико-географическая область (Равкин Е., Равкин Ю., 2005; Цыбулин, 2009). При этом не теряют актуальности исследования разнообразия сообществ птиц в пределах равнинных подзон и отдельных горных провинций (Вартапетов, 1998; Цыбулин, 1999; Юдкин, 2002; Жуков, 2006; Торопов, 2008; Торопов, Граждан, 2010; Соловьев, 2012; Торопов, Шор, 2012). Для Урала уже показаны внутривинциальная неоднородность орнитокомплексов Среднего Урала и особенности пространственно-временной организации населения птиц этой физико-географической горной страны в целом (Ливанов, 2003; Ливанов и др., 2004).

Северный Урал – среднегорный и сильно расчлененный. Высотная поясность растительности четко выражена. Эта провинция сочетает в себе обширные природные ландшафты и территории в различной форме и степени трансформированные человеком. От более южных провинций ее отличает наличие обширных нетронутых ландшафтов, а от более северных – наличие, представительность и разнообразие местообитаний лесного пояса. В этом смысле цель работы – оценка пространственно-типологической организации населения птиц Северного Урала – значима с позиций не только региональной орнитогеографии, но и общей экологии.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Для анализа использованы как собственные, так и заимствованные из публикаций (Естафьев, 1981; Теплов, 2001) результаты маршрутных учётов птиц, проведенных на различных ключевых участках в пределах Северного Урала с 1.06 по 15.07 в 1966 – 1972, 1996 – 2000 и 2003 – 2005 гг. При этом доля материалов, собранных авторами, составляет 83%. За все периоды полевых работ зарегистрировано 154 видов птиц. Суммарная протяженность маршрутов составила около 3000 км. Всего в расчетах задействовано 126 исходных вариантов населения птиц. Данные учётов, неоднократно проведенных в одном местообитании в течение вышеуказанного сезона и ряда лет, предварительно усреднены. В результате получено 45 вариантов, характеризующих пространственную неоднородность населения птиц в пределах типологического природно-антропогенного ландшафтного разнообразия рассматриваемого региона (от гольцов до лесных низкогорий и от первичных до необратимо трансформированных местообитаний). В качестве меры общности населения птиц использован коэффициент сходства Жаккара, модифицированный для количественных признаков (Наумов, 1964; Jaccard, 1902). Иерархическая классификация населения птиц выявлена одним из методов автоматической классификации – качественного аналога факторного анализа (Трофимов, 1976; Трофимов, Равкин, 1980) и методом корреляционных плеяд (Терентьев, 1946). Полнота объяснения классификационных и структурных представлений, а также значимость факторов и их сочетаний оценена по учитываемой дисперсии с помощью линейной качественной аппроксимации – качественного аналога регрессионной модели (Равкин, 1978). Алгоритмы расчетов, принципы составления классификаций, построения графов и оценки значимости факторов и их сочетаний в формировании пространственной неоднородности населения животных подробно описаны ранее (Равкин, Ливанов, 2008), поэтому здесь не приведены. Как и в большинстве ранее опубликованных аналогичных работ, названия птиц даны по «Каталог птиц СССР» (Иванов, 1976).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты представлены в виде классификации населения птиц; структурно-типологического графа, признанного наиболее информативным на уровне подтипов классификации; оценки силы и общности связи факторов среды с изменчивостью населения птиц.

Классификационная схема иерархически упорядочена и для каждого таксона приведены первые пять лидирующих вида (по убыванию среднего обилия) и их

ПРОСТРАНСТВЕННАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ЛЕТНЕГО НАСЕЛЕНИЯ ПТИЦ

доля в населении (%); плотность населения (особи/км²), общее и фоновое (в скобках) число видов (т.е. видов, обилие которых составило не менее 1 особи/км²). Последними приведены преобладающие по числу особей типы фауны в порядке убывания с указанием их доли (%). Все показатели рассчитаны для каждого характеризуемого таксона в среднем. Информативность классификации составила 68% (коэффициент множественной корреляции 0.82).

Система населения незастроенной суши

1. Горно-тундровый тип населения птиц (всех тундр субнивального, горно-тундрового и криволесно-редколесного поясов, включая каменистые, моховые, лишайниковые, луговые и их сочетания, с участием и без участия ерниковых и ягоdnиковых кустарничков и стланников, а также кустарниковых зарослей и криволесий), %: луговой конёк – 49, овсянка-крошка – 9, чечётка – 8, тундряная куропатка – 7, таловка – 6; плотность населения в среднем – 236 особи/км² / общее число встреченных видов – 25 (из них фоновых 15); представителей европейского типа фауны – 52, сибирского – 26, транспалеарктов – 11, арктического типа – 9 и тибетского – 2.

Подтипы населения

1.1. тундровый (всех тундр субнивального, горно-тундрового и криволесно-редколесного поясов, в том числе и с участием стланников), %: луговой конёк – 57, овсянка-крошка – 10, тундряная куропатка – 7, варакушка и каменка – по 5; 312/16(14); европейского типа – 60, сибирского – 16, транспалеарктов – 12, арктического типа – 10 и тибетского – 2;

1.2. кустарниково-криволесный (кустарниковых зарослей в сочетании с тундровыми участками горно-тундрового и криволесно-редколесного поясов и криволесий криволесно-редколесного пояса), %: чечётка – 43, таловка – 19, луговой конёк – 9, тундряная куропатка – 6 и кедровка – 5; 110/20(13); сибирского типа – 73, европейского – 14, арктического – 6, транспалеарктов – 4, тибетского и китайского типов – по 1.

2. Горно-лесной тип населения птиц (редколесий, лесных и частично облесенных местообитаний криволесно-редколесного и лесного поясов), %: таловка – 12, юрок – 11, клёст-еловик – 8, пухляк – 6 и весничка – 5; 440/120 (46); сибирского типа – 64, европейского – 22, транспалеарктов – 7, китайского типа – 5 и тибетского – 2.

Подтипы населения

2.1. лесо-лугово-кустарниковый (переувлажненных и заболоченных разреженных лесов и частично облесенных местообитаний), %: таловка – 17, юрок – 13, овсянка-крошка – 19, весничка – 8, луговой конёк – 6; 684/72(38); сибирского типа – 62, европейского – 18, транспалеарктов – 16 и тибетского типа – 4.

классы населения

2.1.1. мозаичных и разреженных лесов, %: таловка – 21, юрок – 12, овсянка-крошка – 11, весничка – 7, чечётка – 6; 1078/56(38); сибирского типа – 68, европейского – 15, транспалеарктов – 13 и тибетского типа – 4;

2.1.2. частично облесенных переувлажненных и заболоченных местообитаний, %: юрок – 13, весничка – 10, таловка – 9, луговой конёк – 8, овсянка-крошка –

7; 388/48(35); сибирского типа – 49, европейского – 24, транспалеарктов – 17, тибетского типа – 7 и арктического – 3.

2.2. *темнохвойно-таёжный* (редколесий и лесов со значительной долей кедра и ели криволесно-редколесного и лесного поясов), %: клёст-еловик – 17, юрок – 11, пухляк и таловка по – 10, зелёная пеночка – 6; 371/83(35), сибирского типа – 72, европейского – 19, китайского – 7 и транспалеарктов – 2.

классы населения

2.2.1. кедрово-еловых редколесий и лесов местами с участием сосны, %: пухляк – 16, зелёная пеночка – 11, клёст-еловик и юрок по – 10, чечётка – 6; 323/59(27); сибирского типа – 65, европейского – 20, китайского – 14 и транспалеарктов – 1;

2.2.2. еловых и производных от них спелых лесов, %: клёст-еловик – 33, юрок – 10, таловка – 9, пухляк – 7, желтоголовый королёк – 4; 408/49(29); сибирского типа – 79, европейского – 17, китайского – 3 и транспалеарктов – 1;

2.2.3. молодых и средневозрастных елово-берёзовых лесов, %: таловка – 17, юрок – 13, чернозобый дрозд и клёст-еловик по – 7, весничка – 6; 392/67(39); сибирского типа – 71, европейского – 21, китайского – 6 и транспалеарктов – 2;

2.3. *сосново-боровой* (сосновых и производных от них лесов), %: пухляк – 12, зяблик – 10, юрок – 8, чиж – 7, теньковка – 6; 288/60(37); европейского типа – 43, сибирского – 42, китайского – 11 и транспалеарктов – 4.

классы населения

2.3.1. сосновых и производных от них спелых лесов, %: пухляк – 14, юрок – 12, зяблик – 11, зелёный конёк – 8, горихвостка-лысушка – 7; 274/48(27); сибирского типа – 49, европейского – 34, китайского – 15 и транспалеарктов – 2;

2.3.2. припоселковых и пригородных сосновых и производных от них лесов, %: теньковка – 11, пухляк, чиж и зяблик – по 10, рябинник 8; 288/60(37); европейского типа – 55, сибирского – 32, китайского – 6 и транспалеарктов – 7.

3. *Верхово-болотный тип населения птиц* (открытых верховых болот и низкорослых рямов), %: жёлтая трясогузка – 27, черноголовый чекан – 17, дубровник – 15, овсянка-крошка – 8, луговой чекан 5; 132/37(17); транспалеарктов – 48, китайского типа – 18, европейского и сибирского – по 17.

Система населения застроенной суши

4. *Селитебный тип населения птиц* (селитебных и промышленных поселковых и городских местообитаний), %: домовый воробей – 33, сизый голубь – 20, белая трясогузка – 11, полевой воробей – 7, большая синица – 5; 547/52(30); транспалеарктов – 58, средиземноморского типа – 21, европейского – 17, китайского и сибирского – по 2.

Система населения водно-околоводных сообществ

5. *Водно-околоводный тип населения птиц* (водотоков и водоёмов), %: оляпка – 50, горная трясогузка – 25, перевозчик – 7, белая трясогузка – 4, чирок-свиистунок – 3; 70/46(6); транспалеарктов – 93, сибирского типа – 4, европейского – 2 и голарктического – 1.

ПРОСТРАНСТВЕННАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ЛЕТНЕГО НАСЕЛЕНИЯ ПТИЦ

Подтипы населения

5.1. *речной* (всех рек), %: оляпка – 54, горная трясогузка – 27, перевозчик – 7, чирок-свистун и белая трясогузка – по 3; 96/33(6); транспалеарктов – 97 и сибирского типа – 3.

классы населения

5.1.1. *малых рек*, %: оляпка – 62, горная трясогузка – 31, перевозчик – 4, белая трясогузка – 3; 169/4(4); транспалеарктов – 100;

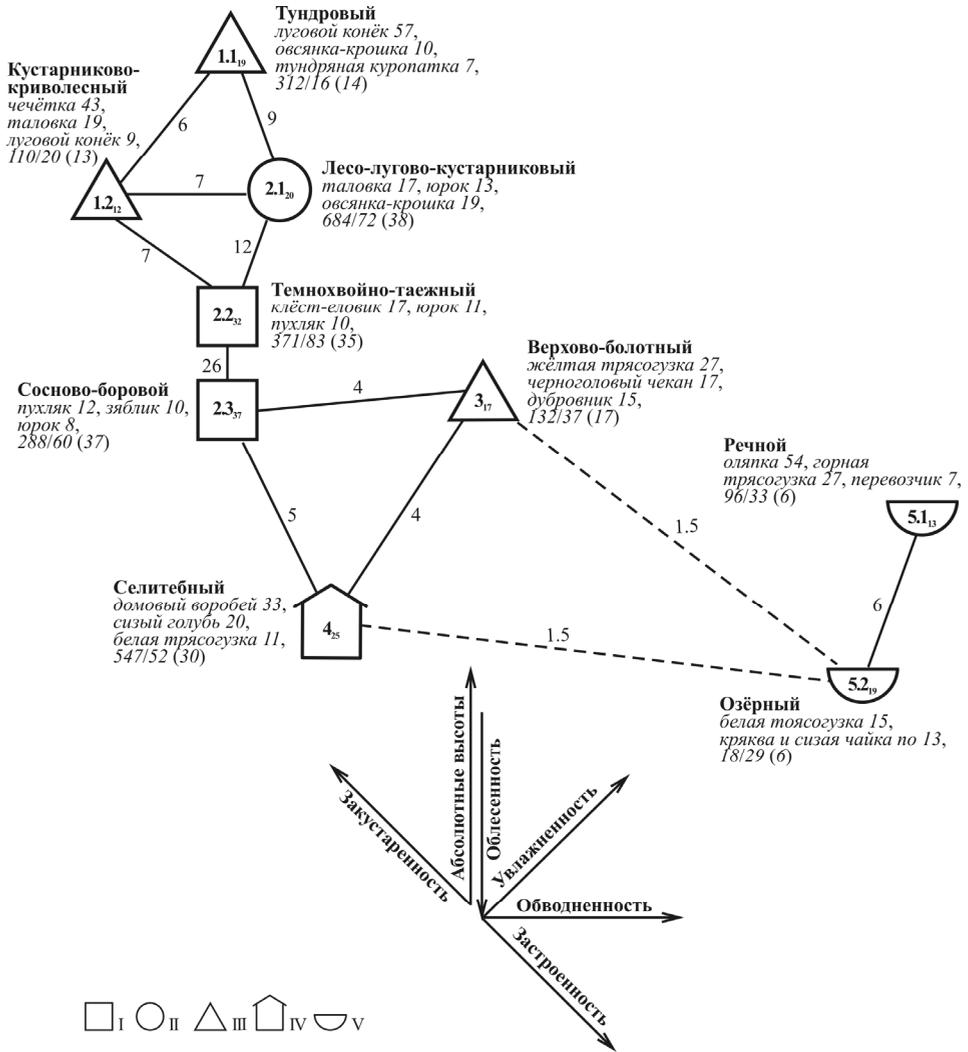
5.1.2. *крупных рек*, %: перевозчик – 30, чирок-свистун – 26, гоголь – 9, шилохвость и средний крохаль – по 5; 24/32(5); транспалеарктов – 74, сибирского типа – 23, голарктического – 2 и европейского – 1.

5.2. *озёрный* (озёр и водохранилищ), %: белая трясогузка – 15, кряква и сизая чайка – по 13, серая ворона – 11, ворон – 9; 18/29(6); транспалеарктов – 52, европейского типа – 23, голарктического – 13, сибирского – 8, арктического и средиземноморского – по 2.

Составленная классификация демонстрирует преимущественно иерархическое соотношение орнитокомплексов. Система незастроенной суши Североуральской провинции состоит из трех типов населения, отражающих нарастание суммарного обилия и видового богатства, в целом совпадающих с увеличением доли древесно-кустарниковой растительности и последующим обеднением сообществ птиц, обусловленным олиготрофным заболачиванием территории. Системы застроенной суши и водно-околоводных сообществ включают в себя по одному типу населения, демонстрирующих полную смену лидирующей группы видов, а в последнем случае – еще и резкое снижение показателей суммарного обилия, видового и фонового состава.

Для отображения основных трендов в населении и их факторной ориентации на уровне подтипов вышеприведенной классификации построен граф пространственно-типологической структуры (рисунок). На рисунке сохранена сквозная классификационная нумерация и при каждом подтипе приведены первые три лидирующих вида по убыванию среднего обилия; плотность населения/общее и (фонное) число видов. Типологические изменения ориентированы в факторном пространстве по шести наиболее представительным градиентам среды: абсолютной высоте местности и ей комплементарной облесенности, закустаренности, застроенности, увлажненности и обводненности.

Пространственная неоднородность населения птиц обусловлена, преимущественно 12 факторами среды. В порядке убывания значимости это облесенность, состав лесообразующих пород деревьев, продуктивность, кормность, развитие кустарникового яруса, высотная поясность, макрозалесенность, обводненность, увлажнение, застроенность, абсолютные высоты местности и распашка (таблица). В таблице приведено два столбца оценок силы и общности связи факторов среды с изменчивостью населения, выраженных в процентах учтенной дисперсии: в первом, в порядке убывания, указана значимость индивидуального воздействия каждого фактора, а во втором – нарастающим итогом (т. е. сначала учтена значимость облесенности, затем облесенности с учётом состава лесообразующих пород, следом совокупное влияние облесенности и т.д.). Сочетание всех факторов учитывает 75% дисперсии признаков, а совокупное воздействие факторов и режимов – 79%.



Пространственно-типологическая структура населения птиц Северного Урала в первой половине лета: I – население птиц лесов нормальной полноты, II – мозаичных лесов, III – открытых местообитаний, IV – населенных пунктов, V – водно-околоводных сообществ. Цифры внутри фигур соответствуют номерам подтипов населения классификации, а нижний индекс обозначает внутрикласовое сходство; цифры у межклассовых связей – межклассовое. Сплошной линией обозначено сходство выше принятого порога значимости (4 единицы сходства), а при отсутствии таковой прерывистой линией – максимальное сходство ниже порога. Граф построен в обратном масштабе: чем выше сходство – тем ближе классы. Рядом с названием подтипа приведено три лидирующих вида / плотность населения (особей/км²) и общее число встреченных видов (в скобках – фоновых). Стелками указаны направления основных структурообразующих градиентов среды

ПРОСТРАНСТВЕННАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ЛЕТНЕГО НАСЕЛЕНИЯ ПТИЦ

Оценка силы и общности связи факторов среды с изменчивостью населения птиц Урала в первой половине лета 1966 – 2005 гг.

Фактор, режим	Учтенная дисперсия, %	
	индивидуальная оценка	нарастающий итог
Облесенность	51	51
Состав лесообразующих пород	39	61
Продуктивность	35	63
Кормность	25	65
Развитие кустарникового яруса	25	66
Высотная поясность	19	71
Макрозалесенность	19	71
Обводненность	16	73
Увлажнение	15	73
Застроенность	6	74
Абсолютные высоты местности	5	75
Распашка	1	76
Все факторы	75	
Режимы		
по классификации	68	
по структуре	74	
Все факторы и режимы	79	

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Классификация населения птиц Северного Урала представляет собой редуцированный вариант таковой для Урала в целом и в первом приближении весьма похожа на классификации орнитокомплексов различных горных провинций Алтая. Это типологически разнообразная система населения незастроенной суши и представленные каждая одним типом системы населения застроенной суши и водно-околоводных сообществ. От всех провинций Алтая Северный Урал отличает отсутствие в группе лидеров в подгольцовье и гольцах горных эндемиков. В целом население птиц различных местообитаний этих поясов – обедненные варианты соответствующих зональных аналогов примыкающих к Уралу равнин.

Между тем ориентация графа в факторном пространстве и соотношение связей показывает, что Северный Урал по пространственно-типологической структуре населения птиц – типично горная провинция, так как основной ряд типологических изменений связан с нарастанием абсолютных высот местности, который, вследствие не представленности лесостепного и степного поясов, короче, чем в различных провинциях Алтая и Урала в целом.

Невзирая на отсутствие в пределах Северного Урала лесостепного и степного поясов и обширных открытых агроландшафтов, иерархия факторов, поддерживающих типологическое разнообразие населения птиц, близка к таковой в Северном (Цыбулин, 1999) и Центральном Алтае (Ливанов и др., 2005) и почти идентична иерархии в Северо-Восточном Алтае (Торопов, Граждан, 2010), где территориально тоже преобладает лесной пояс.

Внесение результатов учётов птиц в банк данных лаборатории зоомониторинга Института систематики и экологии животных СО РАН и все расчеты с помощью имеющегося в банке пакета программ выполнены Т. А. Кузнецовой и И. Н. Богомоловой, за что авторы выражают им искреннюю признательность.

Исследования проведены при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 13-04-00265а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Вартапетов Л. Г. Птицы северной тайги Западно-Сибирской равнины. Новосибирск : Наука. Сиб. отд-ние, 1998. 356 с.

Естафьев А. А. Современное состояние, распределение и охрана авифауны таежной зоны бассейна р. Печоры. Сыктывкар : Изд-во Коми филиала АН СССР, 1981. Вып. 68. 54 с. (Серия препринтов «Научные доклады»).

Жуков В. С. Птицы лесостепи Средней Сибири. Новосибирск : Наука. Сиб. отд-ние, 2006. 492 с.

Иванов А. И. Каталог птиц СССР. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1976. 276 с.

Ливанов С. Г. Пространственная организация населения птиц Среднего Урала // Сиб. экол. журн. 2003. Т. 10, № 5. С. 625 – 636.

Ливанов С. Г., Коровин В. А., Кочанов С. К. Пространственная организация летнего населения птиц Урала // Сиб. экол. журн. 2004. Т. 11, № 4, С. 527 – 536.

Ливанов С. Г., Бочкарева Е. Н., Торопов К. В., Малков Н. П., Пальцын М. Ю. Пространственная неоднородность летнего населения птиц Центрального Алтая // Сиб. экол. журн. 2005. Т. 12, № 3. С. 451 – 462.

Наумов Р. Л. Птицы в очагах клещевого энцефалита Красноярского края : автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1964. 19 с.

Равкин Е. С., Равкин Ю. С. Птицы равнин Северной Евразии. Новосибирск : Наука. Сиб. отд-ние, 2005. 304 с.

Равкин Ю. С. Птицы лесной зоны Приобья. Новосибирск : Наука. Сиб. отд-ние, 1978. 288 с.

Равкин Ю. С., Ливанов С. Г. Факторная зоогеография : принципы, методы и теоретические представления. Новосибирск : Сиб. изд. фирма «Наука», 2008. 205 с.

Соловьев С. А. Птицы Тоболо-Иртышской лесостепи и степи : Западная Сибирь и Северный Казахстан : в 2 т. Т. 1. Пространственная структура и организация населения / отв. ред. Л. Г. Ватапетов. Новосибирск : Изд-во СО РАН, 2012. 294 с.

Теплов В. В. Видовой состав и плотность населения птиц в горных лесах Печоро-Ильчского заповедника // Исследования эталонных природных комплексов Урала : материалы науч. конф., посвященной 30-летию Висимского заповедника. Екатеринбург : Изд-во «Екатеринбург», 2001. С. 399 – 401.

Терентьев П. В. Опыт применения математической статистики к зоогеографии // Вестн. Ленингр. гос. ун-та. 1946. № 2. С. 105 – 110.

Торопов К. В. Птицы колючей степи Западной Сибири. Новосибирск : Сиб. изд. фирма «Наука», 2008. 356 с.

Торопов К. В., Граждан К. В. Птицы Северо-Восточного Алтая : 40 лет спустя. Новосибирск : Наука-Центр, 2010. 394 с.

Торопов К. В., Шор Е. Л. Птицы южной тайги Западной Сибири : 25 лет спустя. Новосибирск : Наука-Центр, 2012. 636 с.

Трофимов В. А. Модели и методы качественного и факторного анализа матрицы связи // Проблемы анализа дискретной информации. Новосибирск : Изд-во И-та экономики СО АН СССР, 1976. Ч. 2. С. 24 – 36.

ПРОСТРАНСТВЕННАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ЛЕТНЕГО НАСЕЛЕНИЯ ПТИЦ

Трофимов В. А., Равкин Ю. С. Экспресс-метод оценки связи пространственной неоднородности животного населения и факторов среды // Количественные методы в экологии животных / Зоол. ин-т АН СССР. Л., 1980. С. 113 – 115.

Цыбулин С. М. Птицы Северного Алтая. Новосибирск : Наука. Сиб. отд-ние, 1999. 519 с.

Цыбулин С. М. Птицы Алтая : пространственно-временная дифференциация, структура и организация населения. Новосибирск : Сиб. изд. фирма «Наука», 2009. 234 с.

Юдкин В. А. Птицы подтаежных лесов Западной Сибири. Новосибирск : Наука. Сиб. отд-ние, 2002. 488 с.

Jaccard P. Lois de distribution florade dans la zone alpine // Bull. Soc. Vaund. Sci. Nat. 1902. Vol. 38. P. 69 – 130.

**ПЕРСПЕКТИВЫ ПРИМЕНЕНИЯ ГЕОМЕТРИЧЕСКИХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ
ВЕНЧИКА ЦВЕТКА КУЛЬТУРНЫХ ФОРМ ПРИМУЛЫ МНОГОЦВЕТКОВОЙ –
PRIMULA × *POLYANTHA* MILLER, 1768 (PRIMULACEAE, MAGNOLIÓPSIDA)
ДЛЯ ЦЕЛЕЙ БИОИНДИКАЦИИ**

И. Н. Маркелов, Д. Б. Гелашвили, А. И. Широков, А. А. Нижегородцев

*Нижегородский государственный университет им. Н. И. Лобачевского
Россия, 603950, Н. Новгород, просп. Гагарина, 23, корп. 1, биофак
E-mail: ecology@bio.unn.ru*

Поступила в редакцию 26.02.13 г.

Перспективы применения геометрических показателей венчика цветка культурных форм примулы многоцветковой – *Primula* × *polyantha* Miller, 1768 (Primulaceae, Magnoliópsida) для целей биоиндикации. – Маркелов И. Н., Гелашвили Д. Б., Широков А. И., Нижегородцев А. А. – Проведена оценка дискриминирующей роли и вклада показателей геометрии венчика цветка 5 культурных форм примулы многоцветковой (*Primula* × *polyantha* Mill.) в фенотипическое варьирование примулы как потенциального претендент-биоиндикатора. Установлено, что предложенный набор геометрических характеристик венчика цветка (средняя поворотная псевдосимметрия (η_r), средняя билатеральная псевдосимметрия (η_b), индекс изрезанности (I_r), индекс проективного покрытия (I_{pc})) позволяет статистически значимо дискриминировать культурные формы примулы многоцветковой. При этом наибольший вклад в дискриминацию культурных форм вносит показатель поворотной псевдосимметрии (η_r).

Ключевые слова: *Primula* × *polyantha*, псевдосимметрия, геометрические показатели, непараметрический дискриминантный анализ.

Prospects of using geometric indications of the corolla of the cultural forms of flowered primrose – *Primula* × *polyantha* Miller, 1768 (Primulaceae, Magnoliópsida) for bioindication purposes. – Markelov I. N., Gelashvili D. B., Shirokov A. I., and Nizhegorodtsev A. A. – The role and contribution of discriminating indicators of the corolla geometry of 5 cultural forms of flowered primrose (*Primula* × *polyantha* Mill.) in the phenotypic variation of primrose as a potential bioindicator were studied. The proposed set of the corolla's geometric characteristics (the average rotational pseudosymmetry (η_r), the average bilateral pseudosymmetry (η_b), the irregularity index (I_r), the projective cover index (I_{pc})) has been found to significantly discriminate between the cultural forms of flowered primrose. The major contribution to discrimination is made by the rotary index of pseudosymmetry (η_r).

Key words: *Primula* × *polyantha*, pseudosymmetry, geometric figures, nonparametric discriminant analysis.

ВВЕДЕНИЕ

Симметрия представляет собой фундаментальную особенность природы, охватывающую все формы движения и организации материи. Теория симметрии играет важнейшую методологическую роль в искусстве, технике, математике, физике, химии (Вейль, 1969; Шубников, Копчик, 1972). Благодаря работам Ю. А. Урманцева, Н. А. Заренкова получило «право гражданства» новое научное направление – биосимметрика (Урманцев, 1974; Заренков, 2009). Если методологическое значение теории симметрии в биологии и экологии не вызывает сомнений, то методы количественных оценок степени симметричности биообъектов остаются по-

ПЕРСПЕКТИВЫ ПРИМЕНЕНИЯ ГЕОМЕТРИЧЕСКИХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ

лем для дискуссий. Это обусловлено тем, что внимание биологов и экологов было привлечено в основном к проблеме флуктуирующей асимметрии (ФА). Одни видели в этом феномене возможность вскрыть некоторые механизмы онтогенеза (Астауров, 1927; Васильев и др., 2007; Kellner, Alford, 2003). Другие – перспективу использования ФА как меры стабильности развития для оценки качества среды обитания в процедуре биомониторинга (Захаров, 1987; Трубянов, Глотов, 2010; Зорина, 2012; Palmer, Strobeck, 2003). Оба направления дали интересные и впечатляющие результаты, но ограничение их широкого применения обусловлено тем, что ФА является частным случаем в спектре приложений теории симметрии. Кроме того, идеальная симметрия является математической абстракцией, тогда как в природе чаще всего встречаются лишь приблизительно симметричные (псевдосимметричные) системы, об инвариантности которых относительно операций симметрии также можно говорить лишь приблизительно. Д. Б. Гелашвили с соавторами (2004) было обосновано применение алгоритма, основанного на свертке функций для количественной оценки степени псевдосимметричности биообъектов. Принципиальным отличием предложенного подхода от существующих является возможность оценивать степень псевдосимметричности биообъектов не только относительно билатеральных признаков, но и других возможных типов преобразований (поворотов, инверсий, трансляций и др.). В свою очередь, это открыло перспективу создания автоматизированной системы оценки псевдосимметрии, а также явилось предпосылкой для разработки приложений псевдосимметрии в биоиндикации (Гелашвили и др., 2010). Так, например, венчик правильных, или актиноморфных цветков инвариантен относительно отражений в нескольких плоскостях симметрии и одновременно относительно поворотов вокруг оси, перпендикулярной этим плоскостям и проходящей через точку их пересечения. Поэтому количественные оценки псевдосимметрии и других геометрических параметров вегетативных и генеративных органов растений могут служить эффективным инструментом биомониторинга, селекции. Однако практическое применение теоретических предпосылок требует их апробирования и верификации на большом числе модельных объектов (Аникьев и др., 2008; Маркелов и др., 2012; Bruno et al., 2008). В контексте псевдосимметричности венчика цветка удобным модельным объектом может служить примула многоцветковая (*Primula × polyantha* Miller, 1768). Род примула, или первоцвет (*Primula* L.), известен большим числом видов, сортов и культурных форм. По данным разных авторов (Федоров, 1952; Губанов и др., 1976; Егорова, 1981; Вавилова, 1990; Halda, 1992), в природе насчитывается от 450 до 600 видов этих растений. При этом до сих пор открывают новые виды примул. Центрами видового разнообразия первоцветов являются Гималаи, горы Юго-Западного Китая и Средней Азии, Кавказ и Альпы (Егорова, 1981).

Исходя из вышеизложенного, целью настоящей статьи был статистический анализ варьирования геометрических показателей венчика цветка культурных форм примулы многоцветковой (*Primula × polyantha*) как потенциального претендент-биоиндикатора.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Для анализа были использованы пять выборок цветков примулы многоцветковой следующих культурных форм: Alba, Atropurpurea, Aurea, Lutea и Flava, вы-

ращенных в НИИ Ботанический сад Нижегородского государственного университета им. Н. И. Лобачевского в однотипных микроклиматических условиях. Оцифрованные изображения венчиков собранных цветков были получены с использованием сканера Epson 4490 Photo, общим количеством 393 изображения. В качестве геометрических показателей венчика цветка *P. × polyantha* использовались показатели поворотной (η_r) и билатеральной псевдосимметрии (η_b), а также индекс изрезанности цветка (I_r), которые измеряли с помощью ранее разработанного авторами статьи на основе интегрального алгоритма свертки пакета прикладных программ (ППП) BioPS (Гелашвили и др., 2010). Программы позволяют рассчитывать зеркальную или поворотную симметрию как для однородно закрасенного объекта, так и с учётом его тонких особенностей. Практически удобным и необходимым для компьютерной обработки способом выявления таких особенностей является получение цифрового яркостного изображения исследуемого объекта. Это изображение характеризуется числовой матрицей, некоторая внутренняя часть которой содержит информацию о яркостях пикселей, принадлежащих объекту. Выражение интегральной свертки приобретает вид конечной суммы:

$$\eta = \frac{\sum_{i,j} A_{i,j} \cdot B_{i,j}}{\sum_{i,j} A_{i,j}^2},$$

где η – степень симметричности, A – матрица яркостей исходного изображения, B – матрица яркостей, полученная в результате отражения матрицы A относительно выбранной плоскости. Так как мы имеем дело с суммой положительных чисел, задающих яркости пикселей, то диапазон изменения степени симметрии лежит в пределах от нуля (для полностью несимметричного объекта) до единицы (для абсолютно симметричного). Индекс изрезанности венчика цветка вычислялся по формуле:

$$I_r = \frac{P_n}{L},$$

где P_n – периметр венчика цветка, L – длина окружности, ограничивающая круг по площади равной площади венчика цветка.

Кроме того, был применен индекс проективного покрытия (I_{pc}), описанный в работе И. Н. Маркелова с соавторами (2012), который вычислялся по формуле:

$$I_{pc} = \frac{S_{im} - S_{fl}}{S_{im}},$$

где S_{im} – площадь изображения, S_{fl} – площадь цветка. Индекс проективного покрытия оценивает долю занимаемого изображением цветка пространства на плоскости, величина которой зависит от ширины лопастей отгиба и от степени их взаимного перекрытия (т.е. от геометрических характеристик лопастей отгиба). Таким образом, псевдосимметричность венчика цветка примулы характеризовалась четырьмя показателями: η_r , η_b , I_r , I_{pc} .

С помощью графического редактора «Adobe Photoshop CS5» фон изображения приводился к абсолютно черному цвету, так как при измерении псевдосимметрии в ППП BioPS контур венчика цветка должен быть четко обозначен.

Предварительный анализ типа распределения значений геометрических характеристик цветков *P. × polyantha* показал, что они подчиняются нормальному закону, однако результаты теста Левина свидетельствуют о различии дисперсий исследуемых показателей. Поэтому для дальнейшего анализа были использованы непараметрические методы статистического анализа, включая непараметрический дискриминантный анализ с помощью модуля «General Discriminant Analysis». Расчеты проведены с применением пакета «Statistica 10» и рекомендаций, изложенных в работах У. Р. Клекки и А. А. Халафяна (Клекка, 1989; Халафян, 2007).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Для рассматриваемых актиноморфных цветков *P. × polyantha* характерна вариабельностью в количестве лопастей отгиба венчика у цветков каждой культурной формы (табл. 1).

Поскольку пять лопастей отгиба венчика для рода *Primula* является номинальным признаком (Гаммерман, Гром, 1976), то другие вариации *P. × polyantha* на данном этапе исследования были исключены и в дальнейшем рассмотрении не участвовали. Таким образом, в анализе были использованы 277 экз. пятилопастной вариации, представленные во всех культурных формах.

Различия венчиков цветков пятилопастной вариации пяти культурных форм *P. × polyantha* по каждому геометрическому

Таблица 1
Распределение цветков культурных форм *Primula × polyantha* Mill. по количеству лопастей отгиба венчика

Культурная форма	Объем выборки, экз.	Количество лопастей отгиба			
		4	5	6	7
Alba	107	–	24	78	5
Atropurpurea	84	–	61	23	–
Aurea	71	2	69	–	–
Flava	50	–	42	8	–
Lutea	81	–	81	–	–

показателю оценивали с помощью критерия Краскела – Уоллиса, являющегося непараметрическим аналогом дисперсионного анализа, который показал, что пятилопастные вариации венчика рассматриваемых культурных форм примул статистически значительно различаются между собой по каждому из используемых геометрических показателей. Однако критерий Краскела – Уоллиса, указывая на межгрупповые различия между всеми пятью культурными формами по геометрическим показателям, не отвечает на вопрос: между какими парами форм эти различия существуют/отсутствуют и по каким показателям?. Поэтому на следующем этапе анализа было проведено множественное попарное сравнение цветков пятилопастной вариации венчика культурных форм с помощью критерия Данна, так как выборки (формы) различались по численности. Полученные результаты позволяют заключить, что формы Alba и Flava являются наиболее близкими, поскольку статистически значимо не различаются по 3 из 4 геометрических показателей (η_r , η_b , I_r). Далее по уменьшению количества показателей, не имеющих статистически значимых различий, идут следующие пары форм: по двум показателям – Alba/Atropurpurea (I_r , I_{pc}), Alba/Lutea (η_r , η_b), Atropurpurea/Aurea (η_r , η_b); по одному показателю – Atropurpurea/Flava (I_r), Atropurpurea/Lutea (I_{pc}), Flava/Lutea (η_r).

Остальные сравниваемые пары различаются по всем показателям. Исходя из этого можно предположить, что именно индекс проективного покрытия (I_{pc}) наиболее информативен в анализе геометрии цветка пятилопастной вариации венчика рассматриваемых культурных форм примулы. Однако доказательные возможности примененных ранговых непараметрических методов этим предположением исчерпываются.

Поэтому на следующем этапе с помощью непараметрического дискриминантного анализа была проведена оценка дискриминирующей роли и вклада каждого из четырех геометрических показателей венчика цветка *P. × polyantha* в различии пятилопастной вариации культурных форм.

Вначале была рассчитана лямбда Уилкса, которая характеризует разделяющую способность модели, включающую все четыре геометрических показателя. Значение лямбды Уилкса составило 0.028 (критерий $\chi^2 = 967.1$ при $p < 0.01$), ее величина говорит о хорошей разделяющей способности модели.

Затем были рассчитаны значения частной лямбды Уилкса, являющиеся результатом одиночного вклада соответствующей переменной в дискриминацию между анализируемыми совокупностями (культурными формами). Как видно из табл. 2, показатель поворотной псевдосимметрии (η_r) характеризуется наименьшим значением частной лямбды Уилкса и вносит наибольший вклад в дискриминацию культурных форм примул. Следовательно, дальнейшие сведения о природе дискриминации были получены в ходе анализа дискриминантных функций. Поскольку для анализируемого материала число дискриминантных переменных (геометрических показателей) равно четырем и, соответственно, меньше числа классов (культурных форм – их пять), то максимальное число дискриминантных функций равно числу переменных (Клекка, 1989).

Таблица 2

Значения частной лямбды Уилкса для геометрических показателей венчика цветка *Primula × polyantha* Mill. различных культурных форм

Геометрические показатели	Частная лямбда	F-критерий	p
Средняя поворотная псевдосимметрия (η_r)	0.452	81.458	<0.001
Средняя билатеральная псевдосимметрия (η_b)	0.542	56.931	<0.001
Индекс изрезанности (I_r)	0.458	79.527	<0.001
Индекс проективного покрытия (I_{pc})	0.507	65.357	<0.001

В табл. 3 приведены величины структурных коэффициентов дискриминантных функций, с помощью которых можно интерпретировать значение этих функций.

Структурные коэффициенты являются корреляциями между переменными и соответствующей дискриминантной функцией, следовательно, отражают силу и направленность связи между последними. Название функции (ее вербальная характеристика) дается в соответствии с наиболее сильно коррелированными с ней переменными с учетом знака структурных коэффициентов. Для функции 1 структурный коэффициент переменной I_r является положительным и имеет наибольшее абсолютное значение. Следовательно, функции 1 можно дать следующее назва-

ПЕРСПЕКТИВЫ ПРИМЕНЕНИЯ ГЕОМЕТРИЧЕСКИХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ

ние – «увеличение изрезанности венчика цветка». Аналогичным образом были интерпретированы и остальные функции: функция 2 – «уменьшение поворотной и билатеральной псевдосимметрии венчика цветка», функция 3 – «уменьшение изрезанности венчика цветка», функция 4 – «уменьшение билатеральной псевдосимметрии и увеличение покрытия проективного венчика цветка».

Таблица 3

Структурные коэффициенты дискриминантных функций

Переменная	Структурные коэффициенты			
	Функция 1	Функция 2	Функция 3	Функция 4
Средняя поворотная псевдосимметрия (η_r)	-0.544	-0.644	0.118	-0.525
Средняя билатеральная псевдосимметрия (η_b)	-0.232	-0.573	0.130	-0.775
Индекс изрезанности (I_r)	0.645	-0.209	-0.676	0.290
Индекс проективного покрытия (I_{pc})	0.521	0.148	0.381	0.749

Относительное процентное содержание собственных значений дискриминантных функций и канонические корреляции показывают, какими дискриминантными возможностями обладают функции, а также реальную полезность этих функций. Обращаясь к

Таблица 4

Собственные значения и меры значимости дискриминантных функций

Функция	Собственное значение	Относительное процентное содержание	Каноническая корреляция
1	4.211	54.74	0.899
2	2.759	35.86	0.857
3	0.597	7.76	0.612
4	0.126	1.64	0.334

данным, приведенным в табл. 4, можно заключить, что функции 1 и 2 имеют наибольшие величины как относительного процентного содержания дискриминантных функций, так и канонических корреляций. Это говорит о сильной связи геометрических показателей венчика цветка культурных форм с этими дискриминантными функциями. Напротив, функции 3 и 4 имеют меньшие собственные значения дискриминантных функций и меры значимости.

Таким образом, для графического представления данных наиболее подходящими являются функции 1 и 2, так как они обладают наибольшими дискриминирующими возможностями построенной модели. С этой целью была построена диаграмма рассеяния Вороного для средних значений дискриминантных функций различных культурных форм примул (рисунок).

Эта диаграмма позволяет определить культурные формы, которые наилучшим образом разделяются дискриминантными функциями. Соотнося значения квадратов расстояний Махаланобиса между центроидами форм (табл. 5) и диаграмму рассеяния (см. рисунок) можно заключить, что пары форм *Atropurpurea*/*Aurea*, *Aurea*/*Flava* и *Alba*/*Aurea* классифицируются наиболее удачно, так как квадраты расстояний Махаланобиса принимают наибольшие значения и в пространстве дискриминантных функций они наиболее удалены друг от друга. Так, например, исходя из значений структурных коэффициентов (см. табл. 3) и вербальных характе-

ристик функций 1 и 2, можно заключить, что для венчиков цветков формы *Atropurpurea* (см. рисунок, точка 2) характерны более низкие значения индекса изрезанности и высокие значения средней поворотной и билатеральной псевдосимметрии по сравнению с этими же характеристиками венчиков цветков формы

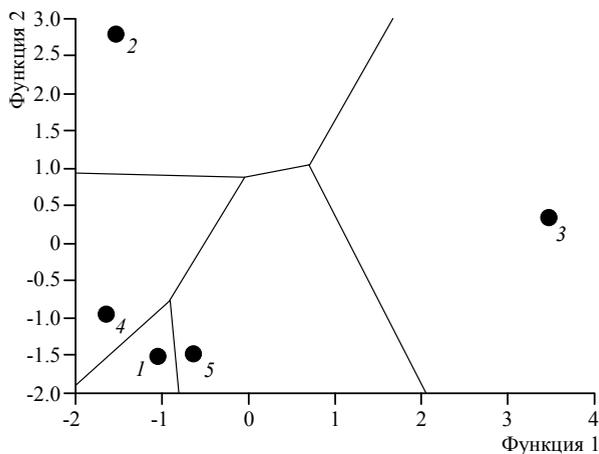


Диаграмма рассеяния Вороного для средних значений дискриминантных функций различных культурных форм *Primula × polyantha* Mill.: 1 – Alba, 2 – *Atropurpurea*, 3 – Aurea, 4 – Flava, 5 – Lutea

тра тяжести в многомерном пространстве, которое задается коррелированными (неортогональными) независимыми переменными, а значения дискриминантных функций являются линейными комбинациями независимых переменных и представлены в двумерном пространстве.

Aurea (см. рисунок, точка 3).

Напротив, квадрат расстояния Махаланобиса между центроидами форм *Flava* (см. рисунок, точка 4) и *Lutea* (см. рисунок, точка 5) принимает наименьшее значение, что говорит о самой слабой дискриминации среди представленных форм. Но на диаграмме (см. рисунок) эти формы разнесены дальше чем, скажем, *Alba* (см. рисунок, точка 1) и *Lutea* (см. рисунок, точка 5), однако это не является ошибочным, так как квадрат расстояния Махаланобиса определяется как расстояние от наблюдаемой точки до центра тяжести в многомерном пространстве, которое задается коррелированными (неортогональными) независимыми переменными, а значения дискриминантных функций являются линейными комбинациями независимых переменных и представлены в двумерном пространстве.

Таблица 5

Квадраты расстояний Махаланобиса (P_0) между центроидами классов (культурных форм *Primula × polyantha* Mill) и их критерии значимости (F)

Культурная форма	Критерий	Культурная форма			
		<i>Atropurpurea</i>	<i>Aurea</i>	<i>Flava</i>	<i>Lutea</i>
Alba	P_0	23.17	27.63	4.62	8.26
	F	98.65	121.65	17.44	37.82
<i>Atropurpurea</i>	P_0		31.06	14.93	19.56
	F		248.66	91.85	168.30
<i>Aurea</i>	P_0			28.32	21.17
	F			182.81	194.98
<i>Flava</i>	P_0				3.89
	F				26.62

Примечание. Все значения F -критерия, приведенные в таблице, статистически значимы ($p < 0.01$).

ПЕРСПЕКТИВЫ ПРИМЕНЕНИЯ ГЕОМЕТРИЧЕСКИХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ

В силу близости расположения культурные формы Alba, Flava, Lutea имеют наибольшее количество наблюдений классифицированных ошибочно (в основном между собой). Это связано с тем, что эти формы обладают наиболее близкими геометрическими характеристиками среди рассматриваемых. При этом ошибки классификации мало затрагивают формы Aurea и Atropurpurea (табл. 6).

Таблица 6

Матрица классификации цветков различных культурных форм *Primula × polyantha* Mill. по геометрическим показателям

Культурная форма	Alba	Atropurpurea	Aurea	Flava	Lutea	Априорные вероятности
Alba	15	0	0	8	1	0.086
Atropurpurea	0	59	0	2	0	0.220
Aurea	0	0	68	0	1	0.249
Flava	1	2	0	32	7	0.152
Lutea	1	0	1	20	59	0.292

Примечание. Значения, находящиеся в закрашенных ячейках, отражают число правильно классифицированных цветков соответствующей культурной формы.

Для оценки точности процедуры классификации с помощью дискриминантных функций относительно случайной классификации была применена τ -статистика ошибок (Клекка, 1989), значения которой рассчитывали по выражению:

$$\tau = \frac{n_c - \sum_{i=1}^g p_i n_i}{n_{\bullet} - \sum_{i=1}^g p_i n_i},$$

где n_c – общее число правильно классифицированных объектов по всем классам (233 наблюдения); n_{\bullet} – общее число наблюдений по всем классам (277 наблюдений); g – число классов; p_i – априорная вероятность принадлежности к классу; n_i – число объектов в классе. Сумма $\sum_{i=1}^g p_i n_i = 62.7$ представляет собой число цветков, которые будут правильно отнесены к своим классам при случайной классификации пропорционально априорным вероятностям. Максимальное значение τ -статистики равно 1 и оно достигается в случае безошибочного предсказания. С использованием данных классификационной матрицы (см. табл. 6) было рассчитано значение τ -статистики, составившее 0.795. Это означает, что классификация, произведенная с помощью дискриминантных функций, делает на 79.5% меньше ошибок, чем ожидалось при случайной классификации. Действительно, при случайной классификации общее число совершаемых ошибок составит 214.3 (значение знаменателя в выражении для τ -статистики), тогда как число действительных ошибок составляет разность $n_{\bullet} - n_c = 44$. Следовательно, на 214.3 ожидаемых ошибок приходится 44 действительных ошибки.

Подводя итоги дискриминантного анализа геометрических характеристик венчиков цветков различных культурных форм *P. × polyantha*, можно заключить, что используемый набор параметров венчика цветка ($\eta_r, \eta_b, I_r, I_{pc}$) позволяет стати-

стически значимо дискриминировать культурные формы примулы многоцветковой (лямбда Уилкса составляет 0.028). При этом наибольший вклад в дискриминацию, исходя из значений частной лямбды, вносит показатель поворотной псевдосимметрии (η_r). Следует также отметить, что близость расположения форм Flava, Lutea и Alba в пространстве дискриминантных функций (см. рисунок) позволяет предположить, что они являются не отдельными культурными формами, а относятся к разным цветовым вариациям одной культурной формы. В свою очередь, внутри формы Alba можно выделить 2 геометрические вариации с пятью и шестью лопастями отгиба.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изучение морфологических признаков растений, их изменчивости и сортовой устойчивости дает богатую информацию о взаимодействии генотипа со средой. Нестабильное число лопастей отгиба у видов рода *Primula* L. свидетельствует, по видимому, о продолжающемся процессе видообразования. В рассматриваемом ключе исследование псевдосимметрии цветка помогает вскрывать механизмы эволюции цветка в какой-либо группе. Как было показано ранее авторами статьи (Гелашвили и др., 2010), переход от анемофилии (актиноморфный цветок) к энтомофилии (зигоморфный цветок) характеризуется закономерными изменениями геометрических показателей (η_r , η_b). Таким образом, чувствительность предлагаемого метода измерения геометрических характеристик венчика цветка позволяет различать не только культурные формы, но и дает возможность дискриминировать экологические группы растений, тем самым открывая новые возможности в биомониторинге. В этом случае оценка степени инвариантности (псевдосимметричности) цветков различных растений, выступающих в роли биоиндикаторов, позволит осуществить построение ординационного ряда зависимости геометрических характеристик цветка от условий местообитания растения. Такой подход может способствовать получению шкал оценки местообитания по тому или иному экологическому фактору, а также их совокупности. В результате геометрические показатели цветка могут послужить своеобразной «мерной линейкой» для оценки условий местообитания.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аникьев А. А., Федоряка Н. И., Аникьева Э. Н. Способ количественной оценки формы листа как уникального сортового признака и его варибельности у растений земляники // Сельскохозяйственная биология. 2008. № 1. С. 116 – 122.
- Астауров Б. Л. Исследование наследственного изменения галтеров у *Drosophila melanogaster* Schin // Журн. экспериментальной биологии. Сер. А. 1927. Т. 3, вып. 1 – 2. С. 1 – 61.
- Вавилова Л. П. Золотые ключи Фрейи // Цветоводство. 1990. № 2. С. 39 – 40.
- Васильев А. Г., Васильева И. А., Большаков В. Н. Феногенетическая изменчивость и методы ее изучения Екатеринбург : Изд-во Уральск. ун-та, 2007. 280 с.
- Вейль Г. Симметрия. М. : Наука, 1969. 191 с.
- Гаммерман А. Ф., Гром И. И. Дикорастущие лекарственные растения СССР. М. : Медицина, 1976. 286 с.

ПЕРСПЕКТИВЫ ПРИМЕНЕНИЯ ГЕОМЕТРИЧЕСКИХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ

Гелаишвили Д. Б., Чупрунов Е. В., Иудин Д. И. Структурно-информационные показатели флуктуирующей асимметрии билатерально симметричных организмов // Журн. общ. биол. 2004. Т. 65, № 4. С. 377 – 385.

Гелаишвили Д. Б., Чупрунов Е. В., Марычев О. М., Сомов Н. В., Широков А. И., Нижегородцев А. А. Приложение теории групп к описанию псевдосимметрии биологических объектов // Журн. общ. биол. 2010. Т. 71, № 6. С. 497 – 513.

Губанов И. А., Крылова И. Л., Тихонова В. Л. Дикорастущие полезные растения СССР. М. : Мысль, 1976. 360 с.

Егорова Т. В. Семейство Первоцветные (Primulaceae) // Жизнь растений : в 6 т. / под ред. А. Л. Тахтаджяна. М. : Просвещение, 1981. Т. 5, ч. 2. С. 110 – 115.

Заренков Н. А. Биосимметрия. М. : Кн. дом «ЛИБРОКОМ», 2009. 320 с.

Захаров В. М. Асимметрия животных. М. : Наука, 1987. 216 с.

Зорина А. А. Методы статистического анализа флуктуирующей асимметрии // Принципы экологии. 2012. № 3. С. 23 – 45.

Клекка У. Р. Дискриминантный анализ // Факторный, дискриминантный и кластерный анализ / пер. с англ. М. : Финансы и статистика, 1989. С. 78 – 138.

Маркелов И. Н., Нижегородцев А. А., Гелаишвили Д. Б. Регрессионный анализ показателей геометрии цветка гвоздики Фишера (*Dianthus fischeri* Spreng.) из различных биотопов нижегородской области // Вестн. Нижегород. ун-та им. Н. И. Лобачевского. 2012. № 2 (3). С. 145– 148.

Трубянов А. Б., Глотов Н. В. Флуктуирующая асимметрия: вариация признака и корреляция левое-правое // Докл. АН. 2010. Т. 431, № 2. С. 283 – 285.

Урманцев Ю. А. Симметрия природы и природа симметрии. М. : Мысль, 1974. 229 с.

Федоров А. А. Род Первоцвет *Primula* L. // Флора СССР. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1952. Т. 18. С. 111 – 202.

Халафян А. А. STATISTICA 6. Статистический анализ данных. 3-е изд. М. : Бинном-Пресс, 2007. 512 с.

Шубников А. В., Концик В. А. Симметрия в науке и искусстве. М. : Наука, 1972. 339 с.

Bruno O. M., Oliveira Plotze R. de, Falvo M., Castro M. de. Fractal dimension applied to plant identification // Information Sciences. 2008. Vol. 178, № 12. P. 2722 – 2733.

Halda J. J. The genus *Primula* in cultivation and the wild. Denver : Tethys Books, 1992. 364 p.

Kellner J. R., Alford R. A. The ontogeny of fluctuating asymmetry // Amer. Natur. 2003. Vol. 161, № 6. P. 931 – 947.

Palmer A. R., Strobeck C. Fluctuating asymmetry analysis revisited // Developmental instability (DI) : causes and consequences / ed. M. Polak. New York : Oxford University Press, 2003. P. 279 – 319.

УДК 504+615.9

ВЛИЯНИЕ ВЫБРОСОВ ПИРОФОСФАТА НАТРИЯ ПРИ УНИЧТОЖЕНИИ ХИМИЧЕСКОГО ОРУЖИЯ НА СОСТОЯНИЕ ПОЧВЫ

А. С. Олькова

*Вятский государственный гуманитарный университет
Россия, 610002, Киров, Красноармейская, 26
E-mail: morgan-abend@mail.ru*

Поступила в редакцию 01.04.13 г.

Влияние выбросов пирофосфата натрия при уничтожении химического оружия на состояние почвы. – Олькова А. С. – Проведено моделирование загрязнения дерново-подзолистой почвы пирофосфатом натрия – специфическим загрязняющим веществом процесса уничтожения химического оружия. Установлено, что биотесты с бактериями и простейшими наиболее эффективны в диагностике изученного загрязнения, низшие ракообразные проявили низкую чувствительность. Активность почвенных каталазы и инвертазы снижалась в ответ на загрязнение пирофосфатом; активность уреазы напротив – повышалась. Целлюлозоразлагающая способность почвы угнеталась.

Ключевые слова: пирофосфат натрия, дерново-подзолистая почва, биотестирование, ферментативная активность почвы, целлюлозоразлагающая способность почвы.

Effect of sodium pyrophosphate wasting on the soil condition when chemical weapon destruction. – Ol'kova A. S. – Contamination of a sod-podzolic soil with sodium pyrophosphate (a specific pollutant of the chemical weapons destruction process) was simulated. Bioassays with bacteria and protozoa have been found to be most effective in the diagnostics of this kind of pollution, while lower crustaceans have shown low sensitivity. The activity of soil catalase and invertase decreased in response to pyrophosphate pollution whereas the urease activity increased. The soil ability to decompose cellulose was suppressed.

Key words: sodium pyrophosphate, sod-podzolic soil, bioassay, enzymatic activity of soil, cellulolytic capacity of soil.

ВВЕДЕНИЕ

До начала реализации Федеральной программы уничтожения химического оружия в России было сосредоточено около 40 тыс. тонн боевых отравляющих веществ, основная масса которых размещалась в шести регионах: Саратовской, Курганской, Брянской, Пензенской, Кировской областях и Удмуртской Республике (Химическое оружие..., 1997; Ашихмина, 2002). Специалисты в области экологического мониторинга данных регионов нуждаются в установлении информативных индикаторов специфического техногенного воздействия.

При ликвидации на объектах уничтожения фосфорорганического химического оружия используют метод сжигания реакционных масс, образовавшихся на первом, «химическом», этапе деструкции отравляющих веществ. Продуктами сжигания являются минеральные соединения, из которых специфическим загрязняющим веществом можно назвать пирофосфат натрия (ПФН).

На протяжении нескольких лет в лабораторных и полевых условиях нами изучалось влияние ПФН как специфического поллютанта процесса уничтожения фосфорорганических отравляющих веществ на живые организмы.

Целью данной работы стала оценка влияния пирофосфата натрия на различные показатели состояния дерново-подзолистой почвы в условиях модельного полевого эксперимента.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Модельная опытная площадка располагалась в зоне защитных мероприятий комплекса объектов хранения и уничтожения химического оружия «Марадыковский» (Кировская область) на расстоянии 2.8 км от него. Участок представляет собой суходольный луг с доминированием ежи сборной, подмаренника мягкого и лютика едкого. Почва дерново-подзолистая супесчаная. Это одна из наиболее типичных почв средней полосы России. Например, в Кировской области дерново-подзолистые почвы занимают 45% всех почвенных разностей (Тюлин, Гущина, 1991).

Микроделяночный опыт включал контрольный вариант – деланки без воздействия, и 2 опытных варианта: внесение ПФН в количестве 4.5 и 45 г/м². Вещество вносили в почву в виде раствора. Доза 4.5 г/м² – это расчетное количество пирофосфата натрия, соответствующее массе элементарного фосфора в фосфорорганических соединениях, подлежащих уничтожению на объекте «Марадыковский». Десятикратная доза рассматривалась как максимальное воздействие в случае аварийных ситуаций.

Опыт выполнен в четырёхкратной повторности, заложен в конце мая. Почва находилась под естественной растительностью, скошенной непосредственно перед внесением действующего вещества.

Для определения целлюлозоразлагающей способности почвы использовали аппликационный метод закладки льняной ткани в почву (Востров, Петрова, 1961). Выемка льняных полотен проводилась через 1.5 и 3 месяца после закладки.

Для исследования других показателей состояния почв отбор образцов производили через 10 и 90 дней после внесения поллютанта. Были отобраны образцы из двух почвенных горизонтов: A_д (A₁) – дернина мощностью 5 – 7 см, A₂ – гумусо-элювиальный (дерновый) мощностью 10 – 15 см.

Кроме целлюлозоразлагающей способности почвы определяли её интегральную токсичность и ферментативную активность. Токсичность оценивали на базе аккредитованной лаборатории по аттестованным методикам (ФР 1.39..., 2001; ПНД ФТ 14.1..., 2010; ФР 1.31..., 2010). Использовали тест-объекты трех основных трофических групп: бактерии *Escherichia coli* тест-системы «Эколюм», простейшие *Paramecium caudatum* Ehrenberg, низшие ракообразные *Daphnia magna* Straus. Реакцию почвенных ферментов изучали общепринятыми методами (Хазиев, 2005). Активность каталазы измеряли газометрическим способом, активность уреазы и инвертазы – фотометрическими методами.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Полевому опыту предшествовали эксперименты по определению интегральной токсичности растворов пирофосфата натрия и фосфата натрия. Данные растворы, сравниваемые между собой, содержали одинаковое количество действующей

ских анионов. В результате биотесты с использованием инфузорий и бактериальной системы подтвердили, что пирофосфат натрия более чем в два раза токсичнее фосфата (Олькова, Шулятьева, 2008).

Получив такие результаты, мы проявили интерес к проведению биотестирования почвы, загрязненной минеральным техногенным фосфором. Загрязнение подобного рода при химико-аналитическом контроле отражается лишь в увеличении содержания в почве различных форм фосфатов. В системе нормирования загрязнения почвы содержание фосфатов не регламентируется, поэтому методы биотестирования могут помочь в этой ситуации отразить силу техногенного пресса на экосистемы почв.

Согласно используемым методикам биотестирования анализировались водные вытяжки из почв, отобранных на модельных опытных делянках.

В результате проведенных исследований удалось выяснить, что из трех тест-организмов, использованных в исследовании, *D. magna* проявили наименьшую чувствительность к ПФН. Выживаемость рачков составила 100% как для проб отобранных через 10 дней после внесения токсиканта, так и после 90 суток.

В то же время тест-объект *P. caudatum* и бактерии системы «Эколюм» показали высокую чувствительность к исследуемому веществу. Результаты биотестирования проб почв, отобранных через 10 дней после внесения ПФН, представлены в табл. 1, 2.

Таблица 1

Оценка уровня токсичности почвы при загрязнении её ПФН в биотесте с использованием *P. caudatum*

Горизонт почвы	Значения индексов токсичности T , у.е.		
	Контроль	Загрязнение 4.5 г/м ²	Загрязнение 45 г/м ²
A ₁	0.13±0.08	0.11±0.05	0.41±0.05*
	I группа токсичности	I группа токсичности	II группа токсичности
A ₂	0.08±0.01	0.28±0.02*	0.44±0.06*
	I группа токсичности	II группа токсичности	II группа токсичности

* – отличия от контрольных значений достоверны ($p < 0.05$).

Таблица 2

Оценка уровня токсичности почвы при загрязнении её ПФН в биотесте с использованием тест-системы «Эколюм»

Горизонт почвы	Значения индексов токсичности T , у.е.		
	Контроль	Загрязнение 4.5 г/м ²	Загрязнение 45 г/м ²
A ₁	1.80±0.35	16.49±3.23*	30.94±6.03*
	I группа токсичности	I группа токсичности	II группа токсичности
A ₂	1.60±0.30	25.99±5.09*	42.02±8.04*
	I группа токсичности	II группа токсичности	III группа токсичности

* – отличия от контрольных значений достоверны ($p < 0.05$).

Почва без внесения загрязняющего вещества оказалась не токсичной как для парameций, так и для бактериальной тест-системы.

ВЛИЯНИЕ ВЫБРОСОВ ПИРОФОСФАТА НАТРИЯ

Биотестирование почвы (в биотесте с *P. caudatum*), загрязненной меньшей дозой ПФН, показало, что верхний генетический горизонт почвы по уровню токсичности не отличался от контрольных значений. В то же время нижележащий горизонт стал характеризоваться повышенной токсичностью: его индекс токсичности T относится ко второй группе в соответствии с используемой методикой (ФР 1.31..., 2010). Предполагаем, что пирофосфат с почвенным раствором мигрировал и оказал большее влияние на горизонт A_2 . При моделировании повышенного загрязнения такая тенденция сохранилась. Однако в этом варианте пробы из верхнего генетического горизонта также оказались значительно токсичнее незагрязненных образцов.

Тест-система «Эколюм» оказалась чувствительнее *D. magna* и *P. caudatum* к ПФН. Внесение загрязнения на уровне 4.5 г/м^2 не выводит почву горизонта A_1 из первой группы («образец не токсичен»), однако увеличение индекса токсичности является достоверным по отношению к контрольному варианту. Пробы из горизонта A_2 , как и при тестировании с помощью парameций, оказались токсичнее, чем образцы верхнего горизонта, что подтверждает движение пирофосфата вниз по профилю. Повышенное загрязнение почвы отразилось в возрастании индексов T по тест-системе «Эколюм», причем пробы горизонта A_2 в соответствии с методикой отнесены к третьей группе «высокая токсичность».

Через 90 дней почва уже не оказывала токсического действия на тест-организмы. Это связано со способностью пирофосфатов гидролизываться до фосфатов (Кудеярова, 1993).

Реакция почвенных ферментов на внесение техногенного фосфора оказалась яркой и крайне интересной. Активность составляющих ферментативного почвенного пула – интегральный показатель состояния почв, используемый многими исследователями (Абрамян, 1992; Галиулин, 2005).

Активность почвенных каталазы, уреазы и инвертазы исследовали в верхнем генетическом горизонте, так как микробоценоз как поставщик экзоферментов сосредоточен преимущественно именно здесь. Как и при определении интегральной токсичности, максимальный эффект отмечали после 10-дневного воздействия. Полученные результаты отражены на рис. 1.

Реакция каталазы на внесение ПФН оказалась двойственной. При внесении одной расчетной дозы ПФН наблюдалось недостоверное повышение активности

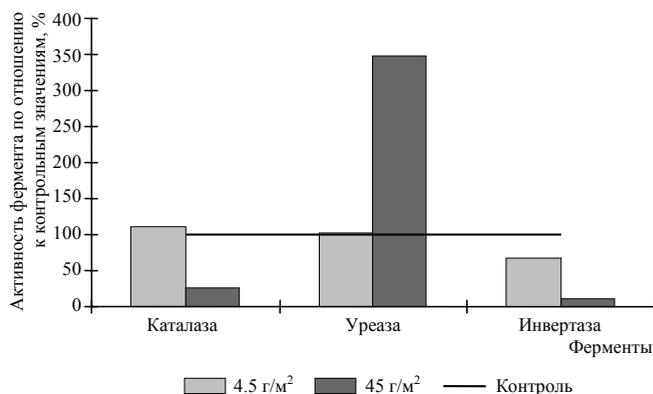


Рис. 1. Реакция почвенных ферментов на ПФН через 10 дней после внесения вещества

фермента по сравнению с контролем, а при внесении десятикратной дозы – отметили достоверное угнетение в 3.8 раз.

Отклик инвертазы схож с данными, полученными по каталазной активности. Наблюдается значительное угнетение фермента в ответ на высокую дозу токсиканта и близкая к контрольным значениям активность инвертазы при загрязнении, равном 4.5 г/м².

Такие реакции ферментов вполне закономерны в ответ на внесение нестойкого загрязняющего вещества, поставляющего элементы питания для микроорганизмов (Марфенина, 1991).

Угнетение поставщиков экзоферментов, микроорганизмов почвы, под воздействием пирофосфата натрия было подтверждено в наших исследованиях под руководством Т. Я. Ашихминой и Л. И. Домрачевой (Ашихмина и др., 2010). Были получены данные о том, что ПФН угнетает видовое разнообразие водорослей в почве, а также способствует увеличению доли окрашенных микромицетов. Преобладание меланизированных форм микромицетов как наиболее устойчивой части грибных сообществ также может являться индикатором загрязнения среды (Терехова, 2007; Огарков и др., 2008).

В отличие от активности первых двух ферментов активность уреазы стимулируется в ответ на поступление исследуемого вещества: в наиболее загрязненных образцах показатель возрастает в 3.5 раза. Однако для малой дозы отмечена только тенденция увеличения измеряемых значений по сравнению с контрольными, отличия оказались недостоверными. Стимуляцию уреазной активности можно объяснить тем, что часто при загрязнении почвы на лидирующие позиции выходят азотфиксирующие цианобактерии (Domracheva et al., 2006).

Опыт многих исследователей свидетельствует о возможности инверсии ответных реакций почвенных ферментов на различные токсиканты (Абрамян, 1992; Исмаилов, 1982). Это связано с разнообразием видового состава почвенного микробиоценоза, который формирует активность экзоферментов, а также с другими особенностями самой почвы. Поэтому, по нашему мнению, активность почвенных ферментов становится информативным индикатором, когда экспериментально установлен эффект от приоритетных загрязняющих веществ, проявляющийся на типичных почвах зоны влияния техногенного объекта.

На примере полевого модельного опыта нами установлена специфическая совокупность ответных реакций трех ферментов на загрязнение пирофосфатом натрия, проявляющаяся в угнетении каталазы и инвертазы, с одной стороны, и стимуляции уреазы – с другой.

Кроме ферментативной активности почвы оценивался показатель, характеризующий комплексную биологическую активность почвы – интенсивность разложения целлюлозы. Метод закладки льняных полотен в последнее время несправедливо забыт, несмотря на то, что дает адекватные воспроизводимые результаты.

При оценке воздействия ПФН на целлюлозоразлагающую активность дерново-подзолистой почвы пришлось отклониться от экспозиции 10 дней в силу особенности показателя. В результате первый раз полотна вынимали через 45 дней (рис. 2), второй раз – через 90.

ВЛИЯНИЕ ВЫБРОСОВ ПИРОФОСФАТА НАТРИЯ

Внесение ПФН в дерново-подзолистую почву вызвало угнетение разложения целлюлозы льна по сравнению с контрольным вариантом: за 45 дней различия в показателях контрольного варианта и опытных достигли 1.5 и 3 раза для загрязнения 4.5 и 45 г/м² соответственно. Различия оказались достоверны.

За три месяца вегетационного сезона ткань разложилась на опытных участках практически полностью (90 – 95%). Тенденция угнетения целлюлозоразлагающей активности сохранилась, однако отличия от контрольных значений оказались уже не достоверны.

Сравнивая активность отдельно взятых ферментов и целлюлозоразлагающую способность почвы, можно сделать вывод о более высокой чувствительности последней характеристики как интегрального показателя состояния почвенного микробиоценоза.

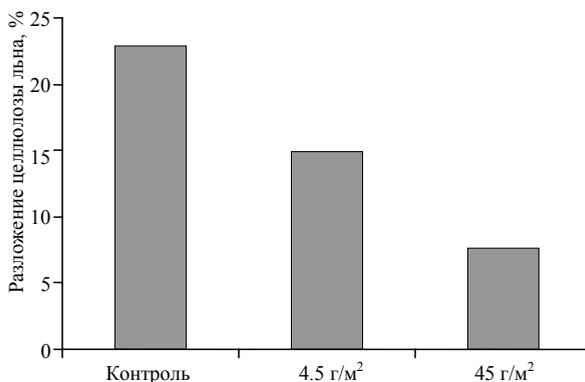


Рис. 2. Целлюлозоразлагающая способность дерново-подзолистой почвы при воздействии пирофосфата натрия

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате проведенных исследований и анализа их результатов приходим к следующим выводам о воздействии пирофосфата натрия на состояние почвы.

1. Повышение токсичности почвы возможно в случае аварийных ситуаций при её максимальном загрязнении пирофосфатом натрия. Рачки *D. magna* оказались не чувствительными к техногенному фосфорному загрязнению. Среди экспресс-биотестов наибольшую чувствительность проявила бактериальная тест-система «Эколюм».

2. Показана неоднозначность действия пирофосфата натрия на ферменты дерново-подзолистой почвы. Активность каталазы и инвертазы угнеталась, а активность уреазы повышалась. Такая совокупность ответных реакций почвенных ферментов может служить специфическим индикатором, сигнализирующим о загрязнении почвы техногенными минеральными соединениями фосфора.

3. Целлюлозоразлагающая активность почвы чувствительна как к низким, так и к повышенным дозам загрязнения пирофосфатом натрия. Однако для оценки данного показателя требуется длительное время.

Выявленные воздействия пирофосфата натрия во многом связаны с чувствительностью к нему почвенных альгомикологических комплексов. Показатели интегральной токсичности, ферментативной активности и целлюлозоразлагающей способности почв могут быть успешно использованы в экологическом мониторинге объектов уничтожения химического оружия.

Выражаем признательность коллективу лаборатории биомониторинга Вятского государственного гуманитарного университета и Коми НЦ УрО РАН во главе с Т. Я. Ашихминой за ценные советы и всестороннюю поддержку.

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта Президента Российской Федерации для государственной поддержки молодых российских ученых – кандидатов наук (проект № МК-3326.2012.5).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абрамян С. А. Изменение ферментативной активности почвы под влиянием естественных и антропогенных факторов // Почвоведение. 1992. № 7. С. 70 – 80.

Ашихмина Т. Я. Комплексный экологический мониторинг объектов хранения и уничтожения химического оружия. Киров : Вятка, 2002. 544 с.

Ашихмина Т. Я., Домрачева Л. И., Огородникова С. Ю., Олькова А. С., Кантор Г. Я., Кондакова Л. В. Изучение воздействия фосфорсодержащих поллютантов на почвенные микроорганизмы // Рос. химический журн. 2010. Т. LIV, № 4. С. 183 – 186.

Востров И. С., Петрова А. Н. Определение биологической активности почвы различными методами // Микробиология. 1961. Т. 30, вып. 4. С. 665 – 672.

Галиулин Р. В. Дегидрогеназная активность почв, загрязнённых тяжёлыми металлами // Агрохимия. 2005. № 8. С. 83 – 90.

Исмаилов Н. М. Нефтяное загрязнение и биологическая активность почв // Добыча полезных ископаемых и геохимия природных экосистем. М. : Наука, 1982. С. 227 – 235.

Кудеярова А. Ю. Педогеохимия орто- и полифосфатов в условиях применения удобрений. М. : Наука, 1993. 240 с.

Марфенина О. Е. Микробиологические аспекты охраны почв. М. : Изд-во МГУ, 1991. 118 с.

Олькова А. С., Шулятьева Н. А. Сравнение токсичности фосфатов и пиррофосфатов методами биотестирования // Экология родного края : проблемы и пути их решения : материалы 3-й обл. науч.-практ. конф. молодежи. Киров : О-Краткое, 2008. С. 114 – 118.

Огарков Б. Н., Огаркова Г. Р., Самусенок Л. В. Грибы – защитники, целители и разрушители / Науч. центр реконструктивной и восстановительной хирургии СО РАМН. Иркутск, 2008. 248 с.

Терехова В. А. Микромицеты в экологической оценке водных и наземных экосистем. М. : Наука, 2007. 215 с.

Тюлин В. В., Гущина А. М. Особенности почв Кировской области при интенсивном земледелии. Киров : Изд-во Киров. с.-х. ин-та, 1991. 92 с.

Хазиев Ф. Х. Методы почвенной энзимологии. М. : Наука, 2005. 252 с.

Химическое оружие : Экологические проблемы уничтожения / под ред. Ю. М. Арского. М. : ВИНТИ, 1997. 189 с.

ПНД Ф Т 14.1:2:3:4.11-04 16.1:2.3:3.8-04 Методика определения токсичности воды и водных вытяжек из почв, осадков сточных вод и отходов по изменению интенсивности бактериальной биолюминесценции тест-системой «Эколюм». М., 2010. 20 с.

ФР 1.31.2005.01882 (ред. 2010) Методика определения токсичности проб почв, донных отложений и осадков сточных вод экспресс-методом с применением прибора «Биотестер». М. : СПЕКТР-М, 2010.

ФР 1.39.2007.03222 Методика определения токсичности воды и водных вытяжек из почв, осадков сточных вод, отходов по смертности и изменению плодовитости дафний. М. : Акварос, 2001.

Domracheva L. I., Dabakh E. V., Kondakova L. V., Varaksina A. I. Algal-micological complexes in soils upon their chemical pollution // Eurasian Soil Science. 2006. Suppl. 1. P. 91 – 97.

УДК 57:574.2+539.1.04+577.121+574.34

**МЕТАБОЛИЧЕСКИЕ РЕАКЦИИ
APODEMUS (S.) URALENSIS (MURIDAE, RODENTIA)
НА РАДИОАКТИВНОЕ ЗАГРЯЗНЕНИЕ СРЕДЫ ОБИТАНИЯ
В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ДИНАМИКИ ЧИСЛЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИИ**

Н. А. Орехова, Л. Н. Расина

*Институт экологии растений и животных УрО РАН
Россия, 620144, Екатеринбург, 8 Марта, 202
E-mail: naorekhova@mail.ru; rasina@ipae.uran.ru*

Поступила в редакцию 06.08.12 г.

Метаболические реакции *Apodemus (S.) uralensis* (Muridae, Rodentia) на радиоактивное загрязнение среды обитания в зависимости от динамики численности популяции. – Орехова Н. А., Расина Л. Н. – С целью определения наиболее значимых реакций организма животных и человека на радиоактивное загрязнение среды обитания у малой лесной мыши (*Apodemus (S.) uralensis*) зоны Восточно-Уральского радиоактивного следа (ВУРС) изучали зависимость биохимических показателей липидного, углеводного, белкового метаболизма от динамики численности популяции как одного из основных экологических факторов. С возрастанием численности животных на ВУРСе установлено более выраженное, чем на контрольной, фоновой, территории, повышение уровня окислительного метаболизма и клеточно-тканевой функциональной активности, сопряженное с угнетением биосинтеза белков и липидов, что характеризует состояние хронического стресса с признаками истощения энергетических ресурсов организма. Дифференцированный учет численности популяции позволяет откорректировать результаты радиационных эффектов, их интерпретацию, подчеркивая необходимость изучения основных экологических факторов при оценке техногенных, в первую очередь радиационных, воздействий на популяции человека и животных.

Ключевые слова: зона ВУРСа, малая лесная мышь, липидный, углеводный и белковый обмен, динамика численности популяции.

Metabolic reactions of *Apodemus (S.) uralensis* (Muridae, Rodentia) to radioactive contamination of the environment as depends on the population number dynamics. – Orekhova N. A. and Rasina L. N. – In order to reveal most important reactions of animal and human bodies on radioactive contamination of the environment, the dependence of biochemical parameters of lipid-, carbohydrate-, and proteo-metabolism on the population number dynamics as a major environmental factor was studied in the pygmy wood mouse (*Apodemus (S.) uralensis*) within the East-Ural Radioactive Trace (EURT). As the population number within the EURT area increases, an increased level of the oxidative metabolism and cell-tissue functional activity, combined with the protein and lipid biosynthesis inhibition, has been found to get more pronounced in comparison with reference (background) territories. This characterizes the condition of chronic stress with some symptoms of energy resource exhaustion in the body. A differentiated account of the population number enables one to correct the results of radiation effects and their interpretation, emphasizing the need to study major environmental factors in evaluation of technogenic (first of all, radiative) effects on human and animal populations.

Key words: EURT area, pygmy wood mouse, lipid-, proteo-, carbohydrate- metabolism, population number dynamics.

ВВЕДЕНИЕ

Морфо-физиологическое, функционально-метаболическое состояния животных из природной среды характеризуют последствия радиационных аварий, одновременно служат составной частью многофакторного анализа сочетанного влияния природных и антропогенных воздействий на организм и популяции в целом. Динамика численности как один из основных экологических факторов популяционного гомеостаза является результатом влияния внешних и внутренних воздействий – погодные условия, кормовая база, наличие хищников и др., плотностно-зависимые авторегуляторные механизмы (Шилов, 1967; Жигальский, 2002; Роговин, Мошкин, 2007). Показана роль высокой численности популяции как стрессорного фактора, влияющего на метаболические характеристики организма и, как следствие, энегообразующие процессы, определяющие уровень функционирования клеточно-тканевых систем и организма в целом (Шилов, 1984; Чернявский и др., 2003; Christian, 1963).

Цель работы – исследование зависимости метаболических реакций в организме мелких млекопитающих, обитающих в зоне Восточно-Уральского радиоактивного следа (ВУРС), от среднегодовых значений численности их популяции.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Отлов мелких грызунов проводился в период с 2002 г. по 2006 г. в соответствии с общепринятыми методами (Карасева, Телицына, 1996) на двух стационарных участках. Первый участок расположен в головной части ВУРСа с плотностью загрязнения почвы по ^{90}Sr от 6740 до 16690 кБк/м², второй – на сопредельной территории с плотностью 43.7 кБк/м², принятой в качестве контроля (Позолотина и др., 2008). Уровень загрязнения почвы на контрольном участке более чем на порядок ниже концентраций радионуклидов, признанных предельными для безопасного проживания населения в зоне ВУРСа, γ -фон не превышает средних значений по территории Урала (Nikipelov et al., 1989).

Выборки малой лесной мыши (*Apodemus (S.) uralensis* Pall., 1811) в зоне ВУРСа составили 34 особи, на контрольном участке – 30. Животные были откалиброваны по функционально-возрастному статусу и представлены сеголетками второго типа онтогенеза, неразмножающимися в год своего рождения, что оценивали по состоянию генеративной и зубной систем (Колчева, 1992; Оленев, 2002).

За период 2002 – 2006 гг., согласно исследованиям Е. Б. Григоркиной, Г. В. Оленева, М. В. Модорова (Григоркина и др., 2008), среднегодовая относительная численность малой лесной мыши

Таблица 1
Среднегодовые значения численности малой лесной мыши

Год отлова	Численность, ос./ 100 л-с	
	Контроль	ВУРС
2002	15.2	14.4
2004	6.7	7.6
2005	21.1	26.3
2006	18.4	28.1

варьировала в контроле от 6.7 до 21.1 ос./ 100 л-с, на ВУРСе – от 7.6 до 28.1 ос./ 100 л-с. Максимальная численность зарегистрирована в 2005 г. и 2006 г., минимальная – в 2004 г. (табл. 1).

Метаболические реакции исследовали по двенадцати биохимическим показателям.

мическим показателям с помощью спектрометрических и колориметрических методов:

- углеводный обмен по содержанию гликогена печени (Данченко, Чиркин, 2010), концентрации глюкозы плазмы крови, активности глюкозофосфатизомеразы эритроцитов периферической крови (Коровкин, 1965);

- липидный обмен по концентрации общих липидов (Fletcher, 1968) и малонового диальдегида как продукта их перекисного окисления (МДА) в печени, надпочечниках, миокарде и плазме периферической крови (Стальная, Гаришвили, 1977);

- белковый обмен по содержанию общего белка плазмы крови и селезенки (Bradford, 1976).

Подробно методы биохимических исследований представлены в публикации Л. Н. Расиной, Н. А. Ореховой (2009).

Статистическая обработка данных проведена при помощи пакетов прикладных программ STATISTICA (v 8.0) и STATGRAPHICS (v 8.0). Зависимость биохимических показателей от среднегодовых значений численности исследована методом регрессионного анализа (Дрейпер, Смит, 2007). Многомерное сравнение выборок проанализировано с помощью дискриминантного анализа (Ким и др., 1998).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Поддержание популяционного гомеостаза осуществляется на базе эколого-физиологических механизмов, в основе которых лежит адаптационный синдром (Шилов, 1984; Christian, 1963). На пике максимальной численности популяции, в период обострения конкуренции между особями за ресурсы среды обитания, возникает состояние стресса, которое вызывает не только интенсификацию метаболизма, но и модифицирует поведение, ингибирует рост и репродуктивную систему организма (Чернявский и др., 2003; Завьялов и др., 2007). Перечисленные изменения ведут к лимитированию перенаселения популяции, способствуя ее адаптации в условиях более низкой кормовой базы (Роговин, Мошкин, 2007).

В то же время стресс в классическом описании Г. Селье (Selye, 1946) может быть лишь одним из проявлений, составляющих общую систему неспецифических адаптационных реакций организма. Исследованиями ряда авторов (Горизонтов, Протасов, 1968; Панин, 1983; Хайдарлиу, 1989; Гаркави и др., 1990) показана зависимость интенсивности метаболических изменений от степени воздействия экологических факторов.

Установлены различия функционально-метаболических реакций в организме малой лесной мыши на изменение численности популяции между контрольной территорией и зоной ВУРСа. На контрольной территории с возрастанием численности популяции возрастает уровень мобилизованности энергетических резервов в соответствии с повышением концентрации общих липидов и глюкозы плазмы крови, снижением гликогена и повышением уровня липидов печени (рис. 1). Наблюдается интенсификация окислительного метаболизма в тканях, взаимообусловленная повышением их функционирования в результате активации глюкозофосфатизомеразы эритроцитов, увеличения концентрации МДА в печени, миокарде и надпочечниках. Эти метаболические механизмы направлены на повышение уровня

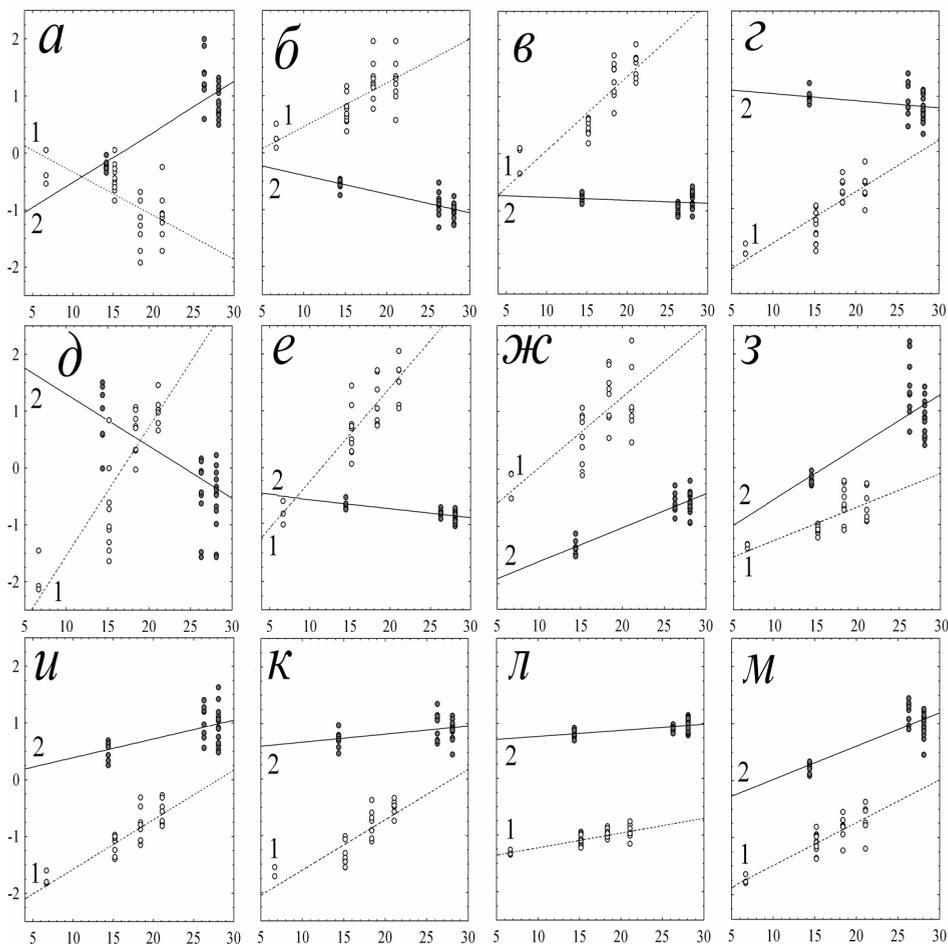


Рис. 1. Зависимость биохимических показателей *Apodemus (S.) uralensis* контрольной (1) и радиоактивно-загрязненной (2) территорий от среднегодовых значений численности популяции. Ось абсцисс: среднегодовые значения численности популяции (ос./ 100 л-с). Ось ординат: биохимические показатели в стандартизованных величинах: *а* – содержание гликогена печени; *б* – концентрация глюкозы плазмы крови; *в* – содержание общего белка селезенки; *г* – концентрация общих липидов печени; *д* – концентрация общих липидов надпочечников; *е* – концентрация общих липидов миокарда; *ж* – концентрация общего белка плазмы крови; *з* – концентрация МДА надпочечников; *и* – концентрация общих липидов плазмы крови; *к* – концентрация МДА миокарда; *л* – активность глюкозофосфатизомеразы эритроцитов; *м* – концентрация МДА печени. Коэффициенты регрессии статистически значимы при $p \leq 0.05$

энергетического гомеостаза (Barnett et al., 1960; Dubuc et al., 1983; Hershosh, Vogel, 1989; Goda et al., 1991) и отражают реакцию организма на возрастание численности популяции. С увеличением численности популяции возрастает концентрация

общего белка плазмы крови и селезенки (см. рис. 1), что характеризует состояние умеренного физиологического напряжения (Панин, 1983; Гаркави и др., 1990).

На территории ВУРСа метаболические реакции на возрастание численности популяции, в отличие от контроля, характеризуются уменьшением концентрации глюкозы плазмы крови, увеличением содержания гликогена печени и снижением уровня общего белка селезенки (см. рис. 1). Установленная зависимость обусловлена длительной стимуляцией адренокортикоидной активности, вызывающей одновременное повышение утилизации глюкозы тканями из циркуляторного русла крови и активацию глюконеогенеза за счет белковой компоненты тканей, прежде всего, селезенки, что является проявлением симптомов хронического стресса (Панин, 1983; Mayer, Rosen, 1977; Scheurink et al., 1989; Aguas et al., 1999; Kirillov, Smorodchenko, 1999). При этом более высокая концентрация МДА печени, миокарда и надпочечников сопровождается более низким уровнем общих липидов в тканях, в отличие от контроля, и характеризует смещение липидного обмена в сторону катаболической составляющей, особенно выраженной в надпочечниках. Результаты свидетельствуют о длительной гиперфункции клеток и тканей при недостаточности энергетических ресурсов организма на восстановительные процессы (Меерсон, 1981). Функционально-метаболические сдвиги в организме животных зоны ВУРСа, связанные с увеличением численности, более выражены, по сравнению с контролем, и являются результатом воздействия радиационного и природных факторов.

Сравнение значений квадрата расстояния Махаланобиса (D^2) по комплексу биохимических показателей при разных значениях численности между выборками животных зоны ВУРСа и контрольной территории характеризует возрастание в 1.5 раза метаболических эффектов хронического облучения в фазу высокой численности популяции (рис. 2).

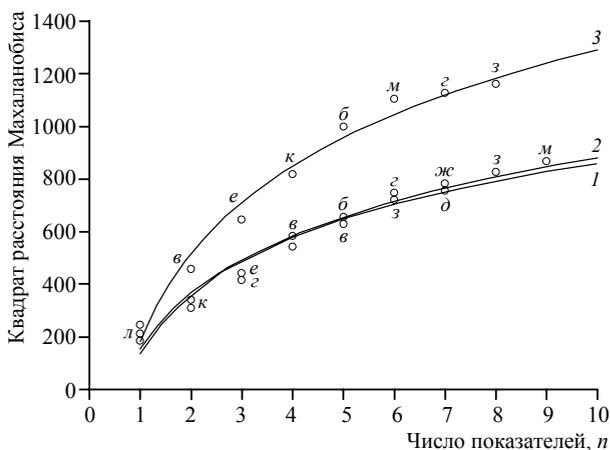


Рис. 2. Значения квадрата расстояния Махаланобиса (D^2) по комплексу биохимических показателей между выборками животных зоны ВУРСа и контрольной территории в годы низкой (1), средней (2) и высокой численности (3). Пошаговый дискриминантный анализ проведен на базе данных, экстраполированных к значениям низкой (7.15 ос./ 100 л-с), средней (14.8 ос./ 100 л-с) и высокой (23.5 ос./ 100 л-с) численности. Условные обозначения см. рис. 1

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Сравнение взаимосвязи биохимических показателей со среднегодовыми значениями численности популяции малой лесной мыши на контрольной территории и в зоне ВУРСа позволило установить:

– на контрольной, фоновой, территории с возрастанием численности животных наблюдается рост окислительного метаболизма и клеточно-тканевой функциональной активности, что при одновременном повышении уровня биосинтеза белков и липидов в тканях свидетельствует об умеренном физиологическом напряжении без признаков истощения энергетических ресурсов организма;

– в зоне ВУРСа функционально-метаболические изменения в организме животных более выражены в фазу высокой численности популяции и являются результатом воздействия радиационного и природных факторов;

– зависимость этих реакций от численности популяции более выражена, сопряжена, в отличие от контрольной территории, с угнетением биосинтеза белков, липидов и характеризует выраженный хронический стресс с признаками длительной гиперфункции клеток и истощения энергетических ресурсов;

– учет численности популяции позволяет откорректировать результаты радиационных эффектов, их интерпретацию, подчеркивая необходимость изучения основных экологических факторов при оценке техногенных, в первую очередь радиационных, воздействий на популяции человека и животных.

Работа выполнена при финансовой поддержке Программы междисциплинарных фундаментальных исследований УрО РАН (проект № 12-М-24-2016).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Гаркави Л. Х., Квакина Е. Б., Уколова М. А. Адаптационные реакции и резистентность организма. Ростов-н/Д: Изд-во Рост. ун-та, 1990. 223 с.

Горизонтов П. Д., Протасова Т. Н. Роль АКТГ и кортикостероидов в патологии. М.: Медицина, 1968. 335 с.

Григоркина Е. Б., Оленев Г. В., Модоров М. В. Анализ населения грызунов в районах техногенного неблагополучия (на примере *Apodemus (S.) uralensis*) из зоны ВУРСа // Экология. 2008. № 4. С. 299 – 306.

Данченко Е. О., Чиркин А. А. Новый методический подход к определению концентрации гликогена в тканях и некоторые комментарии по интерпретации результатов // Судебно-медицинская экспертиза. 2010. № 3. С. 25 – 28.

Дрейпер Н., Смит Г. Прикладной регрессионный анализ. Множественная регрессия. 3-е изд. / пер. с англ. М.: Изд. дом «Диалектика», 2007. 912 с.

Жигальский О. А. Анализ популяционной динамики мелких млекопитающих // Зоол. журн. 2002. Т. 81, № 9. С. 1078 – 1106.

Завьялов Е. Л., Герлинская Л. А., Овчинникова Л. Е., Евсиков В. И. Стресс и территориальная организация водяной полевки (*Arvicola terrestris*) // Зоол. журн. 2007. Т. 86, № 2. С. 242 – 251.

Карасева Е. В., Телицына А. Ю. Методы изучения грызунов в полевых условиях. М.: Наука, 1996. 227 с.

Ким Дж.-О., Мьюллер Ч. У., Клекко У. Р. Факторный, дискриминантный и кластерный анализ. М.: Финансы и статистика, 1998. 215 с.

МЕТАБОЛИЧЕСКИЕ РЕАКЦИИ *APODEMUS (S.) URALENSIS*

- Колчева Н. Е.* Динамика экологической структуры популяций лесной мыши на Южном Урале : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург, 1992. 25 с.
- Коровкин Б. Ф.* Энзимы в диагностике инфаркта миокарда. Л. : Медицина. Ленингр. отд-ние, 1965. 128 с.
- Меерсон Ф. З.* Адаптация, стресс и профилактика. М. : Наука, 1981. 278 с.
- Оленев Г. В.* Альтернативные типы онтогенеза цикломорфных грызунов и их роль в популяционной динамике : (экол. анализ) // Экология. 2002. № 5. С. 341 – 350.
- Панин Л. Е.* Биохимические механизмы стресса. Новосибирск : Наука. Сиб. отд-ние, 1983. 216 с.
- Позолотина В. Н., Молчанова И. В., Караваева Е. В., Михайловская Л. Н., Антонова Е. В.* Современное состояние наземных экосистем Восточно-Уральского радиоактивного следа: уровни загрязнения, биологические эффекты. Екатеринбург : Гощицкий, 2008. 204 с.
- Расина Л. Н., Орехова Н. А.* Метаболический гомеостаз мелких млекопитающих в условиях Восточно-Уральского радиоактивного следа // Радиационная биология. Радиоэкология. 2009. Т. 49, № 2. С. 238 – 245.
- Роговин К. А., Мошкин М. П.* Авторегуляция численности в популяциях млекопитающих и стресс (штрихи к давно написанной картине) // Журн. общ. биологии. 2007. Т. 68, № 4. С. 244 – 267.
- Стальная И. Д., Гаришвили Т. Г.* Метод определения малонового диальдегида с помощью тиобарбитуровой кислоты // Современные методы в биохимии / под ред. В. Н. Ореховича. М. : Медицина, 1977. С. 66 – 68.
- Хайдарлиу С. Х.* Нейромедиаторные механизмы адаптации. Кишинев : Штиинца, 1989. 178 с.
- Чернявский Ф. Б., Лазуткин А. Н., Мосин А. Ф.* Изменчивость некоторых физиолого-биохимических показателей флуктуирующей популяции красной полевки (*Clethrionomys rutilus*) // Изв. РАН. Сер. биол. 2003. № 3. С. 356 – 364.
- Шилов И. А.* О механизмах популяционного гомеостаза у животных // Успехи совр. биологии. 1967. Т. 64, № 2. С. 333 – 351.
- Шилов И. А.* Стресс как экологическое явление // Зоол. журн. 1984. Т. 63, № 6. С. 805 – 811.
- Aguas A. P., Esaguy N., Grande N., Castro A.P., Castelo Branco N. A.* Effect low frequency noise exposure on BALB/c mice splenic lymphocytes // Aviation Space and Environmental Medicine. 1999. Vol. 70, № 3. P. 128 – 131.
- Barnett S. A., Eaton J. C., Mc Callum N. M.* Physiological effects of «Social Stress» in wild rats. II Liver glycogen a. blood glucose // J. Psychosom. Res. 1960. Vol. 4. P. 251 – 260.
- Bradford M. M.* A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principal of protein-dye binding // Analytical Biochemistry. 1976. Vol. 72, № 1 – 2. P. 248 – 254.
- Christian J. J.* Endocrine adaptive mechanisms and the physiologic regulation growth // Physiological mammalogy. 1963. Vol. 1. P. 189 – 353.
- Dubuc P. U., Risimaki S., Cahn P. J., Willis P. L.* Glucose-tolerance in aging obese (ob/ob) and lean mice // Hormone Metabol. Res. 1983. Vol. 15. P. 120 – 123.
- Goda T., Takase S., Yokogoshi H., Mita T., Isemura M., Hoshi T.* Changes in hepatic metabolism thorough simulated weihhtlessness: decrease of glycogen and increase of lipids following prolonged immobilisation in the rat // Research in Experimental Medicine. 1991. Vol. 191, № 3. P. 189 – 199.
- Hershosh D., Vogel W. H.* The effects of immobilisation stress on serum triglycerides, non-esterified fatty acids and total cholesterol in male rats after dietary modifications // Life Scienses. 1989. Vol. 45. P. 157 – 165.

Fletcher M. J. A colorimetric method for estimating serum triglycerides // *J. Clin. Chim. Acta.* 1968. Vol. 22, № 3. P. 393 – 397.

Nikipelov B. V., Romanov G. N., Buldakov L. A. Radiation accident in the the South Urals in 1957 and the elimination of its consequences // *Recovery operation in the event of nuclear accident or radiological emergency : Proc. Symposium. Vienna : IAEA, 1989.* P. 373 – 403.

Kirillov N. A., Smorodchenko A. T. Histochemical characteristics of lymphoid organs in rats subjected to stress // *Bull. of Experimental Biology and Medicine.* 1999. Vol. 127, № 2. P. 171 – 173.

Mayer M., Rosen F. Interfection of glucocorticoids and androgens with skeletal muscle // *Metabolism Clin. Exp.* 1977. Vol. 26, № 8. P. 937.

Scheurink A. J. W., Steffens A. B., Bouritus H., Dreteler G. H., Bruntink R., Remie R., Zaagsma J. Adrenal and sympathetic catecholamines in exercising rats // *Amer. J. Physiol.* 1989. Vol. 25. P. 155 – 170.

Selye H. The general adaptation syndrome and the diseases of adaptation // *J. Clinical Endocrinology and Metabolism.* 1946. № 6. P. 117 – 231.

УДК 595.43(470.6-751.2)

**СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ СЕНОКОСЦЕВ (ARACHNIDA, OPILIONES)
КАВКАЗСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО ПРИРОДНОГО
БИОСФЕРНОГО ЗАПОВЕДНИКА (РОССИЯ)**

Н. Ю. Снеговая¹, Ю. А. Чумаченко²

¹ *Институт зоологии НАН Азербайджана
Азербайджан, AZ1073 Баку, проезд 1128, квартал 504
E-mail: snegovaya@yahoo.com*

² *Кавказский государственный природный биосферный заповедник
Россия, 385000, Майкоп, Советская, 187
E-mail: uchumachenko73@mail.ru*

Поступила в редакцию 07.12.12 г.

Структура популяций сенокосцев (Arachnida, Opiliones) Кавказского государственного природного биосферного заповедника (Россия). – Снеговая Н. Ю., Чумаченко Ю. А. – Исследована структура популяций сенокосцев на различных участках Кавказского государственного природного биосферного заповедника. В результате исследования было отловлено 13 видов сенокосцев общей численностью 10113 особей. Среди выловленных особей значительно преобладает *Odiellus zecariensis* (81.6% от общей численности). Для проведения экологического анализа структуры сообществ сенокосцев были вычислены экологические индексы, использованы кривые видового обилия и кластерный анализ фаунистического сходства. Приводятся фаунистические и экологические данные по каждому найденному виду.

Ключевые слова: сенокосцы, фенология, Кавказский заповедник, Северо-Западный Кавказ.

Population structure of harvestmen (Arachnida, Opiliones) in the Caucasian State Biospheric reserve (Russia). – Snegovaya N. Yu. and Chumachenko Yu. A. – The population structure of harvestmen in the Caucasian State Biospheric Reserve was investigated. 10,113 specimens belonging to 13 species were captured and examined. Among them, *Odiellus zecariensis* prevails in numbers (81.6% of the total abundance). To perform ecological analysis of the harvestman community structure, ecological indices were calculated, specific richness curves and cluster analysis of faunistic similarity were used. Faunistic and ecological data for each species found are given.

Key words: harvestman, phenology, Caucasian reserve, North-West Caucasus.

ВВЕДЕНИЕ

Кавказский государственный природный биосферный заповедник располагается на северном и южном склонах Западного Кавказа, являясь крупнейшей охраняемой территорией Кавказского перешейка и вторым по величине в Европе. Общая площадь заповедника 280335 га. Изучаемая территория представляет собой сложное орографическое строение, охватывающее почти полный профиль высотных природных ландшафтов, характерных для Северо-Западного Кавказа. Значительные колебания высоты над уровнем моря определяют разнообразие климатических условий, распределение почвенного покрова и растительности.

На территории заповедника температурный режим воздуха характеризуется как умеренный. Однако в зависимости от высоты над уровнем моря, экспозиции склонов, их географического положения сумма активных температур и продолжительность вегетационного периода подвержены значительным колебаниям.

По характеру растительности территория заповедника лежит в пределах двух ботанико-географических провинций – Северокавказской и Запднокавказской (Шифферс, 1953). Лесной пояс простирается от подножья склонов (600 м н. у. м.) до субальпийских лугов (1800 м н. у. м.).

Отношение сенокосцев к окружающей среде зависит от таких факторов, как структура среды обитания, влажность, температура, питание, тип почвы. Виды, живущие в почвенной подстилке, под камнями, такие как представители семейства Troglidae, Dicranolasmatidae, очень медлительные, имеют уплощенную форму тела и короткие ноги. В то же время представители семейства Phalangiidae, обитающие на лугах, на стволах и кронах деревьев и кустарников, имеют длинные ноги и передвигаются очень быстро. От типа почвенной подстилки также зависит видовой состав того или иного участка. Так, например, коротконогие представители семейства Nemastomatidae предпочитают более густую и плотную подстилку буковых лесов, а более длинноногие представители семейства Phalangiidae, такие как *Odiellus zecariensis* и *Mitopus morio*, – более редкую подстилку на участках с каштаном или кленовником.

Экологические исследования по сенокосцам на территории Кавказа не проводились совсем. Поэтому эколого-фаунистические исследования по этой группе животных на Кавказе должны внести весомый вклад в познание и оценку биоразнообразия этого интересного региона.

Целью данного исследования является изучение структуры популяций сенокосцев на различных участках Кавказского государственного природного биосферного заповедника и сравнение видового состава сенокосцев между изученными участками.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Сбор материала проводился на Северном макросклоне Главного Кавказского хребта (ГКХ) в пределах территории Кавказского государственного природного биосферного заповедника (КГПБЗ) (рис. 1). Пробные площадки, на которых ставились почвенные ловушки, были расположены на довольно пологих участках склонов и могут характеризоваться как коренные, нетронутые человеком экосистемы.

Сбор материала проводился в 2009 г. с марта по октябрь включительно почвенными ловушками Барбера на постоянных пробных площадях в следующих растительных сообществах: буко-пихтарник ожиново-папоротниковый, буко-пихтарник среднетравно-овсяницевый, кленовник крупнотравный, разнотравно-злаковый субальпийский луг. На каждой площадке было выставлено по 10 ловушек. В качестве ловушек были использованы пластиковые стаканы объемом 500 мл с фиксирующей жидкостью, представляющей собой 4%-ный раствор формальдегида. Проверку ловушек осуществляли: на участках кленовник крупнотравный и разнотрав-

СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ СЕНОКОСЦЕВ (ARACHNIDA, OPILIONES)

но-злаковый субальпийский луг – один раз в месяц, на участках буко-пихтарник ожиново-папоротниковый и буко-пихтарник среднетравно-овсяницевый – раз в две недели. Всего за время исследования было накоплено более 6000 ловушко-суток, в результате чего было отловлено 10113 особей сенокосцев.

Ниже приводится описание растительных сообществ на заложенных площадях.

I. *Буко-пихтарник ожиново-папоротниковый*. Площадка расположена на высоте 980 м н. у. м. (3-й км дороги кордон Гузерипль – хребет «Пастбище Абаго»). Состав древостоя: 6Пх4Бк.

Напочвенный покров – рододендрон понтийский (*Rhododendron ponticum*), ежевика кавказская (*Rubus caucasicus* Focke), кочедыжник женский (*Athyrium filix-femina*), щитовник мужской (*Dryopteris filix-mas*), овсяница горная (*Festuca drymeja*), крапива двудомная (*Urtica dioica*), зубянка пятилистная (*Dentaria quinquefolia*) и др. Почва: горно-лесная бурая мощная среднесуглинистая среднещебнистая на элюво-делювии аспидного сланца.

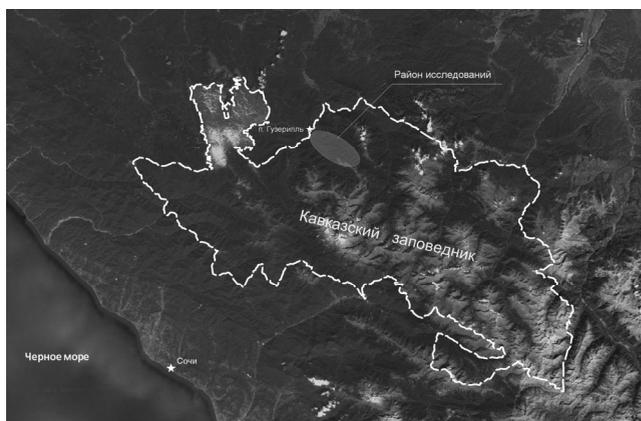


Рис. 1. Карта района исследований

II. *Буко-пихтарник среднетравно-овсяницевый*. Площадка расположена на высоте 1000 м н. у. м. (3-й км дороги кордон Гузерипль – хребет «Пастбище Абаго»). Состав древостоя: 6Пх4Бк. Травяной покров с доминированием горной овсяницы распределен пятнами с общим проективным покрытием около 15%. Почва: горно-лесная бурая среднемошная среднесуглинистая среднещебнистая на элюво-делювии аспидного сланца.

III. *Кленовник крупнотравный*. Площадка заложена на высоте 1770 м н. у. м. (северо-западный склон хребта «Пастбище Абаго»). Состав древостоя: 10Кл. Травяной покров высокий (до 50 – 60 см высотой), сплошной с преобладанием щитовника мужского (*Dryopteris filix-mas*), кочедыжника женского (*Athyrium filix-femina*), белокопытника (*Petasites albus*). Из кустарников встречаются единичные экземпляры смородины (*Ribes biebersteinii*), волчьего лыка (*Daphne mezereum*) и малины (*Rubus idaeus*). Почва горно-лесная бурая мощная тяжелосуглинистая среднещебнистая.

IV. *Разнотравно-злаковый субальпийский луг*. Площадка расположена в субальпийском поясе хребта «Пастбище Абаго» на высоте 1820 м н. у. м. Относится к ассоциации *Poa longifolia* – *Calamagrostietum arundinaceae*. Общее проективное покрытие 100%. Высота травостоя 50 – 60 см. Задернение полное, дерн мощный. Общее количество сосудистых растений – 75 видов на 200 м². Среди сосудистых

растений доминируют: вейник тростниковый (*Calamagrostis arundinacea*), овсяница Воронова (*Festuca woronowii*), чистец крупноцветковый (*Betonica macrantha*), герань лесная (*Geranium sylvaticum*), костер пестрый (*Bromopsis variegata*), овсец аджарский (*Helictotrichon adzhaticum*), овсяница овечья (*Festuca ovina*), ветреница пучковатая (*Anemone fasciculata*), володушка многолистная (*Bupleurum polyphyllum*), горец мясо-красный (*Polygonum carneum*), горечавка семираздельная (*Gentiana septemfida*), вероника горечавковидная (*Veronica gentianoides*), лапчатка прямая (*Potentilla erecta*), брусника (*Vaccinium vitis-idaea*), круциата гладконогая (*Cruciata laevipes*), жабрица альпийская (*Seseli alpinum*). Почва: горно-луговая субальпийская среднесуглинистая среднетощая сильнощелочистая на элюво-делювии аспидного сланца.

В своих исследованиях авторы придерживаются системы, предложенной А. Б. Кури (Kury, 2011). Согласно этой системе отряд сенокосцев делится на 4 подотряда: Cyphophthalmi Simon 1879, Eupnoi Hansen & Sørensen 1904, Dyspnoi Hansen & Sørensen 1904, Laniatores Thorell, 1876.

Определение материала проводилось по следующим основным источникам: Šilhavý, 1966, 1968; Martens, 1978, 2006; Snegovaya, Chemeris, 2005; Snegovaya, Chumachenko, 2011. Кроме этого использовался сравнительный материал из коллекции Института зоологии НАН Азербайджана и личной коллекции Н. Ю. Снеговой.

Вычисление индексов и построение графиков по индексам проводилось с использованием компьютерной программы «Biodiversity Professional» 2.0. (1997).

Материал по сенокосцам хранится в личной коллекции Н. Ю. Снеговой (RCNS).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В результате исследования, проведенного в 2009 г. на территории Кавказского государственного природного биосферного заповедника, было отловлено посредством почвенных ловушек 13 видов сенокосцев из 3 семейств – Trogulidae (2 вида), Nemastomatidae (6 видов), Phalangidae (5 видов). Видовой состав представлен в табл. 1. Согласно полученным результатам, из исследованных 4 участков заповедника наибольшее количество сенокосцев отловлено в кленовнике крупнотравном (5489 особей или 521.27 экз./100 лов.-суток), далее следует буко-пихтарник ожиново-папоротниковый (2132 особи или 131.6 экз./100 лов.-суток), затем буко-пихтарник среднетравный-овсяницевоый (1584 особи или 99.56 экз./100 лов.-суток) и последнее место по количеству отловленных особей занимает разнотравно-злаковый субальпийский луг (924 особи или 78.97 экз./100 лов.-суток). Среди выловленных на территории заповедника видов сенокосцев по численности значительно преобладает *Odiellus zecariensis* – 8254 особи, что составляет 81.6% от общей численности; далее следует *Phalangium opilio* – 533 особи, затем *Rilaena zakatalica* – 361 особь, *Mitopus morio* – 349, *Paranemastoma kalishvskiyi* – 290 особей, все остальные виды малочисленны. По числу же видов лидирует буко-пихтарник среднетравный-овсяницевоый – здесь найдено 11 видов, далее следует буко-пихтарник ожиново-папоротниковый – 10 видов, субальпийский луг и кленовник крупнотравный представлены 7 видами каждый.

СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ СЕНОКОСЦЕВ (ARACHNIDA, OPILIONES)

Таблица 1

Распределение сенокосцев по исследуемым участкам в Кавказском заповеднике

Семейство / вид	Буко-пихтарник ожиново- папоротниковый	Буко-пихтарник среднетравно- овсянищевый	Кленовник крупнотравный	Разнотравно- злаковый суб- альпийский луг
Dyspnoi Hansen & Sørensen 1904				
Trogulidae Sundevall, 1833				
<i>Calathocratus caucasicus</i> (Šilhavý, 1966)	80 (46♂ 21♀ 13juv.)	113 (43♂ 56♀ 14 juv.)	–	–
<i>Trogulus rossicus</i> Šilhavý, 1968		1♂		
Nemastomatidae Simon, 1872				
<i>Giljarovia tenebricosa</i> (Redikorzev, 1936)	10 (6♂ 4♀)	11 (5♂ 5♀ 1juv.)	–	–
<i>Giljarovia triangula</i> Martens, 2006	–	–	37 (10♂ 27♀)	4♂
<i>Caucnemastoma golovatchi</i> Martens, 2006	6 5♀ 1 juv.	1♂	1♂	–
<i>Vestiferum funebre</i> (Redikorzev, 1936)	9 (3♂ 4♀ 2juv.)	1♂	–	–
<i>Mitostoma gracile</i> (Redikorzev, 1936)	45 (21♂ 20♀ 4 juv.)	9 (4♂ 5♀)	–	1♀
<i>Paranemastoma kalischevskyi</i> (Roewer, 1951)	217 (98♂ 115♀ 4juv.)	11 (6♂ 5♀)	61 (19♂ 41♀ 1juv.)	1♀
Eupnoi Hansen & Sørensen 1904				
Phalangidae Latreille 1802				
<i>Odiellus zecariensis</i> Mkhaidze, 1952	1522 (10♂ 153♀ 1359juv.)	1395 (1♂ 18♀ 1376juv.)	4958 (65♂ 678♀ 4215juv.)	379 (31♂ 152♀ 196 juv.)
<i>Mitopus morio</i> (Fabricius, 1779)	16 (1♀ 15 juv.)	20 (5♀ 15 juv.)	310 (3♂ 7♀ 300 juv.)	–
<i>Rilaena zakatalica</i> Snegovaya, Chemeris, 2004	201 (10♂ 26♀ 165juv.)	4 (1♂ 3 juv.)	114 (9♂ 14♀ 91 juv.)	42 (1♂ 1♀ 40 juv.)
<i>Metaplathybunus hypanicus</i> Šilhavý, 1966	10 (1♂ 9 juv.)	18 (3♂ 15 juv.)	8 (4♂ 3♀ 1juv.)	44 juv.
<i>Phalangium opilio</i> Linnaeus, 1758	–	–	–	453 (42♂ 206♀ 205juv.)
Всего	2116	1584	5489	924

Для проведения экологического анализа структуры сообществ сенокосцев на различных участках КГПБЗ нами были вычислены индексы, часто используемые в экологических исследованиях. Полученные результаты представлены в табл. 2. Как видно из таблицы, наибольшее значение индекса разнообразия Шеннона наблюдалось на участке равнотравно-злакового субальпийского луга (1.04), наименьшее значение наблюдалось в кленовнике крупнотравном (0.43). Показатели индекса доминирования Симпсона различаются на всех участках: наибольшее значение этого индекса наблюдается на участке с кленовником крупнотравным – 82, наименьшее – на участке равнотравно-злакового субальпийского луга – 41.3. Показатели индекса доминирования Симпсона полностью отражают полученные данные, так как чем больше его величина, тем сильнее доминирование одного или двух видов. В нашем случае на участке с кленовником крупнотравным наблюдает-

ся наибольшая численность вида *Odiellus zecariensis* – 4958 экз, т.е. его доминирование.

Таблица 2

Значения индекса разнообразия Шеннона, показателя эквитабельности Пиелоу и индекса доминирования Симпсона в сообществах сенокосцев по исследованным участкам в КГПБЗ

Исследованные участки	Общая численность	Число видов	Индекс разнообразия Шеннона	Показатель эквитабельности Пиелоу, %	Индекс доминирования Симпсона, %
Буко-пихтарник ожиново-папоротниковый	2116	10	1.03	44.6	53.9
Буко-пихтарник среднетравно-овсянищевый	1584	11	0.53	22.3	78.1
Кленовник крупнотравный	5489	7	0.43	22.1	82.0
Разнотравно-злаковый субальпийский луг	924	7	1.04	53.4	41.3

Показатель эквитабельности Пиелоу колеблется в пределах от 22.1 в кленовнике крупнотравном до 53.4 на участке разнотравно-злакового субальпийского луга. Учитывая, что индекс Пиелоу указывает на выровненность распределения численности между видами, то наименьшее значение индекса (22.1) на участке с кленовником крупнотравным объясняется значительным преобладанием численности *Odiellus zecariensis* на этом участке.

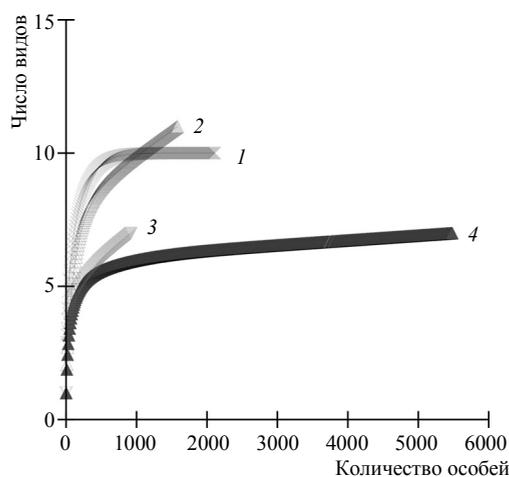


Рис. 2. Кривые видового разнообразия сообществ сенокосцев исследованных участков КГПБЗ, полученные методом «разрежения»: 1 – буко-пихтарник среднетравно-овсянищевый, 2 – буко-пихтарник ожиново-папоротниковый, 3 – буко-пихтарник среднетравно-овсянищевый, 3 – разнотравно-злаковый субальпийский луг, 4 – кленовник крупнотравный

ности *Odiellus zecariensis* на этом участке.

Для получения более репрезентативных данных нами для оценки сообществ сенокосцев в Кавказском заповеднике были использованы кривые видового обилия для сравнения видового разнообразия на изученных участках. Для этого мы применили метод разрежения («rarefaction»), основанный на построении кривой процентного соотношения видов в различных сообществах. Представленные на рис. 2 результаты показывают, что в соответствии со снижением видового разнообразия исследованные участки распределяются следующим образом: 1 – буко-пихтарник среднетравно-овсянищевый, 2 – буко-пихтарник ожиново-папоротниковый, 3 – разнотравно-злаковый субальпийский луг, 4 – кленовник крупнотравный.

СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ СЕНОКОСЦЕВ (ARACHNIDA, OPILIONES)

Для оценки сходства и различия видового состава сенокосцев между изученными участками КГПБЗ нами был использован кластерный анализ фаунистического сходства. Результаты этого анализа представлены в виде дендрограммы на рис. 3, из которой видно, что наибольшее сходство (83% подобия) отмечено для видового состава участков буко-пихтарника среднетравно-овсяницевого и буко-пихтарника ожиново-папоротникового. Наименьшее сходство (31.8%) с указанными участками было отмечено для разнотравно-злакового субальпийского луга, что соответствует вышеизложенным результатам иных методов экологического анализа.

Рассмотрим данные по каждому виду в отдельности.

Calathocratus caucasicus (Šilhavý, 1966) – широко распространенный по всему Кавказу вид (Снеговая, Чумаченко, 2013; Starega, 1986; Snegovaya, 2004; Snegovaya, Chemeris, 2005; Snegovaya, Chumachenko, 2011) в КГПБЗ за время исследования отмечался в буко-пихтарнике ожиново-папоротниковом и буко-пихтарнике среднетравно-овсяницевом без ярко выраженных пиков активности на протяжении всего сезона исследований. Максимальная динамическая плотность у этого вида наблюдалась в буко-пихтарнике среднетравно-овсяницевом (7.1 экз./100 лов.-суток).

Trogulus rossicus Šilhavý, 1968 – достаточно широко распространенный на Кавказе вид, ранее отмечавшийся на территории Краснодарского (Снеговая, Чумаченко, 2013; Šilhavý, 1968; Snegovaya, Chumachenko, 2011) и Ставропольского краев (Snegovaya, 1999), а также из Азербайджана (Snegovaya, 2004; Snegovaya, Chemeris, 2005). В КГПБЗ за время исследований отмечался в единичном экземпляре в буко-пихтарнике среднетравно-овсяницевом.

Giljarovia tenebricosa (Redikorzev, 1936) – широко распространенный на Кавказе вид, отмечается также из Турции (Martens, 2006). За время исследования на территории КГПБЗ встречался на двух участках – в буко-пихтарнике среднетравно-овсяницевом и буко-пихтарнике ожиново-папоротниковом; на первом участке на протяжении практически всего сезона исследования, за исключением наиболее жаркого месяца июля, а на втором участке – только в мае – июне, достигая максимальной динамической плотности в начале июня (6.96 экз./100 лов.-суток).

Giljarovia triangula Martens, 2006 – вид, описанный по материалам из Грузии и Северного Кавказа (Martens, 2006). В КГПБЗ отловлен на двух участках – в кленовнике крупнотравном и разнотравно-злаковом субальпийском луге на протяже-

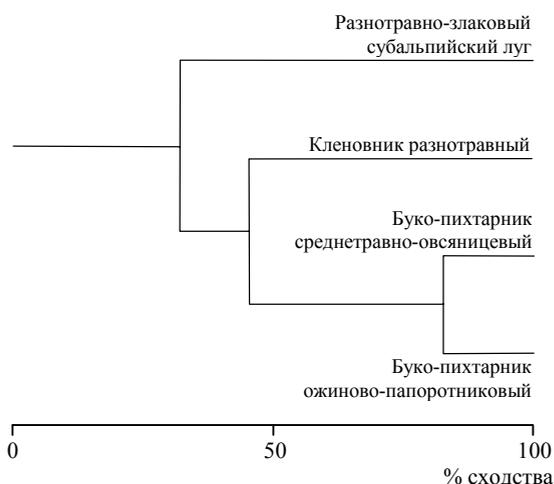


Рис. 3. Дендрограмма сходства и различия видового состава сенокосцев изученных участков КГПБЗ

нии всего периода исследования. В субальпийском поясе встречаемость очень низкая (0.34 экз./100 лов.-суток за сезон), в кленовнике встречаемость вида достаточно высокая (3.51 экз./100 лов.-суток), достигая максимума в августе (10.10 экз./100 лов.-суток).

Caucnemastoma golovatchi Martens, 2006 – вид, описан из Кавказского заповедника (Martens, 2006). В исследуемом районе заповедника нами отмечается только в лесном поясе единичными экземплярами, с небольшим преобладанием динамической плотности на участке с буко-пихтарником ожиново-папоротниковым (0.37 экз./100 лов.-суток).

Vestiferum funebre (Redikorzev, 1936) – ранее отмечался из Краснодарского края (Снеговая, Чумаченко, 2013; Staręga, 1966, 1986; Martens, 2006; Snegovaya, Chumachenko, 2011) и Грузии (Redikorzev, 1936; Mkhedze, 1964; Martens, 2006). За время исследования найден на площадках, заложенных в буко-пихтарниках. Максимальная динамическая плотность представлена в буко-пихтарнике ожиново-папоротниковом (0.56 экз./100 лов.-суток) с двумя пиками активности в начале июня (1.76 экз./100 лов.-суток) и в начале октября (4.69 экз./100 лов.-суток).

Mitostoma gracile (Redikorzev, 1936) – широко распространенный по всему Кавказу вид, в КГПБЗ из ловушек отмечается на всех участках, кроме кленовника крупнотравного, с наибольшей встречаемостью на участке с буко-пихтарником ожиново-папоротниковым. Максимальные показатели динамической плотности (12.0 экз./100 лов.-суток) отмечены в конце июня.

Paranemastoma kalischevskyi (Roewer, 1951) – широко распространенный по всему Кавказу вид. Отмечен на всех участках на территории КГПБЗ с максимумом динамической плотности на участке с буко-пихтарником ожиново-папоротниковым (217 особей или 13.4 экз./100 лов.-суток).

Odiellus zecariensis Mkhedze, 1952 – широко распространен по всему Кавказу, самый многочисленный вид на территории исследованных участков Кавказского заповедника. Наибольшая встречаемость отмечена на участке с кленовником крупнотравным (4958 особей или 470.85 экз./100 лов.-суток). Максимальной динамической плотности на всех участках вид достигает в июле, с небольшим повторным ростом в конце сентября.

Mitopus morio (Fabricius, 1779) – вид, широко распространенный по всей Палеарктике. На исследованной территории КГПБЗ встречается на всех участках, за исключением участка разнотравно-злакового субальпийского луга, с максимальной динамической плотностью за сезон – 29.44 экз./100 лов.-суток на участке с кленовником крупнотравным. Основной пик активности на всех площадках приходится на июль.

Rilaena zakatalica Snegovaya, Chemeris, 2004 – вид достаточно широко распространен на Кавказе, на исследуемой территории КГПБЗ отмечается на всех участках с максимумом динамической плотности за сезон 12.41 экз./100 лов.-суток на участке с буко-пихтарником ожиново-папоротниковым. Пик активности вида наблюдается в июле, однако для кленовника прослеживается обратная картина – минимум активности приходит на июль (1.74 экз./100 лов.-суток), с ростом в сентябре до 24.73 экз./100 лов.-суток.

СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ СЕНОКОСЦЕВ (ARACHNIDA, OPILIONES)

Metaplathybunus hypanicus Šilhavý, 1966 – вид широко распространен по Краснодарскому краю (Снеговая, Чумаченко, 2013; Šilhavý, 1966; Snegovaya, Chumachenko, 2011) и известен из Грузии (Starega, 1986). На исследуемой территории отмечается для всех участков с разным характером встречаемости. В крупнотравном кленовнике встречаемость вида наблюдается весь сезон сборов с низкой динамической плотностью, не превышающей в среднем 0.76 экз./100 лов.-суток. Тогда как на других площадках основные сборы приходится на май и июнь с максимальной динамической плотностью в разнотравно-злаковом субальпийском луге (15.71 экз./100 лов.-суток).

Phalangium opilio Linnaeus, 1758 – широко распространенный по всей Палеарктике вид. На территории КГПБЗ отмечен только с участка с разнотравно-злаковым субальпийским лугом и имеет здесь довольно высокое значение максимальной динамической плотности – 38.72 экз./100 лов.-суток в среднем за сезон. Пик активности приходится на август и сентябрь (65.0 и 59.68 экз./100 лов.-суток соответственно).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, на территории КГПБЗ было отловлено 13 видов сенокосцев из 3 семейств – Trogulidae (2 вида), Nemastomatidae (6 видов), Phalangidae (5 видов) общей численностью 10113 особей. Из исследованных 4 участков заповедника наибольшее количество сенокосцев отловлено в кленовнике крупнотравном (5489 особей или 521.27 экз./100 лов.-суток), наименьшее – разнотравно-злаковом субальпийском луге (924 особи или 78.97 экз./100 лов.-суток). Среди отловленных на изученных участках заповедника видов сенокосцев по численности значительно преобладает *Odiellus zecariensis* – 8254 особи, что составляет 81.6% от общей численности. Небольшое преобладание индекса разнообразия Шеннона наблюдается на участке с буко-пихтарником ожиново-папоротниковым – 1.041; наибольшее значение индекса доминирования Симпсона наблюдается на участке с кленовником крупнотравным – 82, что подтверждается наибольшей численностью вида *Odiellus zecariensis*, т.е. его доминированием. При использовании кластерного анализа фаунистического сходства было выявлено наибольшее сходство (83% подобия) для видового состава участков буко-пихтарника среднетравно-овсянищевого и буко-пихтарника ожиново-папоротникового.

Таким образом, анализ структурных изменений популяций сенокосцев на различных участках КГПБЗ показал, что они формируются в первую очередь локальными экологическими условиями того или иного участка.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Редикорцев В. В. Материалы к фауне Opiliones СССР // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1936. Т. 3. С. 33 – 57.

Снеговая Н. Ю., Чумаченко Ю. А. Сезонные изменения структуры популяций сенокосцев (Arachnida, Opiliones) в тисо-самшитовой роще Кавказского государственного природного биосферного заповедника (Россия) // Сиб. экол. журн. 2013. Т. 20, № 6. С. 855 – 865.

Шифферс Е. В. Растительность Северного Кавказа и его природные кормовые угодья. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1953. 399 с.

- Kury A. B.* Order Opiliones Sundevall, 1833. Animal biodiversity: An outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness // *Zootaxa*. 2011. № 3148. P. 112 – 114.
- Martens J.* Spinnentiere, Arachnida : Weberknechte, Opiliones // *Die Tierwelt Deutschlands*. Jena : G. Fischer Verlag, 1978. Vol. 64. 464 p.
- Martens J.* Weberknechte aus dem Kaukasus (Arachnida, Opiliones, Nemastomatidae) // *Senckenbergiana Biologica*. 2006. Vol. 86. P.145 – 210.
- Mkheidze T. S.* Mtibavebi (Opiliones). [Opilionidea] // *Sakartvelos echovelo samgaro*, 2. Pechsachsrianebi. [Tierwelt in Grusien, 2. Arthropoda]. Tbilisi, 1964. P. 117 – 126 (in Georgian).
- Šilhavý V.* *Metapladybunus hypanicus* sp.n. eine neue weberknechtart aus dem Kubangebiet, UdSSR (Arachnida, Opilionidea) // *Acta ent. bohemosl. Praha*. 1966. Vol. 62. P. 478 – 481.
- Šilhavý V.* *Trogulus rossicus* n. sp., ein neue weberknecht aus der UdSSR (Arachnida, Opiliones) // *Reichenbachia*. Dresden. 1968. Bd. 10. S. 25 – 29.
- Snegovaya N. Yu.* Contribution to the harvest spider (Arachnida, Opiliones) fauna of the Caucasus // *Turkish J. of Zoology*. 1999. Vol. 23. P. 453 – 459.
- Snegovaya N. Yu.* Preliminary notes on the harvestman fauna (Opiliones) of Azerbaijan // *Anthropoda Selecta*. 2004. Spec. Iss. 1. P. 307 – 318.
- Snegovaya N. Y., Chemeris A. N.* A contribution to the knowledge of the harvestman fauna of the Zakataly State Reserve, Azerbaijan (Arachnida: Opiliones) // *Anthropoda Selecta*. 2005. Vol. 13. P. 263 – 278.
- Snegovaya N. Yu., Chumachenko Yu. A.* Harvestmen (Arachnida, Opiliones) from the yew and box-tree grove of the Caucasian State Natural Biospheric Reserve, Russia // *Caucasian Entomological Bull.* 2011. Vol. 7, № 2. P. 115 – 124.
- Starega W.* Beitrag zur Kenntnis der Weberknecht-Fauna (Opiliones) der Kaukasusländer // *Annales Zoologici*. 1966. T. 23, № 13. P. 387 – 411.
- Starega W.* Eine neue Art der Nemastomatidae (Opiliones) aus dem Pamir, nebst nomenklatorisch-taxonomischen Anmerkungen // *Bull. Pol. Acad. Sci. Biol.* 1986. Vol. 34, № 10 – 12. P. 301 – 305.

УДК 598.4:591.543.4:591.53:591.524(471.3)

**ЗИМОВКИ КРЯКВЫ – *ANAS PLATYRHYNCHOS* (ANATIDAE, AVES)
В ЕСТЕСТВЕННЫХ И АНТРОПОГЕННЫХ УСЛОВИЯХ
ВОСТОКА РУССКОЙ РАВНИНЫ**

А. Н. Соловьев

*ВНИИ охотничьего хозяйства и звероводства им. проф. Б. М. Житкова
Россия, 610000, Киров, Энгельса, 79
E-mail: biomon@mail.ru*

Поступила в редакцию 16.10.12 г.

Зимовки кряквы – *Anas platyrhynchos* (Anatidae, Aves) в естественных и антропогенных условиях востока Русской равнины. – Соловьев А. Н. – На примере кряквы (*Anas platyrhynchos*) рассматривается процесс формирования оседлой популяции частично перелетного вида в средних широтах европейского востока при сочетании устойчивой положительной климатической тенденции с благоприятными антропогенными условиями (незамерзающими акваториями с техногенным подогревом и прудами с родниковой подпиткой). Выделены стадии формирования урбанизированных оседлых популяций кряквы.

Ключевые слова: кряква, миграции, холодные зимовки, Русская равнина.

Wintering of Mallards – *Anas platyrhynchos* (Anatidae, Aves) in Natural and Anthropogenic Habitats on the Eastern Russian Plain. – Solovyov A. N. – Retrospective analysis of several mallard wintering facts in midlatitudes of the European Russia was carried out. The formation of a settled mallard population is determined by the sustainable positive trends with favorable anthropogenic climatic conditions (ice-free waters with artificial heating and spring-fed ponds). The sequence of stages for urban settled mallard populations was established.

Key words: mallard, migrations, wintering, Russian Plain.

ВВЕДЕНИЕ

Кряква (*Anas platyrhynchos* Linnaeus 1758) – типичный представитель частично перелетного вида (Шеварева, 1965; Михеев, 1971) – оседлого в южных частях ареала, в Англии, частично – в Исландии и Гренландии, и перелетного на остальной части (Птицы Советского Союза..., 1952). Это один из наиболее пластичных представителей утиных (Bellrose, 1976), что позволяет ему использовать разнообразные места обитания, в том числе урбанизированные (Ильичев и др., 1987; Храбрый, 1991; Hansson, 1966; Fidley, Van Druff, 1982).

Большинство (75 – 80%) крякв «восточно-европейской» популяции зимует в западной и центральной Европе и внутри материка – на Северном Кавказе и в Закавказье (Шеварева, 1968; Миграции птиц..., 1997). Для кряквы всегда были характерны зимовки единично и небольшими группами в пределах гнездового ареала почти всюду, где сохраняются незамерзающие водоёмы (Птицы Советского Союза..., 1952). Заметное сокращение количества фактов зимовки крякв в средних широтах европейской территории России (ЕТР) в 1940 – 1950-е гг. предположительно объяснялось ликвидацией мельничных прудов на малых реках и возросшим количеством охотников, легко добывавших зимующих уток (Птицы Волжско-Кам-

ского..., 1977). Однако многие водяные мельницы действовали до 1960-х гг. и еще дольше сохранялись мельничные запруды, тем не менее, со второй половины 1940-х до 1970-х гг. в средних широтах даже неполные зимовки подранков были редкостью. Главная причина – в полном замерзании водоёмов, даже у сливов мельничных плотин. С середины 1940-х до середины 1960-х гг. наблюдалось снижение глобальной температуры воздуха на 0.3°C (Груза и др., 2001), а региональные отрицательные тренды среднегодовой температуры на востоке ЕТР пришлись на 1883 – 1920, 1936 – 1950, 1941 – 1949, 1963 – 1972 гг. (Климат..., 1982).

Во второй половине 1970-х гг. на ЕТР началось устойчивое повышение среднегодовой температуры и к концу XX столетия рост температуры воздуха составил +0.5°C (Груза и др., 2001). Причем, если в предыдущие региональные потепления повышалась в основном температура летнего сезона (Андреев и др., 1995), то современное потепление на ЕТР характеризуется повышением преимущественно зимней температуры (Будыко, 1980; Клиге, 2000).

С конца 1970-х гг. в средних широтах европейского востока стали отмечаться многочисленные факты зимовки перелетных видов на незамерзающих участках естественных и искусственных водоёмов как в урбанизированных, так и в естественных ландшафтах (Соловьев, 2012).

Кряква первой из водоплавающих птиц отреагировала на смягчение и сокращение продолжительности зимнего сезона, появление антропогенных полыней. Возможность зимовки в средних широтах любого вида животного определяет устойчивое наличие достаточного количества корма. В зимнем рационе кряквы преобладают растительные корма: побеги водных растений (элодеи, ряски, роголистника, урути, осок и др.) в первую половину зимы и семена – во вторую (Птицы Советского Союза..., 1952); при наличии животных кормов поедают лягушек, моллюсков, хирономид. На техногенных водоёмах основу зимнего питания кряквы составляет ил с коловратками, простейшими и одноклеточными водорослями (Козулин, 1987). Пищу кряквы добывают со дна, как правило, без ныряния, поэтому кормовыми станциями для них служат мелководья с глубиной до 30 – 35 см. Соответственно, наличие незамерзающих мелководий с кормовыми растениями определяет возможность их зимовки в местах гнездования. Мелководные участки водоёмов остаются открытыми при непродолжительных и слабых морозах лишь на перекатах с быстрым течением, в местах обильной родниковой подпитки или в акваториях с техногенным подогревом – ниже постоянного сброса промышленных и бытовых стоков.

Смягчение условий зимовки в средних широтах позволило успешно перезимовывать сначала отдельным особям, а затем и разным по численности группировкам, поскольку остающиеся зимовать на незамерзающих участках акваторий средних широт кряквы привлекают пролетных птиц (Калецкий, 1960), за счет чего количество зимующих особей быстро увеличивается. Регулярные зимовки кряквы за пределами зоопарка в Москве (Авилова, 2005), в Санкт-Петербурге (Храбрый, 1991), Харькове (Банник и др., 2005) отмечаются с 1960 – 1970-х гг. На незамерзающих полынях Волги в г. Твери кряквы зимуют с 1978 г. и численность их стабилизировалась в пределах 1000 особей (Птицы городов..., 2012).

Регулярными стали зимовки крякв на постоянных техногенных полыньях, образующихся на реках ниже сбросов городских стоков (Иваново, Киров, Ижевск) или плотин (Чебоксары, Ульяновск), а также на поверхностных стоках технических вод (Пенза, Новоульяновск, Кирово-Чепецк), прудах-охладителях ТЭЦ и прудах доочистки заводских стоков (Ульяновск, Киров, Саранск), декоративных прудах с родниковым питанием (Киров).

В городах Волжско-Камского региона ежегодные зимовки крякв начали отмечаться в 1980-е гг.: с начала 1980 г. в г. Ульяновске (Москвичев и др., 2011), с середины 1980-х гг. в г. Кирове (Сотников, 1999; Соловьев, 2007). Начавшись с позднееосенних задержек небольших группировок в середине 1980-х гг. на р. Уфа у пос. Красный Ключ в Башкирии, зимние скопления крякв к началу 2000-х гг. стали насчитывать до 1 тыс. особей. До 100 и более крякв в теплые зимы держатся в полыньях р. Белая у южных окраин г. Уфа (Валуев, 2003). В г. Ижевске на р. Иж ежегодно зимуют 150 – 200 крякв, в г. Перми на р. Кама – до 300 особей. При наличии устойчиво незамерзающих участков акваторий, преимущественно с техногенным подогревом, кряквы стали регулярно зимовать и во многих городах азиатской части страны – до 400 особей на р. Обь в г. Новосибирске, до 1200 особей на р. Ангара в г. Иркутске (Птицы городов России..., 2012).

В середине XX столетия в Западной Европе, в частности в Швеции (Hansson, 1966), сформировались городские оседлые популяции кряквы. В пригородах Санкт-Петербурга процесс урбанизации кряквы начался в 1960-е гг. (Мальчевский, 1981; Мальчевский, Пукинский, 1983), в г. Москве – в середине 1970-х (Авилова, 2009, 2010), на европейском востоке, в частности в г. Кирове, – в начале 1990-х гг. (Соловьев, 2007, 2012).

Цель нашего исследования заключалась в выявлении факторной обусловленности и закономерностей формирования зимующих группировок и оседлых популяций кряквы в современных климатических и антропогенных условиях средних широт европейского востока.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Анализировались полученные автором многолетние данные по численности зимующих крякв на незамерзающих участках акваторий в естественных и антропогенных условиях Кировской области и г. Кирова (Вятки), расположенного на востоке Русской равнины (58°36' с. ш.; 49°38' в.д.), в подзоне южной тайги, на берегах р. Вятки, в 665 км от ее устья. Ширина русла у города в половодье достигает 400 – 500 м, в межень 200 – 250 м, максимальные глубины – 5 – 7 м.

Ежегодный учёт зимующих крякв на городских водоёмах проводился в конце января или начале февраля с 1986 г. одновременно во всех зимовальных стациях кряквы: а) в г. Кирове (родниковый пруд ($S = 3.7$ га) под коренным левым берегом в долине р. Вятки на восточной окраине города, декоративный двухуровневый родниковый пруд ($S = 0.55$ и 0.95 га) в парке им. Кирова в центральной части города, пруды-охладители и накопители жидких промышленных отходов ТЭЦ и биохимзавода на северо-западной окраине, родниковый пруд в парке железнодорожников, пруд с родниковой подпиткой у р. Юрченка по ул. Северо-Садовая, не-

замерзающие участки русел рек Хлыновка (в створе ул. Свободы и ниже моста по дороге на пос. Вересники) и Юрченка (в районе ул. Северо-Садовая); б) за пределами города на расстоянии более 10 км от городских зимовальных станций – полынья протяженностью 3.0 – 4.5 км в русле р. Вятки за северной окраиной города ниже сброса сточных вод из коллектора городских очистных сооружений. С началом гнездования кряквы на городской территории регулярно обследовались городские водоёмы: проводился учёт гнездящихся пар и выводков по речкам Хлыновка и Юрченка и учёт уток на городских водоёмах в летние месяцы.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Погоду в городе определяют влажные атлантические циклоны, прорывающиеся временами холодные массы арктического воздуха и теплый воздух среднеазиатских пустынь. Средняя годовая температура воздуха в городе составляет $+1.5^{\circ}\text{C}$. Это несколько теплее, чем в г. Перми, но в два раза холоднее, чем в г. Нижнем Новгороде и г. Казани. Средняя температура самого теплого месяца июля $+17.8^{\circ}\text{C}$, а самого холодного – января – -14.2°C . Для города характерны резкие изменения погоды в течение всего года. Период установления снежного покрова осенью составляет в среднем 22 суток, период разрушения весной – 38 суток. По сравнению с периодом 1960 – 1990 гг. средняя продолжительность зимы в 1991 – 2010 гг. в г. Кирове уменьшилась на 10 суток и составляет в среднем 133 ± 18.8 суток (*min* – 106, *max* – 176, *n* = 20). Продолжительность ледостава на р. Вятке у г. Кирова уменьшилась на 11 суток и составляет в среднем 145 ± 13.0 суток (*min* – 119, *max* – 174, *n* = 20) (наши данные).

С потеплением зимнего сезона при температуре выше -20°C остаются открытыми русла протекающих по городу мелких притоков р. Вятки.

Смягчение погодно-климатических условий зимнего сезона в средних широтах совпало с благоприятной антропогенной тенденцией – повсеместным строительством очистных сооружений с канализованным сбросом бытовых и промышленных стоков в естественные водоёмы, что привело к образованию на них постоянных техногенных полыней.

В 1970-е гг. появились антропогенные частично не замерзающие зимой акватории – родниковый пруд под коренным левым берегом в долине р. Вятки и декоративный двухуровневый родниковый пруд в городском парке в центральной части города, пруды-охладители и накопители жидких промышленных отходов ТЭЦ и биохимзавода на городской окраине.

Ниже сброса сточных вод из коллектора городских очистных сооружений в русле р. Вятки образуется полынья протяженностью 3.0 – 4.5 км при ширине 100 – 120 м, укорачивающаяся до 1.5 – 2.0 км при продолжительных сильных морозах. Температура городских стоков на выходе из сбросового коллектора составляет $+18 - 20^{\circ}\text{C}$ при температуре воздуха -15°C , в месте впадения в р. Вятку – $+10^{\circ}\text{C}$, при температуре поверхностного слоя воды в р. Вятке подо льдом в створе выпуска 0°C . В середине зимы при температуре воздуха -10°C температура воды в родниковом пруду и в полынье на р. Вятке держится в пределах $+4^{\circ}\text{C}$, а на открытых участках малых рек – $+1 - 2^{\circ}\text{C}$. Нижний уровень родникового пруда в парке замер-

зает почти полностью, сохраняется лишь небольшая полынья у слива с верхнего уровня. Верхний пруд замерзает у берегов при температуре ниже -10°C , а при температуре ниже -20°C площадь открытой воды сохраняется лишь в виде небольшой прибрежной полыньи у выхода родников. С ослаблением морозов значительная часть верхнего пруда быстро освобождается ото льда. При температуре воздуха $-26 - 30^{\circ}\text{C}$ температура родниковых вод при выходе на поверхность составляет $+15^{\circ}\text{C}$, в верхнем пруду у берегов на мелководье $- +4 - 8^{\circ}\text{C}$, на глубоководных участках $- +10^{\circ}\text{C}$.

Судя по возврату окольцованных крякв ($n = 21$), значительная часть с территории Кировской области зимует в Западной Европе – от Италии и Франции до Швеции (Сотников, 1999). До появления незамерзающих водоёмов с техногенным подогревом зимовки водоплавающих птиц, как правило, вынужденные, на территории области были редким исключением. Поначалу немногочисленные кряквы держались до ледостава на пригородных реках и при отсутствии в городе незамерзающих водоёмов попытки их зимовки были удачными лишь в мягкие зимы, когда до весны не замерзали речные полыньи (Н. Новгород, Йошкар-Ола, Саранск) или при наличии в городских парках водоёмов с искусственным подогревом (Казань).

Регулярные зимовки кряквы в г. Кирове отмечаются с начала 1980-х гг., когда городские искусственные пруды с родниковым питанием и водоёмы с техногенным подогревом воды перестали полностью замерзать. Сначала отдельные утки зимовали на незамерзающих участках прудов-накопителей городской ТЭЦ и затем на протекающих по городу речках. В одну из холодных зим при полном замерзании технических водоёмов утки переместились на большую постоянную полынью на р. Вятке ниже сброса городских стоков, где стали зимовать ежегодно в количестве до 180 (рис. 1).

Осенью 1986 г. 15 крякв, задержавшихся у города на р. Вятке, с ее полным замерзанием перелетели на частично незамерзающий родниковый пруд под высоким коренным берегом на городской окраине. В следующем году зимовка на этом пруду повторилась и 7 особей впервые стали перелетать на дневки на декоративный родниковый пруд в центре города. В течение нескольких лет задерживающиеся на поздно замерзающих участках русла р. Вятки у города стайки уток с ледоставом перемещались на полынью родникового пруда на городской окраине, где ночевали, а на день перелетали на р. Вятку и родниковый пруд в центре города. С заходом солнца основная масса уток вновь возвращалась на прибрежный пруд, отдельные пары улетали ночевать на незамерзающие участки протекающих по городу речек. То есть на начальной стадии формирования городской зимующей группировки крякв в г. Киров были характерны утренние и вечерние перелеты. В морозную и многоснежную зиму 2002/2003 гг., когда льдом покрылась почти вся поверхность технических прудов-отстойников ТЭЦ, биохимзавода и прибрежного родникового пруда, на котором птиц тревожили своим присутствием рыбаки-подледники, утки сконцентрировались на незамерзающем декоративном родниковом пруду в центре города, где горожане их обильно подкармливают хлебом. В январе 2003 г. здесь было 80, а в середине февраля – 120 уток. В последующие годы зимующие утки стали оставаться на родниковом пруду в центре города на

ночевки и к концу 2000-х гг. полностью утратили пугливость, стали в массе выходить на берег и брать корм из рук людей.

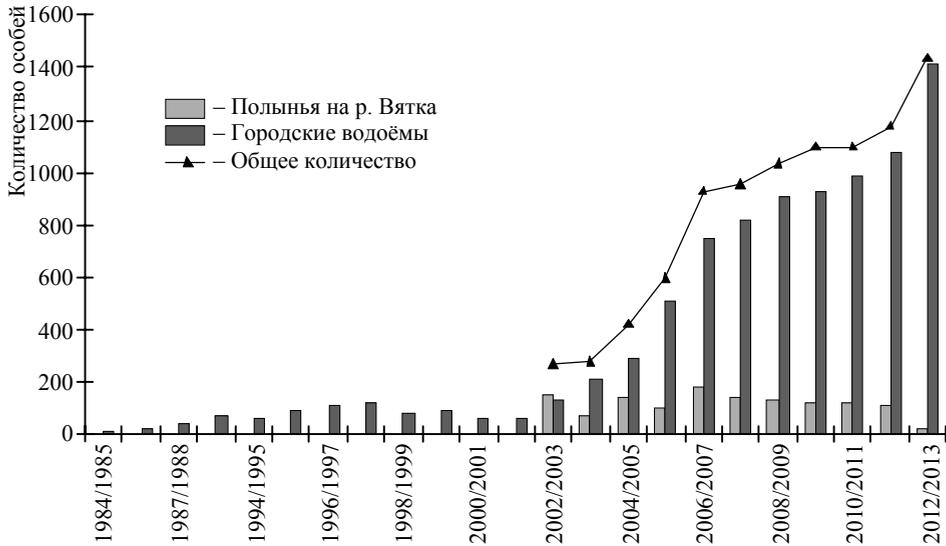


Рис. 1. Многолетняя динамика количества зимующих крякв в г. Кирове

По нашим наблюдениям, в первые 5 – 7 лет перезимовавшие в городе утки весной разлетались на гнездование в пригородные уголья, главным образом в пойму р. Вятки. С начала 1990-х гг. отдельные пары стали гнездиться у протекающих по городу малых притоков р. Вятки, и количество гнездящихся в городе крякв стало увеличиваться. Первые попытки городских крякв гнездиться на берегах декоративных прудов в центре города были неудачными. Построенные у самой воды гнезда разоряли собаки, вороны, кладки гибли уже в начале насиживания. При наличии защитных условий гнездование городских крякв становится более успешным. В 2004 г. впервые была зарегистрирована попытка гнездования кряквы на родниковом пруду в центре города. На следующий год попытка оказалась более удачной – в июне здесь плавала самка с выводком из 7 утят, из которых к середине июля осталось шесть, а 18 июля, поднявшись на крыло, они покинули городской водоём. С расширением площади прибрежных кустарниковых зарослей и появлением изолированной сплошным забором строительной площадки в 200 м от воды за одно лето здесь благополучно вывелись три выводка из 11, 8 и 6 утят. В середине июня на пруду появилась самка с шестью пуховиками. К этому времени 4 птенца из 11 первого выводка почти достигли размеров взрослых птиц, а из 8 птенцов второго выводка осталось 6.

В 2006 г. загнездившиеся пары уток были обнаружены на всех обследованных прудах города, включая небольшой пригородный родниковый пруд в Дендропарке, а гнездовая плотность по берегам протекающих в городе речек составила в

ЗИМОВКИ КРЯКВЫ – *ANAS PLATYRHYNCHOS*

среднем 1.5 (1 – 2) гнездящейся пары на 1 км речной долины. Отдельные самцы стали оставаться в городе на послегнездовую линьку, тогда как большинство гнездящихся в естественных условиях самцов по завершении процесса размножения улетают за пределы области (Сотников, 1999).

С конца июля кряквы вновь начинают концентрироваться на городских прудах, а в конце сентября – октябре образуют пары, которые сохраняются в течение зимы, тогда как у перелетных популяций разбивка на пары происходит несколько позже – на местах зимовки. Спаривание зимующих крякв на городском пруду мы наблюдали в первый теплый, до +12°C, солнечный день – 31.03.2010 г. В г. Ульяновске имитацию и попытки спаривания зимующих крякв отмечали 10.02.2003 г. и 18.03.2006 г. (Москвичев и др., 2011). В начале апреля пары крякв начинают обследовать едва обтаявшие берега городских речек в поисках мест для гнезд. Выводки пуховых птенцов на городских прудах появляются с конца мая до конца июня.

В результате регулярных зимовок в г. Кирове, как и в г. Москве (Avilova, Eremkin, 2001), сформировались две изолированные группировки зимующих крякв – дикая пригородная речная на пойме р. Вятки ниже сброса городских стоков и полудомашняя городская на родниковом пруду в центре города. Обе группировки образовались независимо друг от друга и существенно отличаются по численности, плотности, кормовым условиям, реакции особей на человека.

Зимующие в городе утки в течение зимы могут частично перемещаться с одного водоёма на другой. Со временем они настолько привыкли к людям, что массово выходят на берег к подкармливающим их людям. А зимующие за городом в речной пойме утки сохраняют пугливость и взлетают при приближении человека. Их перелетов на городскую территорию не наблюдалось. Количество зимующих особей не зависит от площади незамерзающей акватории – на многокилометровой речной пойме зимует незначительное количество уток, способных в течение зимы прокормиться на небольшом мелководном участке конуса выноса сбросового канала, где они в основном и держатся, а на небольшом родниковом водоёме количество зимующих крякв возросло до такой плотности, что при сокращении поймы в сильные морозы они полностью заполняют ее, плотно прижимаясь друг к другу (табл. 1).

Таблица 1

Пригородная речная и городская прудовая группировки зимующих крякв в г. Кирове

Группировки	Кол-во особей (наибольшее)	Плотность, особ./100 м ²	Подкормка	Дистанция вспугивания, м
Пригородная	180	0.02	Отсутствует	50–60
Городская	1600	30.0	Регулярная	0–3

Оседлая городская популяция формируется при наличии биотопических и кормовых условий. По некоторым данным (Корбут, 1999), к снижению ее численности может привести нарушение трофической базы птенцов, питающихся в первые дни жизни мягкими беспозвоночными. В условиях г. Кирова, где оседлые кряквы имеют возможность рассредоточиваться по гнездовым станциям в пойме р. Вятки с избыточными беспозвоночными старицами, этот фактор не является

лимитирующим и зимующая в городе группировка кряквы не проявляет признаков депрессии.

Гнездящиеся в пригородных стациях кряквы с конца июля начинают скапливаться на городских водоёмах, достигая к декабрю максимального количества, а в феврале количество уток на зимовальных водоёмах начинает сокращаться – по мере оттаивания мелких водоёмов и протекающих по городу речек они рассредоточиваются по гнездовым стациям.

В зимние месяцы количество уток на зимовальных водоёмах незначительно меняется за счет частичного рассредоточения по оттаивающим в оттепели мелководным участкам с илистым дном протекающих по городу небольших речек. При их замерзании с усилением морозов утки вновь концентрируются на основных водоёмах.

Характерную для зимующих в городах группировок крякв годовую динамику отражает график (рис. 2), построенный по данным ежедекадного учёта уток в г. Рязань (Барановский, 2011). Примечательна характерная синхронность изменения количества уток на трех зимовальных водоёмах, что свидетельствует о наличии в городе временных зимовальных стаций, в частности вскрывающихся в оттепели мелководных участков русел протекающих по городу речек или техногенных акваторий.

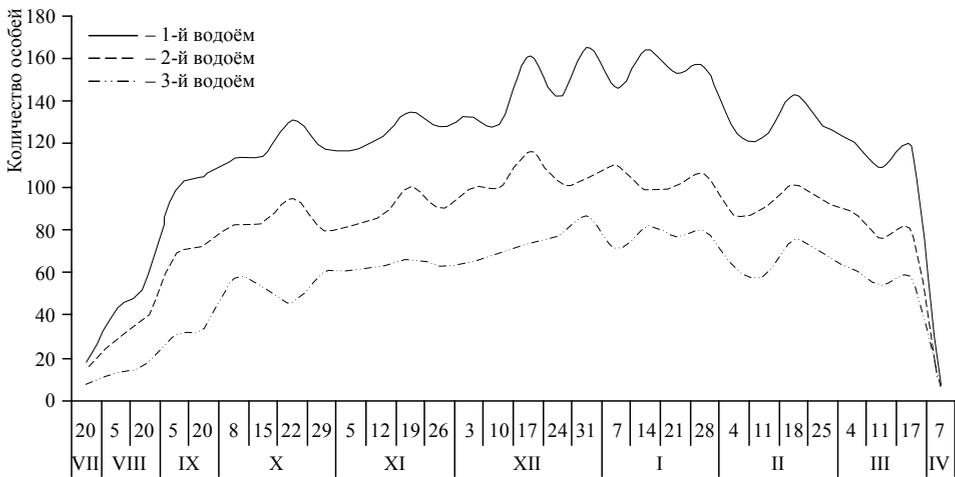


Рис. 2. Изменение количества зимующих крякв в течение года на водоёмах г. Рязань (по: Барановский, 2011)

С регулярных зимовок начинается синурбизация кряквы (Константинов и др., 2003; Авилова, 2005), в результате чего изменяется миграционный статус вида, все больше проявляющего черты оседлости, уже не ограничиваясь зимовками в пределах урбанизированного ландшафта. В процессе урбанизации кряквы можно выделить несколько стадий (табл. 2).

Таблица 2

Стадии формирования урбанизированной оседлой популяции кряквы в г. Кирове

№ п/п	Год	Продолжительность стадии (интервал от начала), кол-во лет	Характеристика
1	1984	1 (1)	<i>Спонтанная (вынужденная) полная (удачная)* зимовка одиночной особи</i>
2	1985	1 (2)	<i>Повторная произвольная полная зимовка</i> утратившей потребность к миграционному полету в результате апостериорного усиления территориальной привязанности особи в паре и с молодыми
3	1986–1995	8 (3–12)	<i>Групповые апостериорно-произвольные зимовки крякв на незамерзающей части родникового пруда на окраине города</i>
4	1996–2003	8 (13–20)	<i>Мобильная группировка</i> размножающихся в окрестностях города особей, зимующих на городских водоёмах в режиме суточных кормовых миграций – утренних с окраинного водоёма на кормовой родниковый пруд в центре города с искусственной подкормкой и вечерним разлетом на ночевку
5	2004–2013	<20	<i>Оседлая группировка</i> зимующих в центре города особей, без суточных кормовых перелетов, с весенней дисперсией по гнездовым станциям в пределах города и его окрестностей. Множественные группировки зимующих на незамерзающих участках городских водоёмов в местах с искусственной подкормкой особей, утративших пугливость по отношению к человеку и стремящихся гнездиться на берегу зимовального водоёма

* Определения зимовок по: Соловьев, 2012.

При регулярной подкормке зимующих уток численность их на водоёмах г. Кирова постоянно увеличивалась, в отличие от пригородной речной группировки, численность которой, достигнув максимума в 180 особей на начальной стадии, держится на низком уровне (см. рис. 1, табл. 1) – в соответствии с небольшой площадью кормовой станции (мелководья с илистым дном в пределах конуса выноса городских стоков), независимо от площади речной полыньи, многократно превышающей площадь городских стадий.

В 2012/2013 г. в Кирове зимовало около 1500 крякв – на 4-километровой полынье р. Вятка всего 17 крякв, а на городском декоративном каскадном пруду их количество возросло до 1150 и, кроме того, группами по 25 – 200 особей они держались на 4 незамерзающих мелководных участках небольших речек и родниковых запруд.

Холодные зимовки крякв наблюдаются не только в крупных, но и в малых городах и поселках и даже в сельской местности. В г. Иваново одиночные кряквы начали зимовать в полынье р. Уводь ниже сброса стоков ТЭЦ с середины 1980-х, а с начала 1990-х гг. – на небольших реках Ивановской области: до 300 особей регулярно ниже сбросов теплых стоков в г. Кинешма и спорадически – у г. Фурманово (В. Н. Мельников, личн. сообщение).

С начала 2000-х гг. кряквы зимуют на незамерзающих участках р. Вятки ниже сброса бытовых стоков у других городов Кировской области – Слободского, Кирово-Чепецка.

Ситуация в Кировской области не подтверждает выводы некоторых исследователей об отсутствии зимовок кряквы за пределами населенных пунктов при наличии свободной воды (Ильичев и др., 1987).

С начала 1990-х гг. регулярные зимовки крякв наблюдаются у запруд бывших мельничных прудов и бобровых плотин, минеральных источников, по магистральным сбросовым каналам торфопредприятий, на незамерзающих участках небольших рек Вятского Увала в южных и центральных районах Кировской области и в Республике Марий Эл. В условиях продолжительных, многоснежных и холодных зим на незамерзающих участках мелких рек с быстрым течением и выходами ключей среди безлюдных местностей Кировской области в 2000-е гг. стали наблюдаться зимние скопления крякв до 30 и более особей.

По наблюдениям автора, во Владимирской области с конца 1990-х гг. десятки уток зимуют у нижнего бьефа заводской плотины на р. Колпь у пос. Красная Горбатка, а также у бывших мельничных запруд на р. Ушна и других притоках р. Ока. В условиях сельской местности на р. Ушна кряквы стали зимовать в небольшом количестве с середины 1980-х гг. и к началу 2000-х гг. у бывших мельничных запруд их зимовало от 70 до 160 особей, а к 2012 г. по всей реке стало зимовать до 600 – 700 крякв. С 2009 г., когда километровый участок реки ниже пос. Новлянка был объявлен зоной покоя, кряквы стали скапливаться на нем с открытием осенней охоты и соответственно увеличилось количество остающихся на зиму особей.

При замерзании мелководных участков рек в сильные морозы кряквы ныряют за пищей на участках с глубиной до 0.5 м. При полном замерзании реки они в середине зимы могут совершать перелеты на другие водоёмы. Так, при очень теплом начале зимы 2011/2012 г. на заводском пруду р. Колпь выше пос. Красная Горбатка Владимирской области до начала января держалась группировка крякв около 470 особей. С наступлением морозов до $-32 - 33^{\circ}\text{C}$ во второй половине января река почти полностью замерзла и при ее обследовании 21 – 23 марта, когда она снова полностью вскрылась, было учтено всего 22 особи. А в 4 – 17 км у бывших мельничных запруд и на участках с техногенным подогревом р. Ушна у пос. Новлянка было учтено 5 группировок по 14 – 36 особей.

При небольшой площади незамерзающих мелководных акваторий количество зимующих уток не бывает высоким даже в сравнительно крупных городах. Например, в г. Ижевске на незамерзающих участках р. Иж и заводского пруда зимуют 150 – 250 крякв (Меньшиков, Тюлькин, 2001), тогда как в небольшом г. Воткинске число их на мелководной р. Вотка достигает 400 и более особей (А. Г. Меньшиков, личн. сообщение).

При полном замерзании водоемов в морозные зимы в г. Кирове случается гибель зимующих уток. В январе – феврале, когда на родниковых прудах в городском парке остаются лишь небольшие прибрежные участки открытой воды у родников, в первые годы, когда подкормка уток была не столь обильной, насчитывалось до 10 погибших крякв за день. Некоторые погибают до ледостава, застревая в решетках водослива.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Адаптировавшиеся к урбанизированной среде западноевропейских зимовок кряквы со смягчением зимнего режима в континентальных областях и появлением незамерзающих техногенно подогреваемых водоёмов в восточно-европейских городах стали использовать их для холодных зимовок в районах гнездования.

Зимовки кряквы в средних широтах возможны лишь при наличии кормовых станций – незамерзающих мелководий с илистым дном.

Регулярные, с тенденцией к массовости зимовки кряквы на востоке ЕТР начались в первую половину 1980-х гг. в условиях благоприятного сочетания климатического (сокращение продолжительности и потепление зимнего сезона) и антропогенного (наличие незамерзающих акваторий с техногенным подогревом и прудов с родниковой подпиткой) факторов при ведущей роли последнего. В этих условиях впервые за исторический период в средних широтах европейского востока в пределах населенных пунктов стали формироваться городские оседлые популяции кряквы.

О климатической обусловленности регулярных зимовок кряквы свидетельствует их наличие в естественных условиях – на переставших замерзать полностью малых реках с быстрым течением и преимущественно грунтовым питанием. В г. Кирове и других городах Европейской России при наличии устойчиво незамерзающих акваторий стали формироваться городские оседлые популяции кряквы. Количество зимующих крякв не зависит от площади незамерзающих акваторий, а определяется трофическим потенциалом зимовальных станций – площадью незамерзающих мелководий с илистым дном и наличием регулярной подкормки.

В зависимости от условий численность зимующих крякв в некоторых городах продолжает увеличиваться (Иваново, Киров), в других стабилизировалась (Ижевск, Пермь), в некоторых же, например, в г. Ульяновске, исследователи отмечают снижение (Москвичев и др., 2011), которое, по нашему мнению, может быть обусловлено недоучётом в связи с рассредоточением зимующих особей в теплые зимы по мелким зимовальным станциям урбанизированного ландшафта.

В среднем по площади г. Кирове при устойчивом наличии незамерзающих акваторий – пригородной техногенной полыньи на крупной реке и двух родниковых прудов в селитебной зоне – с начала 1980-х гг. сформировались две обособленные группировки зимующих крякв: дикая речная и оседлая городская. Количество зимующих уток к 2013 г. достигло 1600 особей и в местах регулярной подкормки продолжает увеличиваться, а при отсутствии подкормки пригородной группировки численность ее относительно постоянна.

Как и в г. Москве (Фридман, Еремкин, 2009), урбанизированная оседлая популяция кряквы в г. Кирове сформировалась за 20 лет.

В зависимости от конкретных условий зимовки группировки зимующих уток отличаются характером адаптаций. При зимовках на небольших реках с относительно быстрым течением и небольшими мелководными участками кряквы начинают проявлять способность к нырянию для добывания пищи со дна.

Постоянно зимующие в городе кряквы утрачивают пугливость по отношению к человеку, значительная часть особей остается в городе на гнездование и линьку, в то время как зимующую пригородную речную группировку по-прежнему составляют дикие пугливые особи.

Пресс охоты в зимнее время сказывается не столько на численности зимующих особей, сколько на их поведенческой реакции на человека. Фактор беспокойства в зимнее время обуславливает повышенную мобильность зимующих вне населенных пунктов особей, вынуждая их при появлении человека покидать зимовальные станции.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Авилова К. В. Синурбизация водоплавающих птиц в центральной России: Московский «эксперимент» // Гусеобразные северной Евразии : тез. докл. III Междунар. симпоз. по гусеобразным. СПб. : Изд-во СПбГУ, 2005. С. 8 – 10.

Андреев А. А., Величко А. А., Климанов В. А. Динамика ландшафтно-климатических изменений в тундровой и лесной зоне Северной Евразии за последние 12000 лет // Экосистемные перестройки и эволюция биосферы / Палеонтол. ин-т РАН. М., 1995. Вып. 2. С. 105 – 118.

Баник М. В., Вергелес Ю. И., Атемасова Т. А., Атемасов А. А., Бурменко И. Н., Волонцевич А. А., Девятко Т. Н., Коноваленко О. А., Коноваленко С. А., Надточий Г. С., Роменский М. В., Чаплыгина А. Б., Черников В. Ф., Шапаренко С. А. Динамика численности кряквы (*Anas platyrhynchos*) на зимовке в Харькове (1990 – 2005 гг.) // Гусеобразные северной Евразии : тез. докл. III Междунар. симпоз. по гусеобразным. СПб. : Изд-во СПбГУ, 2005. С. 28 – 29.

Барановский А. В. Зимовка кряквы на незамерзающих водоемах г. Рязани // Сохранение разнообразия животных и охотничье хозяйство России : материалы 4-й Междунар. науч.-практ. конф. М. : Изд-во РГАУ-МСХА им. К. А. Тимирязева, 2011. С. 362 – 364.

Будыко М. И. Климат в прошлом и будущем. Л. : Гидрометеиздат, 1980. 351 с.

Валуев В. А. Зимние встречи птиц в Уфе // Итоги биологических исследований. Уфа : Изд-во Башкир. гос. ун-та, 2003. Вып. 7. С. 51.

Груза Г. В., Бардин М. Ю., Ранькова Э. Я., Рочева Э. В., Соколов Ю. Ю., Самохина О. Ф., Платова Т. В. Об изменениях температуры воздуха и атмосферных осадков на территории России в XX веке // Состояние и комплексный мониторинг природной среды и климата. Пределы изменений. М. : Наука, 2001. С. 18–39.

Ильичев В. Д., Бутьев В. Т., Константинов В. М. Птицы Москвы и Подмосковья. М. : Наука, 1987. 272 с.

Калецкий А. А. Пернатые жители московских прудов // Природа. 1960. № 1. С. 113 – 114.

Клиге Р. К. Глобальные гидроклиматические изменения // Глобальные и региональные изменения климата и их природные и социально-экономические последствия. М. : Геос, 2000. С. 6 – 23.

Климат Кирова. Л. : Гидрометеиздат, 1982. 215 с.

Козулин А. В. Пластичность питания зимующих крякв в Белоруссии // Экология. 1987. № 1. С. 80 – 82.

Константинов В. М., Резанов А. Г., Резанов А. А. О зимовке водоплавающих и околоводных птиц в антропогенном ландшафте зоны холодных зим // Животные в городе : материалы Второй науч.-практ. конф. / Ин-т проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН. М., 2003. С. 172 – 174.

Корбут В. В. Городская популяция кряквы (*Anas platyrhynchos*) г. Москвы, ее возникновение, существование, депрессия // Докл. АН. 1999. Т. 365, № 6. С. 846 – 848.

Мальчевский А. С. Орнитологические экскурсии. Л. : Изд-во ЛГУ, 1981. 296 с.

Мальчевский А. С., Пукинский Ю. Б. Птицы Ленинградской области и сопредельных территорий. История, биология, охрана : в 2 т. Л. : Изд-во ЛГУ, 1983. Т. 2. 504 с.

Меньшиков А. Г., Тюлькин Ю. А. Птицы Ижевска // Птицы городов Среднего Поволжья и Предуралья. Казань : Мастер Лайн, 2001. С. 191 – 207.

Миграции птиц Восточной Европы и Северной Азии : Пластинчатоклювые. Речные утки. М. : Наука, 1997. 318 с.

Михеев А. В. Перелеты птиц. М. : Лесная пром-ть, 1971. 208 с.

Москвичев А. Н. История формирования и современное состояние группировки зимующих крякв в г. Ульяновске // Казарка. 2004. № 10. С. 347 – 356.

Москвичев А. Н., Бородин О. В., Корепов М. В., Корольков М. А. Птицы города Ульяновска : видовой состав, распространение, лимитирующие факторы и меры охраны. Ульяновск : Изд-во «Корпорация технологий продвижения», 2011. 280 с.

Птицы городов России. СПб. ; М. : Т-во науч. изд. КМК, 2012. 513 с.

Птицы городов Среднего Поволжья и Предуралья. Казань : Мастер Лайн, 2001. 271 с.

Птицы Волжско-Камского края. Неворобьиные. М. : Наука, 1977. 296 с.

Птицы Советского Союза / под общ. ред Г. П. Дементьева, Н. А. Гладкова. М. : Сов. наука, 1952. Т. 4. 640 с.

Соловьев А. Н. Зимовки перелетных видов птиц в Кировской области // Экологический вестник Чувашской республики. Вып. 57. Изучение птиц на территории Волжско-Камского края : материалы Всерос. науч.-прак. конф. 2007. С. 313 – 317.

Соловьев А. Н. Зимовки перелетных видов птиц в средних широтах востока Русской равнины // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2012. Т. 117, вып. 3. С. 3 – 16.

Сотников В. Н. Птицы Кировской области и сопредельных территорий : в 2 т. Т. 1. Неворобьиные. Киров : Триада-С, 1999. Ч. 1. 432 с.

Фридман В. С., Еремкин Г. С. Урбанизация «диких» видов птиц в контексте эволюции урболандшафта. М. : Кн. дом «Либроком», 2009. 240 с.

Храбрый В. М. Птицы Санкт-Петербурга : фауна, размещение, охрана // Тр. Зоол. ин-та РАН. Т. 236. 1991. 276 с.

Шеварева Т. П. Популяционные особенности миграции птиц // Орнитология. 1965. Вып. 7. С. 318 – 327.

Шеварева Т. П. Географические популяции кряквы в СССР // Орнитология. 1968. Вып. 9. С. 249 – 269.

Avilova K. V., Eremkin G. S. Waterfowl wintering in Moscow (1985 – 1999) : dependence on air temperatures and the prosperity of the human population // Acta Ornitologica. 2001. Vol. 35, № 1. P. 65 – 71.

Bellrose F. C. Ducks, geese and swans of North America. Harrisburg : Stackpole Co., 1976. 544 p.

Fidley W. K., Van Druff L. W. The ecology of urban mallards // Wildlife Monographs. 1982. № 81. 40 p.

Hansson L. Studies on the adaptation of the Mallard to urban environments // Vår Fågelvärld. 1966. Suppl. 4. P. 95 – 140.

UDK 633.31:581.142

GERMINATION PERCENTAGE AND RECOVERY OF *LOLIUM PERENNE* L. AND *BROMUS TOMENTELLUS* BOISS. (POACEAE, LILIOPSIDA) SEEDS AT SEVERAL OSMOTIC POTENTIAL LEVELS OF ISO-OSMOTIC SOLUTIONS

**Ghasem Ali Dianati Tilaki¹, Farzaneh Gholami¹,
Kamal Ghasemi Bezdi², and Behzad Behtari¹**

¹ Tarbiat Modares University, Faculty of Natural Resources
P.O.Box 46414-356, Noor City, Iran
E-mail: dianatig@modares.ac.ir

² Cotton Research Institute of Iran, Department of Plant Breeding
P.O.Box 49175-483, Beheshti St., Gorgan, Iran

Поступила в редакцию 24.01.13 г.

Germination Percentage and Recovery of *Lolium perenne* L. and *Bromus tomentellus* Boiss. (Poaceae, Liliopsida) Seeds at Several Osmotic Potential Levels of Iso-Osmotic Solutions. – Tilaki Dianati Ghasem Ali, Gholami Farzaneh, Bezdi Kamal Ghasemi, and Behtari Behzad. – Germination is a most salt-sensitive plant growth stage and severely inhibited with increasing salinity in both glycophytes and halophytes. In the present study, the effect of three levels of a salt (NaCl) and polyethylene glycol 6000 (PEG) on the germination of *Lolium perenne* L. and *Bromus tomentellus* Boiss. seeds was studied. The object was to reveal factors responsible for seed germination due to salt toxicity or the osmotic effect. The electrical conductivity (EC) values of NaCl solutions were 0, 5, 7, and 9 dSm⁻¹. PEG 6000 induced drought conditions at the same osmotic potential of 0, -2, -3, and -4 bar. Our results showed that NaCl and PEG treatments had significant ($p = 0.05$) effect on the germination percentage and recovery of seed germination. In *L. perenne*, a lower germination percentage (65.2%) was obtained from PEG compared with NaCl at an equivalent water potential in each treatment but in *B. tomentellus*, seed germination was better in PEG than in NaCl. When non-germinated seeds under various NaCl and PEG treatments were transferred to distilled water, they were recovered significantly, indicating little ionic and osmotic effect of salinity on viability. Germination inhibition, therefore, appears to be either osmotic or ionic, depending on the species. A similar recovery response was noted when seeds were transferred from a PEG solution to water. PEG had no toxic effect, since the seeds germinated after removing the PEG stress.

Key words: Polyethylene Glycol 6000, NaCl, Salinity, Stress, Ionic and Osmotic Effect.

Всхожесть и восстановление семян *Lolium perenne* L. и *Bromus tomentellus* Boiss. (Poaceae, Liliopsida) при различных уровнях осмотического потенциала изоосмотических растворов. – Тилаки Дианати Хасем Али, Холами Фарзанае, Безди Камаль Хасеми, Бехтари Бехзад. – Прорастание является одной из наиболее чувствительных к солям стадий роста растений и сильно ингибируется с увеличением солёности у гликофитов и галофитов. В данной работе изучали влияние трёх уровней соли (NaCl) и полиэтиленгликоля 6000 (ПЭГ) на всхожесть семян *Lolium perenne* L. и *Bromus tomentellus* Boiss. Цель состояла в выявлении факторов, ответственных за нарушение прорастания (токсичность соли или осмотический эффект). Электропроводность растворов NaCl составляла 0, 5, 7 и 9 дСм⁻¹. Засушливость имитировали введением ПЭГ 6000 при сохранении осмотического водного потенциала 0, -2, -3 и -4 бар. Результаты показали, что обработка NaCl и ПЭГ значимо ($P = 0.05$) влияет на прорастание и восстановление всхожести семян. Меньшая доля прорастания семян *L. perenne* (65.2%) наблюдалась при воздействии ПЭГ по сравнению с NaCl при равном вод-

GERMINATION PERCENTAGE AND RECOVERY

ном потенциале при каждой обработке, но для *Bromus tomentellus* Boiss. прорастание семян было выше при воздействии ПЭГ, нежели NaCl. Непроросшие при обработке NaCl и ПЭГ семена после переноса в дистиллированную воду восстанавливали всхожесть, что указывает на слабое влияние ионного и осмотического эффекта солёности на прорастание семян и их жизнеспособность. Ингибирование всхожести, таким образом, может иметь осмотическую или ионную природу в зависимости от вида растения. Сходный уровень восстановления наблюдался при переносе семян из раствора ПЭГ в воду. ПЭГ не обладает токсическим влиянием, и семена прорастают после прекращения его воздействия.

Ключевые слова: полиэтиленгликоль 6000, NaCl, солёность, стресс, ионное и осмотическое воздействие.

INTRODUCTION

Saline soils are widespread in arid and semiarid regions of the world. Salinity is one of the main problems that negatively affects soil fertility and limits plant production (Richards, 1954). The factors affecting plant growth under salinity can be divided into three groups, namely: i) water stress, ii) ion toxicity, and iii) problems in nutrient uptake and translocation to green plants' parts, and, as a result, disorders in cells due to disruption of ionic balances such as in the case of K^+ and Ca^{++} . Under salt stress, physiological drought may play an important role by limiting water uptake from the soil. On the other hand, excessive salt uptake by plants disrupts cellular functions and damages their physiological processes such as photosynthesis and respiration (Leopold, Willing, 1984). However, salt stress affects germination percentage, germination rate, and seedling growth in different ways depending on plant species. High NaCl concentrations induce dormancy in the seeds of many halophyte species (Debez et al., 2004), while the seeds of glycophyte species lose their viability under similar conditions. A plant's ability to tolerate salinity stress varies with the stage of growth in its life cycle (Khan, 2002). Germination is a most salt-sensitive plant growth stage and severely inhibited with increasing salinity in both glycophytes and halophytes (Sosa et al., 2005). Salts can affect seed germination by either restricting the supply of water (an osmotic effect) or causing specific injury through their ions to the metabolic machinery (an ionic effect). Soil salinity may affect the germination of seeds either by creating an external osmotic potential to the seed preventing water uptake, or through the toxic effects of Na^+ and Cl^- ions on the seed germination (Khajeh-Hosseini et al., 2003). Salt and osmotic stresses are responsible for inhibition or delayed seed germination and seedling establishment (Almansouri et al., 2001). Under these stresses, there is a decrease in the water uptake during imbibitions and, furthermore, salt stress may cause excessive uptake of ions (Murillo-Amador et al., 2002).

Lolium perenne L. (perennial ryegrass) is a cool-season perennial bunchgrass native in Europe, Middle Asia, and North Africa. *Lolium perenne* L. plays an important role in forage/livestock systems. Its high palatability and digestibility make this species highly valued for dairy and sheep forage systems. *Lolium perenne* L. is adapted to medium textured soils with a pH between 5.1 and 8.4. It requires a minimum of 18 to 25 inches of precipitation annually, at least half of which should be received as rain.

Bromus tomentellus Boiss. (Brome grass) is a densely growing bunchgrass reaching a height of 20 – 70 cm. It is used for pasture and for erosion control and grows in spring and summer. In northern Africa and western Asia, it can be found at elevations of 1,000 – 3,400 m (USDA, 1950).

The aim of the present study was to determine factors responsible for failures of germination percentage and germination recovery of *Lolium perenne* L. and *Bromus tomentellus* Boiss. seeds under saline conditions due to an osmotic barrier or the toxic effect of NaCl by comparison of seed germination under a range of osmotic potentials causing by NaCl and PEG.

MATERIALS AND METHODS

Germination conditions. The present study was carried out at Faculty of Natural Resources, Tarbiat Modares University, Noor, Iran. The seed materials of *Lolium perenne* L. and *Bromus tomentellus* Boiss. were obtained from the Seed Gene Bank of Natural Source of Iran, which is commonly cultivated in Iran.

Seeds were separated from inflorescence in the laboratory and surface disinfected by ozone treatment for 30 min (Duan et al., 2004). The seeds were germinated in Petri dishes (10 cm) containing two layers of Whatman 42 filter paper moistened initially with 10 ml of distilled water (0 bar as control) and three different solutions of NaCl or polyethylene glycol (PEG 6000) (Michel, Kaufmann, 1973) under osmotic potentials of -2, -3, and -4 bar. The papers were being replaced every 2 days to prevent accumulation of salts (Rehman et al., 1996). The NaCl solutions had the electrical conductivity (EC) values of 0, 5, 7, and 9 dSm⁻¹, respectively. After 7 days, the germination of species was studied after different treatments.

Germination tests. The experiment was carried out within 15 – 25°C under 8 h darkness / 16 h lights (38u mol m⁻²s⁻¹) for 7 days. Germination was considered to have occurred when the radicles were 2 mm long (Hardegee, Van Vactor, 2000). Germination percentage was recorded every 24 h for 7 days. Non-germinated seeds were transferred to distilled water to determine the germination recovery. The recovery percent was calculated using the following index (Ajmal Khan, Gulzar, 2003):

$$\% \text{Recovery} = \frac{a - b}{c - b} \times 100,$$

where *a* is the total number of germinated seeds after having been transferred to distilled water, *b* the total number of germinated seeds in the saline solution, and *c* the total number of seeds. High recovery germination percentages would indicate that previous seed germination was inhibited by an osmotic effect, whereas low recovery germination would indicate specific ion toxicity (Khan, 2002).

Experimental design. We employed a three-factor factorial (2×2×4) experiment arranged in a completely randomized design; with three replications and 50 seeds per replicate. The first factor was the nature of species (*Lolium perenne* L. or *Bromus tomentellus* Boiss.), the second was the iso-osmotic agent (NaCl or PEG), and the third was the osmotic potential level (0, -2, -3 or -4 bar). Data were subjected to analysis of variance followed by Duncan's multiple range test to determine significant differences among the mean values at the probability level of 0.05 or 0.01. Statistical analysis was done with SPSS version 11.0 for Windows statistical software package.

RESULTS AND DISCUSSION

Effects of iso-osmotic agents on germination percentage

In the present study, a significant three-way interaction (species, iso-osmotic agents (NaCl and PEG) and osmotic potential levels) was found ($P < 0.01$) for all investigated characters. Table 1 shows the mean of seed germination percentage of *L. perenne* and *B. tomentellus* using different osmotic potential levels of iso-osmotic solutions (NaCl and PEG). The -4 bar solution was highly effective in reducing the germination percentage of both species (*L. perenne* and *B. tomentellus*). Generally, seed germination decreased as the osmotic potential levels of NaCl and PEG increased. The highest and lowest germination percentage was observed in *B. tomentellus* by the 0 bar (control) osmotic potential and by the -4 bar osmotic potential of NaCl, respectively (Table 1).

Table 1

Effects of the osmotic potential level on the germination percentage of *Lolium perenne* L. and *Bromus tomentellus* Boiss. under osmotic stresses of PEG and NaCl (with EC: 0, 5, 7, 9)

Osmotic potential (bar)	<i>Lolium perenne</i>		<i>Bromus tomentellus</i>	
	NaCl	PEG	NaCl	PEG
0	86.19±1.3 abc*		90.1±2.1 a	
-2	84±1.3 abcd	83±1.6 abcd	82±2.9 bcd	83±2.4abcd
-3	79.9±1.7 cd	77.1±2.3 d	64.2±4.5 e	76.6±3.1 d
-4	75.4±2.1 d	65.2±3.9 e	45.3±4 f	52.2±4.4 f

* Means (\pm SE) followed by the same letter are not significantly different at $P < 0.01$.

These results confirm the findings of Misra & Dwivedi, 2004; they reported that an increased osmotic potential level of salinity led to a reduced germination percentage of greengram cultivars. Seed germination of *L. perenne* was always better in NaCl than in PEG at an equivalent water potential in line with the earlier observation made for soybean by Khajeh-Hosseini et al. (2003); Demir et al. (2006) in sunflower (*Helianthus annuus* L.), and Dianati et al. (2009) in alfalfa. This may be due to the uptake of Na^+ and Cl^- ions by the seeds, maintaining a water potential gradient allowing water uptake during seed germination. The NaCl-treated seeds compared to the PEG-treated seeds were allowed to imbibe water for a longer time and through the first stage of germination without protrusion of the radicle. These results are in agreement with Murillo-Amador et al. (2002) in cowpea, Demir & Van De Venter (1999) in watermelon; they affirmed that drought or salinity may influence germination by decreasing the water uptake. Moreover, salinity perturbs plant hormone balance (Khan, Rizvi, 1994) and reduces the utilization of seed reserves (Ahmad, Bano, 1992).

The iso-osmotic solutions of NaCl and PEG in *B. tomentellus* have similar effects on seed germination at a similar osmotic potential, except -3 bar; at this osmotic potential level (-3 bar), seeds germination was better in PEG than in NaCl (Fig. 1). In general, the ionic toxicity of the salt (NaCl) stress treatment causes more damage to plant cells than that in PEG drought stress conditions, and plays a major role in membrane injury, organelle damage, and pigment degradation prior to cell death, which is well documented in many plant species such as sugarcane (Errabii et al., 2007), *Centaurea rugosina*

(Radi et al., 2005, 2006), *Fraxinus angustifolia* (Tonon et al., 2004), durum wheat (Lutts et al., 2004).

The high accumulation of Na^+ and Cl^- can be related to the greater sensitivity of the crop compared with other important grains (Ashraf, McNeilly, 1989). According to Ashraf & Wahid (2000) findings, the adverse effect of NaCl on seed germination in maize seedlings is partly due to impairment in breakdown of seed lipids so as to supply soluble sugars to the respiratory metabolism of the growing embryo. Salt tolerance in glycophytes is associated with the ability to limit uptake and/or transport of saline ions (mainly Na^+ and Cl^-) from the root zone to the aerial parts (Greenway, Munns, 1980). A lower uptake of toxic mineral elements and a higher uptake of beneficial mineral elements are generally associated with greater salt tolerance of most species (Shannon, Grieve, 1999). Na^+ is the main toxic ion in salinized soils. Low Na^+ and high K^+ in the cytoplasm are essential for the maintenance of a number of enzymatic processes (Munns, Tester, 2008). Na^+ enters plant cells through the high-affinity K^+ transporter (HKT) and through non-selective cation channels (Zhu, 2003). The similarity in size of the hydrated ionic of Na^+ and K^+ makes them difficult to discriminate between, and this is the basis of Na^+ toxicity (Blumwald, 2000). Under salt stress, Na^+ competes with K^+ for uptake into roots (Munns, Tester, 2008). Ionic imbalance in plants is caused mainly by the influx of excess Na^+ (Munns, Tester, 2008; Yang et al., 2007).

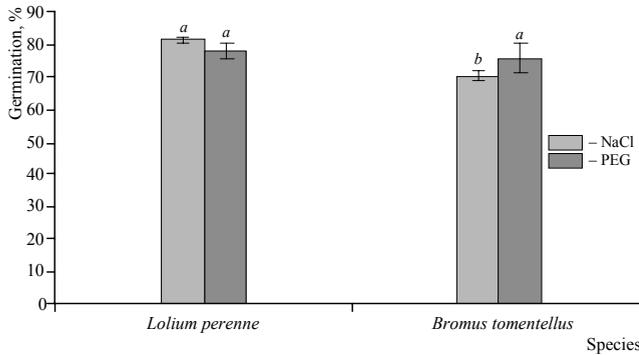


Fig. 1. Germination percentage in *Lolium perenne* L. and *Bromus tomentellus* Boiss. with osmotic solutions of NaCl and PEG

Effects of iso-osmotic agents on germination recovery

Table 2 shows the mean of seed germination recovery of *L. perenne* and *B. tomentellus* using different osmotic potential levels of the iso-osmotic solutions (NaCl and PEG).

Table 2

Effects of the osmotic potential level on the recovery percentage of *Lolium perenne* L. and *Bromus tomentellus* Boiss. under osmotic stresses of PEG and NaCl (with EC: 0, 5,7,9)

Osmotic potential (bar)	<i>Lolium perenne</i>		<i>Bromus tomentellus</i>	
	NaCl	PEG	NaCl	PEG
0	-			
-2	11.7±5 de	8±3.3 e	32±6.4 ab	26±5.9 bc
-3	10.7±2.6 de	8.8±2.2 e	35.8±5 ab	24.2±4.1 bcd
-4	15.7±3.8 cde	14.1±2.4 cde	41.8±3.6 ab	24.1±4.9 bcd

* Means (±SE) followed by the same letter are not significantly different at $P < 0.01$.

GERMINATION PERCENTAGE AND RECOVERY

When seeds were transferred to distilled water 7 days after their salinity treatments, the seed recovery percentage increased with increasing of the osmotic potential of PEG and NaCl for both species. The germination recovery of both species was significantly

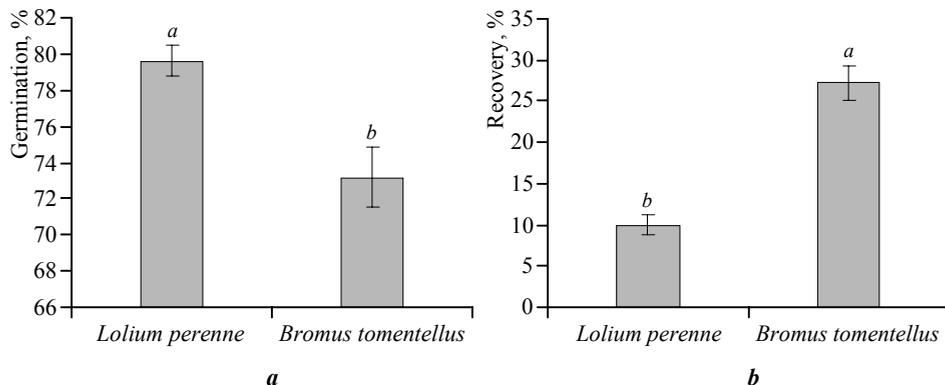


Fig. 2. Seed germination percentage (a) and germination recovery (b) of *Lolium perenne* L. and *Bromus tomentellus* Boiss. Values with the same superscript letter are not significantly different at $P < 0.01$ according to Duncan's multiple comparison range tests

increased in response to the highest dose of NaCl (-4 bar); a high recovery percentage was recorded (41.8). There was a significant difference between the species in their recovery percentage. *B. tomentellus* had the highest recovery percentage compared to *L. perenne* (Fig. 2, b).

There was a non-significant difference between the iso-osmotic solutions at all the osmotic potential levels (Fig. 3). The present study revealed that PEG had no toxic effect, because seeds germinated after removing PEG stress. Mehra et al. (2003) and Michel (1983) indicated that PEG molecules do not enter to the seed and Khajeh-Hosseini et al. (2003) found that there was no toxicity of PEG.

Under salt stress, Na^+ and Cl^- may be taken up by the seeds and toxic effect of NaCl might appear.

Strong salinity stress in our study did not devitalize seed germination ability; it only inhibited the germination temporarily and the viability was maintained. It is because

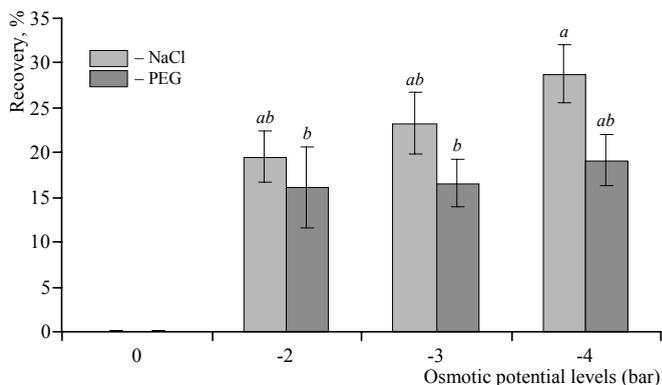


Fig. 3. Recovery of seed germination in *Lolium perenne* L. and *Bromus tomentellus* Boiss. at several osmotic potential levels of NaCl and PEG solutions. Values with the same superscript letter are not significantly different at $P < 0.01$ according to Duncan's multiple comparison range tests

seed germination was recovered when the stress was removed. Seeds of some species when pre-treated with salinity stresses showed a priming effect of salinity on germination, while others showed no effect of salinity on germination and recovered immediately after removing salinity stress was removed. Another species failed to germinate when exposed to high salinity stress (Khan, Ungar, 1996). Under hyper-saline conditions, seed survival may be an appropriate criterion for success rather than germinability, since recovery germination does occur in the seeds of *B. tomentellus*, *L. perenne*, and other species when hyper-saline conditions are alleviated (Redondo et al., 2004; Song et al., 2005; Tlig et al., 2008). Yuying et al. (1999) reported that after removing the stress, the seed germination and early seedling growth were higher than those of the untreated seeds were.

CONCLUSIONS

Salinity affects the germination process in *Lolium perenne* and *Bromus tomentellus* seeds. However, the evaluated selections have different levels of tolerance to iso-osmotic solutions. The components of salinity (osmotic and ionic) affect the evaluated two species differently. *Lolium perenne* was more affected by the osmotic effect, while *Bromus tomentellus* was more affected by the ionic effect. When seeds were transferred to a non-saline medium after 7 days of their exposure to salinity, there was a substantial recovery of germination. However, seed germination under natural conditions is more complicated and influenced by many factors such as salinity, drought, light, and temperature. Future studies would focus on the interactive effects of these factors and on the understanding of the ecophysiological strategies of plants for survival under natural environmental conditions. *Lolium perenne* and *Bromus tomentellus* are important plants for forage production in Iran which could be used to improve the quality of degraded saline land (with moderate salinity) as well as a high protein diet for animals.

The authors wish to thank the Tarbiat Modares University for financial support of their study.

REFERENCES

- Ahmad J., Bano M. The effect of sodium chloride on physiology of cotyledons and mobilization of reserved food in *Cicer arietinum* // Pakistan J. of Botany. 1992. Vol. 24. P. 40 – 48.
- Ajmal Khan M., Gulzar S. Germination responses of *Sporobolus ioclados*: a saline desert grass // J. of Arid Environments. 2003. Vol. 53. P. 387 – 394.
- Almansouri M., Kinet J. M., Lutts S. Effect of salt and osmotic stresses on germination in durum wheat (*Triticum durum* Desf.) // Plant and Soil. 2001. Vol. 231. P. 243 – 254.
- Ashraf M., McNeilly T. Effect of salinity on some cultivars of maize (*Zea mays* L.) // Maydica. 1989. Vol. 36. P. 179 – 190.
- Ashraf M., Wahid S. Time-course changes in organic metabolites and mineral nutrients in germinating maize seeds under salt (NaCl) stress // Seed Science and Technology. 2000. Vol. 28. P. 641 – 656.
- Blumwald E. Sodium transport and salt tolerance in plants // Current opinion in cell biology. 2000. Vol. 12. P. 431 – 434.
- Debez A., Hamed K. B., Grignon C., Abdelly C. H. Salinity effects on germination, growth and seed production of the halophyte *Cakile maritime* // Plant Soil. 2004. Vol. 262. P. 179 – 189.

GERMINATION PERCENTAGE AND RECOVERY

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

Demir M., Okcu G., Atak M., Cikili Y., Kolsarici O. Seed treatments to overcome salt and drought stress during germination in sunflower (*Helianthus annuus* L.) // European J. of Agronomy. 2006. Vol. 24. P. 291 – 295.

Dianati Tilaki Ghasem Ali, Behtari Behzad, Behtari Behnam. Effect of salt and water stress on the germination of Alfalfa (*Medicago sativa* L.) seed // Povolzhskiy J. of Ecology. 2009. № 2. P. 152 – 158.

Duan D., Liu X., Ajmal Khan M., Gul B. Effects of salt and water stress on the germination of *Chenopodium glaucum* L. seed // Pakistan J. of Botany. 2004. Vol. 36, № 4. P. 793 – 800.

Errabii T., Gandonou C. B., Essalmani H., Abrini J., Idaomar M., Senhaji N. S. Effect of NaCl and mannitol induced stress on sugarcane (*Saccharum* sp.) callus cultures // Acta Physiologia Plantarum. 2007. Vol. 29. P. 95 – 102.

Greenway H., Munns R. Mechanisms of salt tolerance in non-halophytes // Annual Review of Plant Physiology. 1980. Vol. 31. P. 149 – 190.

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

Khajeh-Hosseini M., Powell A. A., Bingham I. J. The interaction between salinity stress and seed vigour during germination of soybean seeds // Seed Science and Technology. 2003. Vol. 31. P. 715 – 725.

Khan M. A. Halophyte seed germination: success and pitfalls // International symposium on optimum resource utilization in salt affected ecosystems in arid and semi arid regions / Desert Research Centre. Cairo, 2002. P. 345 – 358.

Khan M. A., Rizvi Y. Effect of salinity, temperature and growth regulators on the germination and early seedling growth of *Atriplex griffithii* var. Stocksii // Canadian J. of Botany. 1994. Vol. 72. P. 475 – 479.

Khan M. A., Ungar I. A. Germination response of the subtropical annual halophyte *Zygophyllum simplex* // Seed Science and Technology. 1996. Vol. 25. P. 83 – 91.

Leopold A. C., Willing R. P. Evidence for toxicity effects of salt on membranes // Salinity Tolerance in Plants / eds. R. C. Staples, G. H. Toenniessen. Toronto ; Singapore : Wiley-Interscience Publication, 1984. P. 67 – 76.

Lutts S., Almansouri M., Kinet J. M. Salinity and water stress have contrasting effects on the relationship between growth and cell viability during and after stress exposure in durum wheat callus // Plant Science. 2004. Vol. 167. P. 9 – 18.

Mehra V., Tripathi J., Powell A. A. Aerated hydration treatment improves the response of *Brassica juncea* and *Brassica campestris* seeds to stress during germination // Seed Science and Technology. 2003. Vol. 31. P. 57 – 70.

Michel B. E., Kaufmann M. R. The osmotic potential of polyethylene glycol 6000 // Plant Physiology. 1973. Vol. 51, № 5. P. 914 – 916.

Michel B. E. Evaluation of the water potentials of solutions of polyethylene glycol 8000 both in the absence and presence of other solutes // Plant Physiology. 1983. Vol. 72, № 1. P. 66 – 70.

Misra N., Dwivedi U. N. Genotypic difference in salinity tolerance of green gram cultivars // Plant Science 2004. Vol. 166. P. 1135 – 1142.

Munns R., Tester M. Mechanisms of salinity tolerance // Annual Review of Plant Biology. 2008. Vol. 59. P. 651 – 681.

Murillo-Amador B., Lopez-Aguilar R., Kaya C., Larrinaga-Mayoral J., Flores-Hernandez A. Comparative effects of NaCl and polyethylene glycol on germination, emergence and seedling growth of cowpea // J. of Agronomy and Crop Science. 2002. Vol. 188. P. 235 – 247.

Radi S., Prolia M., Pavlica M., Pevalek-Kozlina B. Cytogenetic effects of osmotic stress on the root meristem cells of *Centaurea ragusina* L. // Environmental and Experimental Botany. 2005. Vol. 54. P. 213 – 218.

Radi S., Radia-Stojkovic M., Pevalek-Kozlina B. Influence of NaCl and mannitol on peroxidase activity and lipid peroxidation in *Centaurea ragusina* L. roots and shoots // J. of Plant Physiology. 2006. Vol. 163, № 12. P. 1284 – 1292.

Redondo S., Rubio-Casal A. E., Castillo J. M., Luque C. J., Alvarez A. A., Luque T., Figueroa M. E. Influences of salinity and light on germination of three *Sarcocornia* taxa with contrasted habitats // Aquatic Botany. 2004. Vol. 78. P. 255 – 264.

Rehman S., Harris P. J. C., Bourne W. F., Wilkin J. The effect of sodium chloride on germination and the potassium and calcium content of *Acacia* seeds // Seed Science Technology. 1996. Vol. 25. P. 45 – 57.

Richards L. A. Origin and nature of saline and alkali soils // Diagnosis and Improvement of Saline and Alkali Soils. Washington, 1954. № 60. P. 1 – 6.

Shannon M. C., Grieve C. M. Tolerance of vegetable crops to salinity // Horticultural Science. 1999. Vol. 78. P. 5 – 38.

Song J., Feng G., Tian C., Zhang F. Strategies for adaptation of *Suaeda physophora*, *Haloxylon ammodendron* and *Haloxylon persicum* to a saline environment during seed germination stage // Annals of Botany. 2005. Vol. 96. P. 399 – 405.

Sosa L., Llanes A., Reinoso H., Reginato M., Luna V. Osmotic and specific ion effect on the germination of *Prosopis strombulifera* // Annals of Botany. 2005. Vol. 96. P. 261 – 267.

Tlig T., Gorai M., Neffati M. Germination responses of *Diploaxis harra* to temperature and salinity // Flora. 2008. Vol. 203. P. 421 – 428.

Tonon G., Kevers C., Faivre-Rampant O., Graziani M., Gaspar T. Effect of NaCl and mannitol iso-osmotic stresses on proline and free polyamine levels in embryogenic *Fraxinus angustifolia* callus // J. of Plant Physiology. 2004. Vol. 161, № 6. P. 701 – 708.

USDA-NRCS PLANTS Database // Manual of the grasses of the United States. Washington : USDA Misc. Publ., 1950. № 200.

Yang C., Chong J., Kim C., Li C., Shi D., Wang D. Osmotic adjustment and ion balance traits of an alkali resistant halophyte *Kochia sieversiana* during adaptation to salt and alkali conditions // Plant Soil. 2007. Vol. 294. P. 263 – 276.

Yuying S., Suomin W., Yaming C. The effect of saline condition on the germination and its recovery of pasture species // Acta Prataculturae Sinic. 1999. Vol. 8. P. 54 – 60.

Zhu J. K. Regulation of ion homeostasis under salt stress // Current Opinion in Plant Biology. 2003. Vol. 6, № 5. P. 441 – 445.