



## СОДЕРЖАНИЕ

<b>Башмаков Д. И.</b> Эдафотипы <i>Arctium tomentosum</i> Mill. (Asteraceae, Magnoliopsida) из местообитаний, различающихся уровнем антропогенной нагрузки .....	123
<b>Бобров В. В.</b> Чужеродные виды млекопитающих в Астраханском биосферном заповеднике .....	134
<b>Быков А. В., Бухарева О. А.</b> Изменения в населении лесных и дендрофильных птиц глинистой полупустыни Волго-Уральского междуречья за 60 лет .....	148
<b>Вехов Д. А.</b> Серебряный карась <i>Carassius auratus</i> (Cyprinidae, Actinopterygii) на участках с течением в водоёмах бассейнов Дона и Нижней Волги ...	159
<b>Жесткова Д. Б., Уромова И. П.</b> Эколого-ценотическая характеристика травянистого покрова в условиях произрастания вдоль автомагистралей Нижнего Новгорода .....	167
<b>Константинов А. С., Кузнецов В. А., Костоева Т. Н.</b> Влияние колебаний рН на развитие, рост и плодовитость большого прудовика <i>Lymnaea stagnalis</i> L. (Lymnaeidae, Gastropoda) .....	173
<b>Копылов А. И., Иевлева Т. В., Романенко А. В., Заботкина Е. А.</b> Структурно-функциональные характеристики бактериопланктона рек, протекающих через большой город (г. Череповец, Верхняя Волга) .....	183
<b>Маракаев О. А., Холмогоров С. В.</b> Динамика развития микосимбионта в подземных органах <i>Dactylorhiza maculata</i> (L.) Soó (Orchidaceae, Monocotyledoneae) в течение периодов вегетации и покоя .....	193
<b>Матанцева М. В., Симонов С. А., Лапшин Н. В.</b> Гнездование пеночки-веснички ( <i>Phylloscopus trochilus</i> Linnaeus, 1758) (Sylviidae, Aves) в естественных и урбанизированных местообитаниях Карелии .....	204
<b>Пельгунов А. Н., Пельгунова Л. А.</b> Аккумуляция тяжелых металлов грибами на территории Национального парка «Плещеево озеро» .....	215
<b>Скальская И. А.</b> Особенности сукцессий зооперифитона в бобровых прудах малой реки .....	220
<b>Чухарева И. П., Артемьев Н. Е., Вобищевич Н. В., Грачёв Р. П.</b> Пространственная структура моновидовой колонии серых цапель (Ardeidae, Aves) в западном предгорье Среднего Урала .....	228



CONTENTS

**Bashmakov D. I.** Edaphotypes of *Arctium tomentosum* Mill. (Asteraceae, Magnoliópsida) from ecotopes with different anthropogenic loads . . . . . 123

**Bobrov V. V.** Alien mammal species in the Astrakhan Biosphere Reserve . . . 134

**Bykov A. V. and Bukhareva O. A.** Changes in the population of forest and dendrophilous birds of the clay semi-desert of the Volga-Ural interfluvium for 60 years . . . . . 148

**Vekhov D. A.** Gibel carp *Carassius auratus* (Cyprinidae, Actinopterygii) in flowing water bodies of the Don River basin and the Lower Volga River basin . . . 159

**Zhestkova D. B. and Uromova I. P.** Ecologo-cenotical characteristics of the herbaceous cover in the conditions of growth along the Nizhni Novgorod highways . . . 167

**Konstantinov A. S., Kuznetsov V. A., and Kostoeva T. N.** pH fluctuation influence on the embryo development, growth and egg production of *Lymnaea stagnalis* L. (Lymnaeidae, Gastropoda) . . . . . 173

**Kopylov A. I., Ievleva T. V., Romanenko A. V., and Zobotkina E. A.** Structural and functional characteristics of the bacterioplankton of rivers flowing through a large city (the city of Cherepovets, the Upper Volga region) . . . . . 183

**Marakaev O. A. and Kholmogorov S. V.** Development dynamics of the mycosymbiont in the underground organs of *Dactylorhiza maculata* (L.) Soó (Orchidaceae, Monocotyledoneae) during its vegetative and dormancy periods . . . 193

**Matantseva M. V., Simonov S. A., and Lapshin N. V.** Nesting of the willow warbler (*Phylloscopus trochilus* Linnaeus, 1758) (Sylviidae, Aves) in natural and urban habitats of Karelia . . . . . 204

**Pelgunov A. N. and Pelgunova L. A.** Heavy metal accumulation by fungi in the National Park «Lake Pleshcheyevo». . . . . 215

**Skal'skaya I. A.** Zooperiphyton succession features in beaver ponds of a small river . . . . . 220

**Chukhareva I. P., Artemiev N. E., Vobishchevich N. V., and Grachev R. P.** Spatial structure of a monospecific colony of gray herons (Ardeidae, Aves) in the western foothills of the Middle Urals . . . . . 228

УДК 581.5:574.32

**ЭДАФОТИПЫ *ARCTIUM TOMENTOSUM* MILL.  
(ASTERACEAE, MAGNOLIÓPSIDA) ИЗ МЕСТООБИТАНИЙ,  
РАЗЛИЧАЮЩИХСЯ УРОВНЕМ АНТРОПОГЕННОЙ НАГРУЗКИ**

**Д. И. Башмаков**

*Мордовский государственный университет им. Н. П. Огарёва  
Россия, 430005, Саранск, Большевикская, 68*

*E-mail: dimabashmakov@yandex.ru*

Поступила в редакцию 20.02.13 г.

**Эдафотипы *Arctium tomentosum* Mill. (Asteraceae, Magnoliópsida) из местообитаний, различающихся уровнем антропогенной нагрузки.** – Башмаков Д. И. – Молодые растения *Arctium tomentosum* Mill., выращенные из семян, собранных в различных по степени антропогенной нагрузки экотопах г. Саранска и за его пределами (Республика Мордовия), имели неодинаковый экофизиологический отклик на содержание в инкубационной среде ионов  $Zn^{2+}$  в концентрациях от 10 мкМ до 1 мМ. Полученные результаты дают основание предполагать существование на изученной территории эдафотипов лопуха паутинистого, различающихся степенью устойчивости к субоптимальным концентрациям цинка.

*Ключевые слова:* Asteraceae, *Arctium tomentosum*, тяжелые металлы, цинк, индекс толерантности, абсолютная масса семян, эдафотипы, загрязнение.

**Edaphotypes of *Arctium tomentosum* Mill. (Asteraceae, Magnoliópsida) from ecotopes with different anthropogenic loads.** – Bashmakov D. I. – *Arctium tomentosum* Mill. seedlings grown from seeds collected in several ecotopes with different anthropogenic loads in Saransk (Mordovia Republic) and outside had unequal physiological responses to the content of  $Zn^{2+}$  ions (from 10  $\mu$ M to 1 mM) in the growth medium. It is possible to hypothesize the existence of several edaphotypes of cotton burdock with different zinc tolerances.

*Key words:* Asteraceae, *Arctium tomentosum*, heavy metal, zinc, tolerance index, absolute mass of seed, edaphotype, contamination.

## **ВВЕДЕНИЕ**

Когда природные популяции подвергаются воздействию необычных или суровых условий окружающей среды, часть особей вследствие имеющейся фенотипической пластичности могут оказаться адаптированными к местным условиям. В этом случае популяция приобретает эволюционный потенциал для адаптации и видообразования (Levin, 1993; Sexton et al., 2009). В ответ на стрессовые изменения окружающей среды экологический спектр популяции смещается (Parmesan, 2006). Это подтверждается долгосрочным мониторингом популяций, находящихся на периферии своего ареала (Lesica, McCune, 2004; Abeli et al., 2012). Наиболее важными движущими силами для адаптации и эволюции или вымирания периферических популяций растений являются способы размножения и доступные ресурсы среды (Abeli et al., 2014).

Растения способны адаптироваться и к повышенному содержанию тяжелых металлов (ТМ) в почве естественных геохимических аномалий (Школьник, 1974; Пе-

рельман, 1975; Schat, Vooijs, 1997). Специфическая металлоустойчивость закрепляется генетически, и постепенно формируется так называемая гипертолерантность к конкретным ТМ (Chaney et al., 1997; Briat, Lebrun, 1999).

Возможно формирование экотипов растений, устойчивых к антропогенной нагрузке (Ernst et al., 2000). Длительное (на протяжении нескольких поколений) существование растений на загрязненных почвах индуцирует повышенную устойчивость к поллютанту (Ernst, 2006). Предполагается, что формирование устойчивых к ТМ популяций может происходить и в короткие сроки. В условиях загрязнения неустойчивые индивидуумы быстро элиминируются, устойчивые отбираются. Таким образом, скорость формирования популяции металлофитов определяется продолжительностью жизненного цикла растения (Bradshaw, 1976). В то же время отсутствуют доказательства того, что любые виды могут образовывать металлоустойчивые популяции в условиях техногенных аномалий (Лянгузова, 1999).

Особый интерес представляют популяции рудеральных растений-псевдометаллофитов в геохимических аномалиях (Antonovics et al., 1971). Эти виды и генотипы способны формировать устойчивые популяции, изучение которых может внести существенный вклад в понимание механизмов металлоустойчивости растений.

Территория Мордовии (и в том числе г. Саранск) расположена в геохимической провинции с повышенным содержанием цинка. В легких почвах количество Zn колеблется в пределах 50 – 100 мг/кг, а в тяжелых – превышает кларковую величину в 2 и более раза ( $K_{[Zn]} > 2$ ) (Щетинина, Ивельский, 1995).

Исходя из вышесказанного, целью нашей работы было проведение скрининга эдафотипов *Arctium tomentosum* Mill., различающихся металлоустойчивостью и физиологическим откликом на ионы  $Zn^{2+}$ .

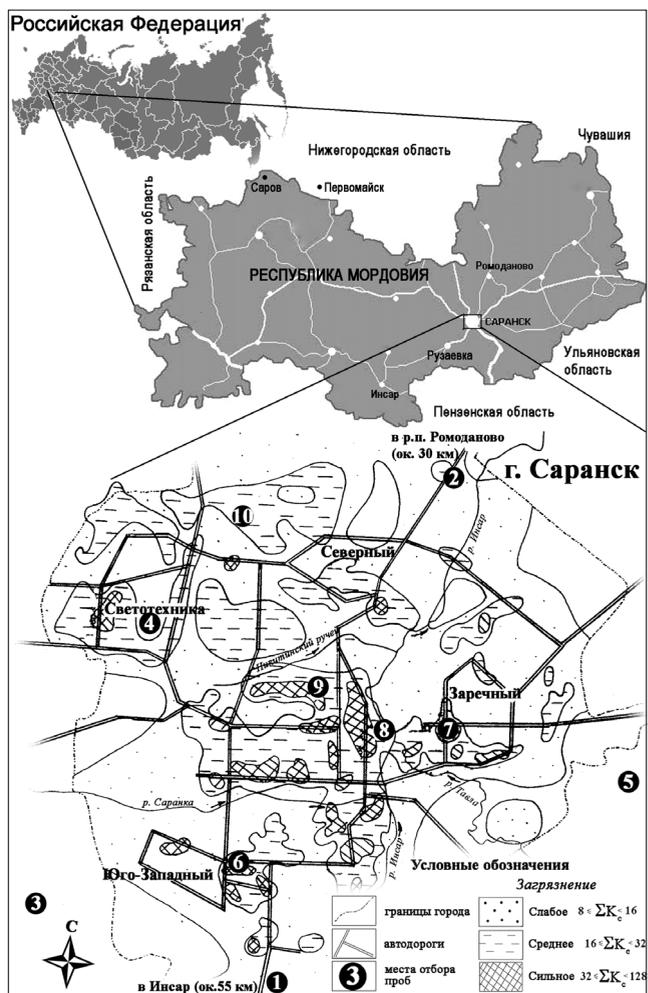
## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

*Объект исследования.* Лопух паутинистый (*A. tomentosum* Mill.) представляет собой удобный объект исследования в связи с тем, что является рудеральным растением и способен расти в различных функциональных зонах населенных пунктов, а также в пригородных и загородных зонах, на территориях, различающихся величиной антропогенной нагрузки и степенью загрязнения экотопа. Согласно О. В. Черновой (1994), род *Arctium* распространен от арктической Евразии до Средиземноморья и Ирана, и от Дальнего Востока и Японии до Скандинавии и Атлантической части Европы, некоторые виды натурализовались на Североамериканском континенте. Ареал *A. tomentosum* намного уже, и на территории Мордовии этот вид находится близко к южной границе основного ареала (Flora of North America, 2006).

*Условия района исследования.* г. Саранск (54°12' с.ш. и 45°12' в.д.) расположен в лесостепной зоне в междуречье Суры и Мокши на Приволжской возвышенности (рис. 1). В Саранске и его окрестностях преобладают серые лесные, пойменные аллювиальные почвы и выщелоченный чернозём (Ямашкин, 1998). Структура загрязнения территории города обусловлена стационарными источниками (свыше 40 мелких и крупных предприятий электроники, химической, легкой и пищевой промышленности, машиностроения и строительства) и автотранспортом (Мерку-

лов и др., 1994). Сточные воды содержат много органики и соли ТМ: Cu, Zn, Pb, Hg, Ni, Cr, Mn, V, W и др. (Фролов, 1994). Формирующиеся в пределах города зоны загрязнения отличаются полиэлементным составом (Cu, Cr, V, Ag, Hg, W, Go, Co, Y), что определяет высокую степень суммарного загрязнения: 36% территории имеет допустимый уровень загрязнения, более 46% – умеренно опасное загрязнение, около 16% – опасный уровень и около 1% – чрезвычайно опасный уровень загрязнения (см. рис. 1). Для Zn характерно развитие обширных (до 43% площади города) слабоконтрастных ореолов рассеяния (Буренков и др., 1993). Концентрации цинка ( $C_{[Zn]}$ ) и уровень общей металлической нагрузки ( $\Sigma K_{одж[ТМ]}$ ) в исследованных экотопах представлены в табл. 1.

*Отбор проб.* Семена лопуха собирали в конце вегетационного периода с 10 пробных площадок размером  $10 \times 10$  м, заложенных в различных по степени антропогенной нагрузки экотопах г. Саранска и за его пределами (см. рис. 1). Все экотопы можно объединить в 4 функциональные группы: удаленные зоны за пределами г. Саранска (г. Инсар – в 50 км юго-западнее г. Саранска и лесополоса близ р. пос. Ромоданово – в 30 км северо-восточнее г. Саранска) (площадки 1 и 2), пригородная зона (площадки 3, 4 и 5), селитебная зона (площадки 6 и 7), промышленная зона (площадки 8, 9 и 10). Перед проведением лабораторных экспериментов



**Рис. 1.** Карта-схема мест расположения пробных площадок с указанием степени общего уровня химического загрязнения территории г. Саранска (Буренков и др., 1993)

семена хранили 3 месяца при температуре 2 – 4°C для прохождения холодной стратификации.

**Таблица 1**

Геохимические характеристики изученных экотопов в г. Саранске

Функциональные зоны города	Экотопы	Характеристики почвы				
		pH	гумус, %	C <sub>[Zn]</sub> , мг/кг	K <sub>ОДК [Zn]</sub>	ΣK <sub>ОДК [ТМ]</sub>
Пригородная	3	6.63	4.90	81±6	0.81	11.97
	4	5.37	6.98	123±19	1.23	15.64
	5	5.37	11.00	150±6	1.50	12.99
Селитебная	6	5.53	5.59	180±12	1.80	12.41
	7	7.14	3.26	201±8	2.01	15.63
Промышленная	8	7.33	2.57	189±4	1.89	15.22
	9	7.26	6.14	403±15	4.03	25.61
	10	7.10	4.70	186±7	1.85	22.99
ОДК Zn в почве (Ориентировочно допустимые концентрации..., 1995)				100	–	–
Кларк Zn в Земной коре (Орлов, 1998)				83	–	–

*Примечание.* Здесь и в табл. 2 номера экотопов соответствуют пробным площадкам, приведенным на рис. 1.

*Постановка экспериментов.* Семена лопуха из каждого экотопа проращивали в факторостатных условиях (освещенность около 80 мкМ фотонов/м<sup>2</sup>·с, фотопериод 14 ч, температура 17 – 21°C) в водной культуре на растворах ZnSO<sub>4</sub>·7H<sub>2</sub>O, содержащих 10 мкМ или 1 мМ ионов Zn<sup>2+</sup>. Тестирующие концентрации подобраны в предварительных экспериментах с учетом уровня цинка в почвах города и близки к субоптимальной и сублетальной соответственно.

Контролем служили растения, выросшие в дистиллированной воде. На 14 сутки опыта измеряли длину гипокотилей и корней у 20 – 40 растений из каждого варианта. *Абсолютную массу* свежесобранных семян и *линейные размеры проростков* определяли по общепринятым методикам (Иванов и др., 2001). Для *количественного сравнения металлоустойчивости* растений рассчитывали индекс толерантности:  $ИТ = Me / con \times 100\%$ , где *Me* – отклик растения на повышенную концентрацию металла в опыте, *con* – отклик растения в условиях контроля. Откликом может быть любой измеряемый показатель, например, в классическом тесте – увеличение длины корня (Prasad, 2006).

Содержание цинка и других ТМ, а также гумуса в почвах и pH солевой вытяжки почв было определено в предыдущих исследованиях (Башмаков, Лукаткин, 2002; Башмаков, 2012) (см. табл. 1).

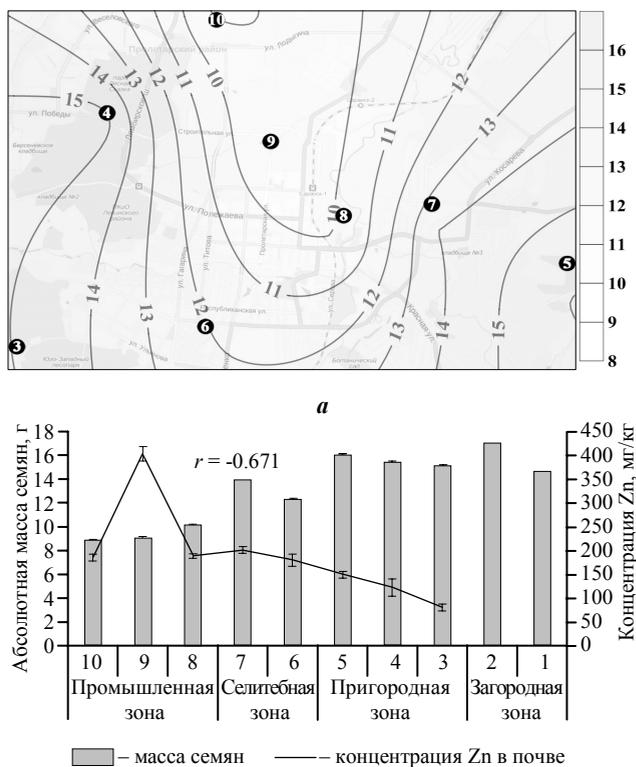
*Повторности и статистическая обработка результатов.* Все опыты повторяли трижды. Существенность различий вариантов с контролем оценивали по критерию Стьюдента для независимых выборок при  $P = 0.05$ . Различия между экотипами выявляли кластерным анализом. Качественную оценку показателям тесноты связи (*r*) давали по шкале Чеддока. Результаты обрабатывали с использованием программы «Statistica v.10». Картографический материал получен с использованием метода линейной интерполяции в программе *Surfer v.11*.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

*Масса 1000 семян.* Абсолютная масса семян является показателем, характеризующим степень накопления питательных веществ в семени. В наших опытах небольшие запасы питательных веществ имели семена лопуха, собранные с растений в промышленных зонах (экотопы 8, 9, 10) (рис. 2, а). Наибольшей абсолютной массой обладали семена растений, произрастающих в лесополосе близ р.п. Ромоданово (загородная зона, экотоп 2).

Величина абсолютной массы семян обусловлена генетически, но может сильно изменяться в зависимости от множества внешних факторов: концентрации микро- и макронутриентов, рН почвы, содержания гумуса, общего загрязнения почвы и т.д. (Брюбейкер, 1966). В условиях опытных площадок на территории г. Саранска данный показатель наименее тесно коррелировал с содержанием гумуса в почве ( $r = -0.469$ ), более тесно – с рН солевой вытяжки почвы ( $r = -0.629$ ) и общим загрязнением почвы ТМ ( $r = -0.669$ ). Послед-

нее хорошо заметно при анализе пространственного распределения показателя абсолютной массы семян. На рис. 2, б прослеживается тенденция к снижению абсолютной массы семян с приближением к центральной и северной промышленным зонам г. Саранска (экотопы 9 и 10). Однако самая тесная связь ( $r = -0.671$ ) обнаружена между величинами абсолютной массы семян и содержанием Zn в почвах экотопов. Поскольку физико-географические условия в местах отбора проб практически не различались, то можно предположить появление генотипических отличий, т.е. формирование на загрязненных и относительно чистых территориях эдафотипов лопуха паутинисто-



**Рис. 2.** Пространственное распределение показателя абсолютной массы семян *A. tomentosum* (а) и оценка тесноты его связи  $r$  с содержанием Zn в почвах изученных местообитаний при  $P = 0/05$  (б) (здесь и далее на рисунках номера экотопов соответствуют пробным площадкам, приведенным на рис. 1)

го. Сходные результаты получены для семян *Chenopodium album* L. (Лукаткин, Башмаков, 2007) и *Bidens tripartita* L. (Башмаков и др., 2009).

*Влияние цинка на рост побегов и корней.* Рост является интегральным показателем состояния растений, подверженных воздействию того или иного стресс-фактора. У исследованных нами растений не отмечено однозначного отклика на присутствие ионов цинка в среде выращивания (табл. 2).

**Таблица 2**

Рост осевых органов проростков *Arctium tomentosum* из разных экотопов на фоне субоптимальных и сублетальных концентраций ионов  $Zn^{2+}$

Функциональные зоны города	Экотопы	Длина корня, мм			Длина гипокотыля, мм		
		контроль	10 мкМ $Zn^{2+}$	1 мМ $Zn^{2+}$	контроль	10 мкМ $Zn^{2+}$	1 мМ $Zn^{2+}$
Загородная	1	95 ± 3	67 ± 3*	17 ± 1*	32 ± 2	20 ± 1*	18 ± 2*
	2	86 ± 4	77 ± 4	29 ± 3*	27 ± 3	25 ± 2	19 ± 1*
Пригородная	3	63 ± 3	75 ± 4*	27 ± 2*	16 ± 3	17 ± 3	18 ± 2
	4	121 ± 9	128 ± 4	16 ± 1*	16 ± 1	14 ± 1*	13 ± 1*
	5	100 ± 3	91 ± 2*	79 ± 1*	26 ± 2	25 ± 3	21 ± 1*
Селитебная	6	88 ± 6	76 ± 5	25 ± 4*	22 ± 3	20 ± 5	15 ± 1*
	7	85 ± 3	88 ± 2	57 ± 3*	23 ± 4	23 ± 2	19 ± 3
Промышленная	8	86 ± 2	90 ± 2	58 ± 2*	28 ± 2	26 ± 3	20 ± 1*
	9	114 ± 12	184 ± 16*	76 ± 7*	9 ± 1	9 ± 2	10 ± 1
	10	124 ± 3	134 ± 4*	128 ± 5	13 ± 1	16 ± 1*	15 ± 3

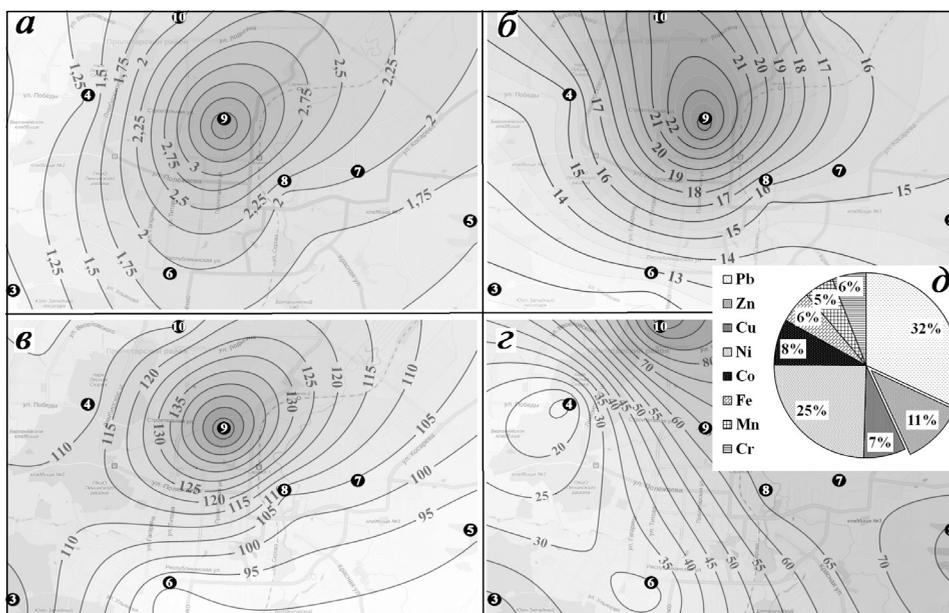
*Примечание.* \* – различия с водным контролем существенны при  $P = 0.05$ .

Обнаружена обратная корреляция умеренной и средней тесноты между длинами гипокотилей опытных растений и концентрациями Zn в почвах пробных площадок, больше выраженная для вариантов с 1 мМ, чем для 10 мкМ ионов цинка ( $r = -0.59$  и  $r = -0.41$  соответственно). Напротив, на фоне сублетальных и субоптимальных концентраций цинка показана положительная корреляция умеренной ( $r = 0.38$ ) и высокой ( $r = 0.76$ ) тесноты связи, соответственно, между длиной корней опытных растений и содержанием Zn в почвах, на которых произрастали материнские растения.

Для детального определения токсического эффекта цинка на растения были рассчитаны индексы толерантности проростков из каждого местообитания на фоне инкубирования в среде с субоптимальными (ИТ<sub>10мкМ</sub>) и сублетальными (ИТ<sub>1мМ</sub>) концентрациями  $Zn^{2+}$ . Наибольшие ИТ<sub>10мкМ</sub> отмечены у растений из экотопа 9 (центральная промышленная зона), а ИТ<sub>1мМ</sub> – у проростков из экотопа 10 (северная промышленная зона) (161 и 100% соответственно). Наименьшие ИТ были у молодых растений из г. Инсар (экотоп 1) – 62 и 56% соответственно, при экспозициях с 10 мкМ и 1 мМ ионов  $Zn^{2+}$ .

Пространственное распределение величин ИТ представлено на рис. 3. Присматривается тенденция к снижению толерантности (ИТ<sub>10 мкМ</sub>) проростков по Zn с удалением от центральной промышленной зоны, более сильно выраженная в юго-восточном и северо-западном направлениях (рис. 3, в). Область пониженной толерантности (ИТ<sub>10мкМ</sub> < 100%) охватывает селитебные зоны с малоэтажной застройкой (частный сектор). Зона с высоким ИТ (ИТ<sub>10мкМ</sub> > 100%) занимает большую

часть территории города: обе промышленные зоны, складскую зону, жилые кварталы с многоэтажной застройкой и часть пригородных лесов (за исключением экотопа 5), что свидетельствует об удовлетворительной устойчивости растений в исследованных экотопах. Такое пространственное расположение значений ИТ<sub>10МКМ</sub> хорошо коррелирует с величинами общего металлического загрязнения в изученных экотопах ( $r = 0.73$ ) и с содержанием в почвах Zn ( $r = 0.72$ ). Несмотря на довольно скромный вклад цинка в общую металлическую нагрузку (11%, см. рис. 3, д), усредненный по экотопам города кларк концентрации цинка ( $K_c$  [Zn]) составляет 2.3. Из рис. 3, а следует, что, подобно областям с высокой ИТ<sub>10МКМ</sub>, ореол рассеивания Zn с превышением ОДК почв распространяется на всю территорию города, с ярко выраженным ядром вокруг центральной промышленной зоны (экотоп 9), и слегка вытянут в восточном и северо-восточном направлениях.



**Рис. 3.** Металлическая нагрузка и степень металлоустойчивости растений *Arctium tomentosum* в разных экотопах г. Саранска: а – карта-схема содержания Zn в почве (по величине  $K_{\text{ОДК}}$  [Zn]); б – карта-схема общей металлической нагрузки на экотопы (по величине  $\sum K_{\text{ОДК}}$  [ТМ]); в – карта-схема устойчивости проростков лопуха к субоптимальным концентрациям  $Zn^{2+}$  (по величине ИТ<sub>10МКМ</sub>); г – карта-схема устойчивости проростков лопуха к сублетальным концентрациям  $Zn^{2+}$  (по величине ИТ<sub>1ММ</sub>); д – вклад отдельных металлов в общее загрязнение территории ТМ (по усредненным величинам  $K_c$  [ТМ])

Совершенно иную картину можно наблюдать, исследуя пространственное распределение по изученной территории значений ИТ<sub>1ММ</sub> у проростков лопуха. В целом толерантность молодых растений к повышенным концентрациям Zn довольно низка, поскольку значения ИТ<sub>1ММ</sub> в большинстве экотопов оказались ниже

100%. И только у проростков, семена которых были собраны с растений в северной промзоне (экотоп 10), значения ИТ<sub>1мМ</sub> приближаются к 100% (см. рис. 3, з).

Значения ИТ<sub>1мМ</sub> у проростков лопуха слабо коррелируют с содержанием Zn в почвах экотопов, на которых произрастали материнские растения, и умеренно коррелируют с величинами общего загрязнения пробных площадок тяжелыми металлами ( $r = 0.30$  и  $r = 0.48$  соответственно).

Можно предположить, что растения, произрастающие на обогащенных Zn почвах, в большей степени толерантны к умеренному содержанию Zn<sup>2+</sup> в среде выращивания. Это предположение подтверждается данными, полученными при исследовании популяций одуванчика в г. Саранске (Bashmakov et al., 2008). ИТ проростков одуванчика из пригородной зоны г. Саранска были значительно ниже таковых у растений из промышленных зон и очистных сооружений.

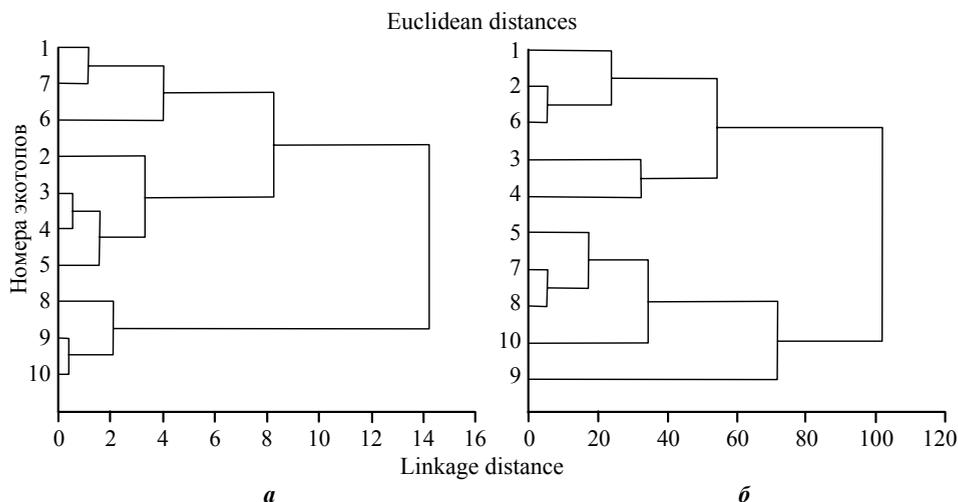
Исследования, проведенные на других территориях или с другими объектами, также подтверждают обнаруженную тенденцию. Так, ИТ лопуха большого (*Arc-tium lappa* L.), клёна ясенелистного (*Acer negundo* L.) и одуванчика обыкновенного (*Taraxacum officinale* Wigg.) из городов Первомайск и Саров (Нижегородская область), череды трехраздельной (*Bidens tripartite* L.) из г. Рузаевка (Республика Мордовия), одуванчика обыкновенного (*Taraxacum officinale* Wigg.) и мари белой (*Chenopodium album* L.) из г. Саранска возрастали по мере увеличения антропогенной нагрузки на изученные экотопы (Лукаткин, Башмаков, 2007; Башмаков и др., 2009, 2010; Bashmakov et al., 2008).

Кроме того, в лабораторных экспериментах обнаружено, что металлоустойчивость растений, семена которых были собраны на биотопах с небольшой антропогенной нагрузкой (например, г. Первомайск), со временем снижалась, как на фоне субоптимальных, так и на фоне сублетальных концентраций Zn<sup>2+</sup>. При средней антропогенной нагрузке на исследованные биотопы (например, г. Саров) устойчивость опытных растений к цинку со временем возрастала на фоне субоптимальных (10 мкМ), но уменьшалась на фоне сублетальных (1 мМ) концентраций Zn<sup>2+</sup> (Лукаткин, Башмаков, 2007; Башмаков и др., 2010). При значительной антропогенной нагрузке на экотопы (г. Саранск) устойчивость растений повышалась как на фоне физиологических, так и на фоне сублетальных концентраций Zn<sup>2+</sup> (Лукаткин, Башмаков, 2007; Bashmakov et al., 2008).

Таким образом, растения из различных по степени загрязнения экотопов г. Саранска в ряде случаев имели неодинаковый эколого-физиологический отклик на содержание ионов Zn<sup>2+</sup> в среде, что дало основание предполагать существование эдафотипов лопуха паутинистого, различающихся степенью устойчивости к цинку. Для проверки этой гипотезы нами проведен кластерный анализ полученных данных и построены дендрограммы, отражающие степени сходства откликов растений из разных экотопов (рис. 4).

В случае, когда переменной, ответственной за формирование кластеров была абсолютная масса семян (см. рис. 4, а), четко выделялись три кластера, объединяющие экотопы с различной антропогенной нагрузкой: 1) промышленные зоны (экотопы 8 – 10); 2) загородные лесополосы и пригородные леса (экотопы 2 – 5); 3) селитебные зоны городов Саранск и Инсар (экотопы 1, 6 и 7).

## ЭДАФОТИПЫ *ARCTIUM TOMENTOSUM* MILL.



**Рис. 4.** Эдафотипы *A. tomentosum* Mill. Кластеры получены на основе анализа данных по абсолютной массе семян (*а*) и по индексам толерантности (*б*)

При кластеризации на основе ИТ проростков (см. рис. 4, *б*) нет такого же четкого разграничения эдафотипов по функциональным зонам населенных пунктов. В целом по признаку устойчивости растений к Zn можно отметить тенденцию к объединению в один кластер популяций загородных и пригородных зон, а в другой – популяций селитебных и промышленных зон. Очевидно, границей разделения кластеров служит величина  $K_{\text{ОДК}[\text{Zn}]}$ , равная 1.5. Исключение составляет лишь экотоп 6, в котором  $K_{\text{ОДК}[\text{Zn}]} = 1.8$ . Однако этот экотоп можно приравнять к относительно чистой территории, поскольку там отсутствуют промышленные объекты и крупные транспортные магистрали, а господствующие южные и юго-западные ветры препятствуют переносу поллютантов с промышленных зон.

### ВЫВОДЫ

1. Металлоустойчивость растений *Arctium tomentosum* Mill. повышалась, а абсолютная масса семян снижалась по мере увеличения антропогенной нагрузки на экотоп.

2. Между абсолютной массой семян и концентрацией цинка в почве экотопа имеется обратная корреляция средней тесноты. Величина толерантности опытных растений к сублетальным и субоптимальным концентрациям  $\text{Zn}^{2+}$  соответственно умеренно и сильно коррелировала с содержанием цинка в почвах экотопов.

3. Результаты кластерного анализа дают основание предполагать существование на изученных территориях нескольких эдафотипов *Arctium tomentosum* L., различающихся по степени антропогенной толерантности и устойчивостью к повышенным концентрациям цинка в почвах региона.

*Работа выполнена при финансовой поддержке Министерства образования и науки России (проект № 6.783.2014К).*

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Башмаков Д. И.* Экофизиологические аспекты металломики высших растений. New York : LAP LAMBERT Academic Publishing, 2012. 309 с.

*Башмаков Д. И., Захарова Е. В., Лукаткин А. С.* Формирование экотипов череды трехраздельной в зависимости от степени антропогенной нагрузки // Проблемы региональной экологии. 2009. № 6. С. 261 – 267.

*Башмаков Д. И., Ионова Н. Т., Лукаткин А. С.* Устойчивость некоторых рудеральных растений г. Первомайска Нижегородской области к тяжелым металлам // Экология урбанизированных территорий. 2010. № 4. С. 71 – 75.

*Башмаков Д. И., Лукаткин А. С.* Аккумуляция тяжелых металлов некоторыми высшими растениями в разных условиях местообитания // Агрехимия. 2002. № 9. С. 66 – 71.

*Брюбейкер Дж. Л.* Сельскохозяйственная генетика. М. : Мир, 1966. 220 с.

*Буренков Э. К., Янин Е. П., Кижапкин С. А., Кашина Л. И., Тростина В. И., Чардина Ю. Я., Булакова Т. И., Душанина Л. В., Динерман А. А., Краснов Г. Ю., Беляков Ю. В., Величко Р. М., Аеносов Л. М.* Эколого-геохимическая оценка состояния окружающей среды г. Саранска / Ин-т минералогии, геохимии и кристаллохимии редких элементов. М., 1993. 115 с.

*Иванов В. Б., Плотникова И. В., Живухина Е. А., Михалевская О. Б., Гуленкова М. А., Кириллова Г. А., Жиленкова О. Г.* Практикум по физиологии растений : учеб. пособие для студ. высш. пед. учеб. заведений / ред. В. Б. Иванов. М. : Академия, 2001. 144 с.

*Лукаткин А. С., Башмаков Д. И.* Влияние тяжелых металлов на формирование эдафотипов растений в крупных городах // Проблемы озеленения крупных городов : альманах. М. : Прима-М, 2007. Вып. 12. С. 200 – 201.

*Лянгузова И. В.* Влияние никеля и меди на прорастание семян и формирование проростков черники // Физиология растений. 1999. Т. 46, № 3. С. 500 – 502.

*Меркулов П. И., Ямашкин А. А., Масляев В. Н.* Антропогенное воздействие на географическую оболочку : учеб. пособие. Саранск : Изд-во Мордов. ун-та, 1994. 116 с.

Ориентировочно допустимые концентрации (ОДК) тяжелых металлов и мышьяка в почвах (Дополнения № 1 к перечню ПДК и ОДК № 6229-91) : гигиенические нормативы. М. : Информационно-издательский центр Госсанэпиднадзора России, 1995. 8 с.

*Орлов Д. С.* Микроэлементы в почвах и живых организмах // Соросовский образовательный журн. 1998. № 1. С. 61 – 68.

*Перельман А. И.* Геохимия ландшафта. М. : Высш. шк., 1975. 342 с.

*Фролов А. Ф.* Экология и здоровье населения. Саранск : Изд-во Изд-во Мордов. ун-та, 1994. 289 с.

*Чернева О. В.* Лопух – *Arctium* // Флора европейской части СССР / отв. ред. Н. Н. Цвелев. СПб. : Наука. Санкт-Петерб. отд-ние, 1994. Т. VII. С. 215 – 216.

*Школьник М. Я.* Микроэлементы в жизни растений. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1974. 324 с.

*Щетинина А. С., Ивельский П. К.* Содержание микроэлементов и тяжелых металлов в почвах Республики Мордовия // Вопросы интенсификации земледелия : междуз. сб. науч. тр. Саранск : Изд-во Мордов. ун-та, 1995. С. 106 – 112.

*Ямашкин А. А.* Физико-географические условия и ландшафты Мордовии : учеб. пособие. Саранск : Изд-во Мордов. ун-та, 1998. 151 с.

*Abeli T., Gentili R., Mondoni A., Orsenigo S., Rossi G.* Effects of marginality on plant population performance // J. of Biogeography. 2014. Vol. 41, № 2. P. 239 – 249.

ЭДАФОТИПЫ *ARCTIUM TOMENTOSUM* MILL.

*Abeli T., Rossi G., Gentili R., Mondoni A., Cristofanelli P.* Response of alpine plant flower production to temperature and snow cover fluctuation at the species range boundary // *Plant Ecology*. 2012. Vol. 213. P. 1 – 13.

*Antonovics J., Bradshaw A. D., Turner R. G.* Heavy metal tolerance in plants // *Advances in Ecological Research*. 1971. Vol. 7, № 1. P. 1 – 85.

*Bashmakov D. I., Tserkovnova M. V., Lukatkin A. S., Teixeira da Silva J. A.* Variability in Heavy Metal Tolerance between Saransk (Russian) *Taraxacum officinale* Populations // *Terrestrial and Aquatic Environmental Toxicology*. 2008. Vol. 2, № 1. P. 19 – 24.

*Bradshaw A. D.* Pollution and evolution // *Effects of air pollutants on plants*. Cambridge : Cambridge University Press, 1976. P. 135 – 159.

*Briat J. F., Lebrun M.* Plant Responses to Metal Toxicity // *Plant Biology and Pathology*. 1999. Vol. 322, № 1. P. 43 – 54.

*Chaney R. L., Malik M., Li Y. M., Brown S. L., Brewer E. P., Angle J. S., Baker A. J.* Phytoremediation of soil metals // *Current Opinion in Biotechnology*. 1997. № 8. P. 279 – 284.

*Ernst W. H. O.* Evolution of metal tolerance in higher plants // *Forest Snow and Landscape Research*. 2006. Vol. 80, № 3. P. 251 – 274.

*Ernst W. H. O., Nelissen H. J. M., Ten Bookum W. M.* Combination toxicology of metal-enriched soils : physiological responses of a Zn- and Cd-resistant ecotype of *Silene vulgaris* on polymetallic soils // *Environmental and Experimental Botany*. 2000. Vol. 43, № 1. P. 55 – 71.

Flora of North America // eFloras. 2006. URL: [http://efloras.org/florataxon.aspx?flora\\_id=1&taxon\\_id=200023154](http://efloras.org/florataxon.aspx?flora_id=1&taxon_id=200023154) (дата обращения 02.02.2015).

*Lesica P., McCune B.* Decline of arctic plants at the southern margin of their range following a decade of climatic warming // *J. of Vegetation Science*. 2004. Vol. 15. P. 679 – 690.

*Levin D. A.* Local speciation in plants : the rule not the exception // *Systematic Botany*. 1993. Vol. 18. P. 197 – 208.

*Parnesan C.* Ecological and evolutionary responses to recent climate change // *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. 2006. Vol. 37. P. 637 – 669.

*Prasad M. N. V.* «Metallomics» – a multidisciplinary metal-assisted functional biogeochemistry : scope and limitations // *Trace elements in the environment : biogeochemistry, biotechnology, and bioremediation* / eds. M. N. V. Prasad, K. S. Sajwan, R. Naidu. London; New York : CRC Press, 2006. Chap. 15. P. 271 – 290.

*Schat H., Vooijs R.* Multiple tolerance and co-tolerance to heavy metals in *Silene vulgaris*, a co-segregation analysis // *New Phytologist*. 1997. Vol. 136, iss. 3. P. 489 – 496.

*Sexton J. P., McIntyre P. J., Angert A. L., Rice K. J.* Evolution and ecology of species range limits // *Annual Reviews of Ecology, Evolution, and Systematics*. 2009. Vol. 40. P. 415 – 436.

УДК 599(470.46-751.2)

## ЧУЖЕРОДНЫЕ ВИДЫ МЛЕКОПИТАЮЩИХ В АСТРАХАНСКОМ БИОСФЕРНОМ ЗАПОВЕДНИКЕ

**В. В. Бобров**

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

Поступила в редакцию 31.05.13 г.

**Чужеродные виды млекопитающих в Астраханском биосферном заповеднике.** – **Бобров В. В.** – В результате анализа материалов, изложенных в «Летописях природы», ежегодно составляемых Астраханским биосферным заповедником, и публикаций, посвященных его фауне, прослежены особенности вселения новых (чужеродных) видов млекопитающих и современное состояние их популяций. Из 34 видов фауны млекопитающих 11 можно отнести к чужеродным. По характеру заселения территории биосферного заповедника их можно объединить в следующие группы: 1) намеренно интродуцированные: ондатра; 2) расселившиеся из мест интродукции: речной бобр (к настоящему времени исчез) и енотовидная собака; 3) расширившие свой ареал естественным путем: заяц-русак, тamariskовая песчанка и шакал; 4) случайно интродуцированные: серая крыса, американская норка (непредвиденная интродукция произошла в результате проникновения на территорию резервата зверьков, сбежавших со звероферм) и собака домашняя бродячая. Еще два вида – камышового кота и лося – можно считать случайно заходящими на территорию заповедника и постоянно на ней не встречающимися. Мы попытались также оценить влияние вселившихся видов млекопитающих на естественные экосистемы и нативные виды животных. Влияние енотовидной собаки и американской норки можно считать значительным.

*Ключевые слова:* млекопитающие, чужеродные виды, Астраханский биосферный заповедник.

**Alien mammal species in the Astrakhan Biosphere Reserve.** – **Bobrov V. V.** – On the basis of «Annals of Nature» published by the Astrakhan Biosphere Reserve and other publications devoted to its fauna, its colonization by alien mammals species and the current status of their populations have been analyzed. In the mammalian fauna of the reserve, 11 species of the total 34 can be classified as alien. They are distributed in the following manner according to the pathways of their penetration into terrestrial ecosystems: 1) intentionally introduced species (musk rat); 2) disseminated from their sites of introduction (European beaver and raccoon dog); 3) self-disseminated species (European hare, tamarisk jird, and golden jackal); and 4) accidentally introduced (brown rat, American mink, and feral dog). Jungle cat and moose are accidently met and do not live permanently in the biosphere reserve. We tried to estimate the influence of the introduced species on the natural ecosystems and native animal species. The effect of raccoon dog and American mink can be thought as considerable.

*Key words:* mammals, alien species, Astrakhan Biosphere Reserve.

### ВВЕДЕНИЕ

В статье 8 «Конвенции о биологическом разнообразии» (1992) записано, что каждая страна-участница Конвенции должна предотвращать интродукцию и осуществлять контроль за чужеродными видами, которые угрожают экосистемам, местообитаниям или другим видам животных и растений. Чужеродным видом, в соответствии с определением, приведенным в Глоссарии Базы данных «Чужеродные виды на территории России» (2012) (синонимы – вид иноземный, вид привне-

## ЧУЖЕРОДНЫЕ ВИДЫ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

сенный, иноземец, чужеземец, вид чужеземный, вид экзотический, экзот (alien, alien species, exotic, exotic species, foreign, nonindigenous species)), называется «неместный, самостоятельно проникший на данную территорию или в данный водный бассейн вид или интродуцированный сюда, не обосновавшийся или обосновавшийся здесь». Мы рассматриваем 3 основные группы чужеродных млекопитающих по путям их проникновения в аборигенные экосистемы (Хляп и др., 2008; Neronov et al., 2008): преднамеренно интродуцированные, случайные интродуцированные и саморасселяющиеся. Преднамеренная интродукция – это сознательный завоз животных с целью их расселения за пределами естественного ареала. Случайная интродукция – переселение вида за пределы его ареала с транспортом и грузами, в результате побега животных со звероферм, из зоопарков, а также одичания или бродяжничества домашних животных. Саморасселение – самостоятельное расселение вида за пределы предшествующего ареала, включая фазу восстановления ареала в процессе его пульсации. Отчетливую границу между перечисленными группами провести иногда сложно. Более того, внедрение одного и того же вида в аборигенные экосистемы может происходить разными путями.

Особую опасность чужеродные виды представляют на особо охраняемых природных территориях и, прежде всего, в биосферных заповедниках, которые представляют собой эталонные участки экосистем (Бобров, 2008). Биосферные заповедники лучше всего подходят для оценки влияния чужеродных млекопитающих на естественные экосистемы в качестве модельных территорий. Прежде всего, потому что на их территории до минимума сведено влияние хозяйственной деятельности человека, в любом случае накладывающей отпечаток на ход эволюции экосистемы. К тому же большинство российских биосферных заповедников имеют довольно длительную историю мониторинга, отраженную в «Летописях природы» и многочисленных публикациях, по которым можно проследить судьбу чужеродных видов млекопитающих и степень их влияния на биоту. Проведенное ранее исследование влияния чужеродных млекопитающих на экосистемы Приокско-Террасного биосферного заповедника (Бобров и др., 2008; Речной бобр..., 2012) показало, что виды-вселенцы млекопитающих могут оказывать серьезное влияние на естественные экосистемы, вплоть до средообразующего (речной бобр и кабан), что даже может ставить под угрозу выполнение биосферным заповедником возложенных на него функций.

Как показали предварительные исследования литературы (Бобров, Неронов, 2001; Бобров и др., 2008), Астраханский биосферный заповедник (АБЗ) занимает одно из первых мест в нашей стране по относительному числу чужеродных видов млекопитающих в его фауне, и к тому же, его небольшая площадь и раздробленность территории представляют особую угрозу его экосистемам. По этим причинам АБЗ был выбран нами в качестве модельного в рамках выполняемого проекта по исследованию влияния чужеродных видов на экосистемы биосферных заповедников России. АБЗ, образованный в 1919 г. и недавно отметивший свое 90-летие, – один из наиболее хорошо изученных с фаунистической точки зрения российских биосферных заповедников.

Статус биосферного АБЗ получил в 1984 г. В настоящее время территория его состоит из трех участков (Дамчикский, Обжоровский и Трехизбинский) и состав-

ляет 67917 га, из которых 12212 га приходится на акваторию. Заповедник расположен в Астраханской области, и его территория представляет собой эталонный участок дельты Волги. Изменения в фауне млекопитающих в связи с колебанием уровня Каспийского моря, оказывающего большое влияние на экосистемы АБЗ, были подробно прослежены в литературе (Касаткин, 1971; Литвинов, 2003).

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В результате анализа материалов, изложенных в «Летописи природы...», ежегодно составляемых АБЗ (1951 – 2007), и публикаций, посвященных его фауне, удалось проследить особенности вселения на его территорию новых (чужеродных) видов млекопитающих и современное состояние их популяций. Мы попытались также оценить влияние вселившихся видов млекопитающих на естественные экосистемы и нативные виды животных. К сожалению, таких материалов в «Летописях» оказалось крайне мало. В связи с актуальностью проблемы чужеродных видов мы приводим ниже материалы по каждому из видов-вселенцев.

Фауна млекопитающих АБЗ включает 31 вид, еще 3 вида (усатая ночница, двцветный кожан и речной бобр) в настоящее время не встречаются (Литвинов, 1999 а).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

### Речной бобр (*Castor fiber* Linnaeus, 1758)

Характер заселения территории АБЗ: случайно расселившийся из мест интродукции вид.

В 1946 и 1948 гг. в охотхозяйстве в Марфинском районе, расположенном близ Обжоровского участка заповедника, выпустили 19 бобров, завезенных из Воронежского заповедника (10 самок, 9 самцов) (Жарков, 1960; Павлов и др., 1973). За короткий срок бобры расселились на расстояние до 35 – 40 км от мест выпуска (Двойченко и др., 1963). В 1953 г. они впервые появились на Обжоровском участке заповедника, граничащем с районом выпуска бобров (Астраханский заповедник, 1991). В 1961 г. на участке было обнаружено уже 6 жилых и 5 старых поселений этих животных (Двойченко и др., 1963). Постепенно численность бобра в заповеднике возросла до 12 – 21 (в среднем 16) головы (Астраханский заповедник, 1991). С 1975 г. популяция бобра начала деградировать. К 1987 г. осталось лишь одно поселение из 3 – 5 грызунов (Астраханский заповедник, 1991). С 1993 г. бобр в АБЗ отсутствует. Основная причина неудачной интродукции – неблагоприятный гидрологический режим, в частности, повышение уровня воды в зимний период в результате сброса ее Волгоградской ГЭС, приводившее к затоплению жилищ и гибели животных (Литвинов, 1999 а, 2003)

### Ондатра (*Ondatra zibethicus* Linnaeus, 1766)

Характер заселения территории АБЗ: намеренно интродуцированный вид.

Была выпущена в Астраханской области в сентябре – октябре 1954 г. в количестве 1195 особей, отловленных в Горьковской области (Двойченко и др., 1963).

Выпуски проводились в Икрянинском, Лиманском, Травинском и Марфинском районах. 242 зверька были выпущены на территории Дамчикского участка заповедника (Астраханский заповедник, 1991).

Очень высокое весеннее половодье 1955 г., приведшее к гибели некоторой части зверьков и их рассредоточению по обширной территории, вызвало первоначальное снижение их численности в местах выпуска. Основными факторами, препятствовавшими росту численности ондатры в дельте, служили весенние и осенние половодья, обмеление осенью и промерзание култуков и ильменей, наледи, ледоходы, выжигание тростников, отчасти рыболовство. С 1962 г. было начато внутриобластное расселение ондатры, и по 1970 г. разными организациями расселена 10851 ондатра (Двойченко и др., 1963). После 1959 г. в связи с зарегулированием стока Волги характер гидрорежима улучшился, численность ондатры несколько возросла. Площадь, заселенная ондатрой, в те годы составляла 40 – 50 тысяч га (Замахаяев, 1963).

К настоящему времени ондатра заселила практически всю дельту и стала неотъемлемым компонентом биоценозов заповедника. В пределах надводной части низовьев дельты плотность населения невысока. Крупные поселения существуют в авандельте на островах Макаркин, Зюдев и Блинов. Основные факторы, сдерживающие рост поголовья, – неблагоприятный гидрологический режим и присутствие в биоценозах американской норки (Литвинов, 1999 а, 2003). В безледный период в результате затопления жилищ в половодье и при нагонных явлениях в основном погибает молодняк, зимой в результате сброса воды Волгоградской ГЭС – взрослые особи (Астраханский заповедник, 1991).

Исследования гельминтофауны ондатры (Иванов и др., 2011) показали, что через 10 лет после интродукции у нее были обнаружены трематоды *Plagiorchis eutamaitus* (Schulz, 1932) и *Echinoparyphium sisjakowi* (Skvorzov, 1934), впервые отмеченные с территории заповедника. Первый вид впоследствии стал встречаться также у обыкновенной и водяной полёвок и полевой мыши, а второй – у мышималютки, домовой и полевой мышей и у серой крысы. По данным этих же авторов, в последние годы у ондатры обнаружена цестода *Aprostotandrya macrocephala* (Dauthitt, 1915), ранее не отмечавшаяся в фауне гельминтов грызунов дельты Волги. По мнению указанных авторов, этот вид попал сюда, по-видимому, при интродукции ондатр из Северо-Казахстанской области, где он имеет высокие показатели зараженности.

### **Тамарисковая песчанка (*Meriones tamariscinus* Pallas, 1773)**

Характер заселения территории АБЗ: расширивший свой ареал естественным путем вид.

Расселение песчанки связано с хозяйственной деятельностью человека. До 1970-х гг. ее поселения были сосредоточены в районе бэровских бугров в средней зоне дельты, а регрессия Каспия, зарегулирование стока Волги, сельскохозяйственное освоение островов надводной дельты создали благоприятные условия для ее расселения, в результате чего поселения песчанок, распространяясь по водозащитным дамбам, достигли низовьев дельты (Литвинов, 2003). Впервые тамариско-

вая песчанка обнаружена в заповеднике в 1989 г. на Бабятском солончаке на Дамчикском участке. Отловлена также в районе 3-го и 4-го кордонов этого участка. В 1992 г. на остепненных участках между 1-м кордоном и с. Полднеевое уже отмечается много колоний. Две свежие норы 13 июля обнаружены на валу на 3-м кордоне Дамчика. Это первая находка зверьков непосредственно на кордоне. На Обжоровском и Трехизбинском участках ее нет. В настоящее время крупные колонии тамарисковой песчанки вплотную заселили участки вокруг северной части Дамчикского участка (Литвинов, 1999 а, 2003). По данным «Летописей природы», в 2006 г. колонии песчанок появились в районе центрального кордона. Очевидно, ввиду низкого половодья расселяется крупная колония в районе с. Полднеевое. В 2007 г. отмечено значительное расширение колонии песчанок у с. Полднеевое. Городок песчанок появился у центрального кордона. Вероятно, причиной массового расселения стал низкий уровень воды в половодье 2006 г. Отсутствие подтопления позволило расширить колонию к югу.

### **Серая крыса (*Rattus norvegicus* Berkenhout, 1769)**

Характер заселения территории АБЗ: случайно интродуцированный вид, археоинвайдер.

По данным «Летописи природы...», серая крыса – широко распространенный и обычный на всех участках заповедника вид, населяет берега протоков до их вытечек, жилые и хозяйственные постройки на кордонах. К 1965 г. проникла на отдаленные острова авандельты (Зюдев, Бухтовый на Кировской банке). Экология серой крысы в дельте Волги в 1930 – 1940-х гг. была подробно изучена Г. А. Кондрашкиным (1949, 1950). По его данным, крысы в небольшом количестве равномерно расселены по всей территории дельты, причем отдельные точки их обнаружения отстоят друг от друга иногда на 3 – 5 км. На значительном удалении от нор по берегам протоков были видны следы их присутствия: огромное количество растерзанных и сложенных про запас лягушек, иногда раков, водолюбов. В жилье человека крыса заметна в осенне-зимний период. Существование пасюков в дельте связано с наличием водоёмов, имеющих высокие крутые берега с зарослями тальника и ветлы. Вдоль таких речек и ериков сосредоточена основная масса пасюков. Численность их при этом может быть определена от 1 до 10 экз. на км берега. В таких местах крысы держатся более или менее постоянно из года в год, занимая часто одни и те же норы. Это обеспечивается наличием старых деревьев, дающих возможность пасюкам переживать период паводка в их дуплах, где они в это время и размножаются. Из этих постоянных местообитаний крысы, по мере расселения молодняка, ежегодно проникают в пониженную центральную пойму островов, имеющую зачастую более богатую кормовую базу. Однако такие поселения носят временный характер, и очередной паводок прекращает их существование. Серые крысы оказывали довольно большое влияние на животное население региона, поскольку в их питании исключительно велико значение животной пищи. Крысы истребляли большое количество других грызунов, птенцов, двустворчатых моллюсков, мелкой рыбы, водных жуков. Особенно много уничтожалось ими лягушек. Окрестности нор и охотничьи тропы пасюков всегда отмечены кусками растерзан-

## ЧУЖЕРОДНЫЕ ВИДЫ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

ных лягушек и раковин моллюсков. В одной раскопанной норе было обнаружено 35 шкурок и скелетов полевых мышей, шкурка и скелет ящерицы, 14 черепов и отдельные кости лягушек, 3 головы и большое количество чешуи молодых сазанчиков, 10 надкрылий плавунцов и 2 надкрылья водолюба.

Экология серой крысы в низовьях Волги в последние годы описана О. С. Опариной с соавторами (1998). В последующие после исследований Г. А. Кондрашкина годы в результате интенсивного антропогенного воздействия (зарегулирование стока Волги, сельскохозяйственное освоение земель) произошли существенные изменения природных комплексов низовий Волги, которые повлияли на современное распространение и экологию серой крысы. Поселения крыс в этих условиях связаны с берегами ериков и протоков, а также поливными сельскохозяйственными угодьями, представленными здесь в основном рисовыми чеками. Обитают крысы и по берегам ильменей. Общая площадь пригодных местообитаний составляет 9,4%. Изучив особенности распределения крыс в природных местообитаниях различных ландшафтно-географических районов низовий Волги, О. С. Опарина с соавторами (1998) пришли к заключению, что наибольшая численность серой крысы характерна для Дельтового района, где относительно выше площадь пригодных для нее местообитаний и уровень заселенности. Для годового хода численности зверьков в природных поселениях региона характерен весенний минимум и осенний максимум.

### **Заяц-русак (*Lepus europaeus* Linnaeus, 1758)**

Характер заселения территории АБЗ: расширивший свой ареал естественным путем вид.

Появился в заповеднике с начала 1950-х гг., заселив северную часть участков АБЗ (Литвинов, 2003). По данным «Летописи природы...» (1951 – 2007), до 1961 г. численность зайца была низкой и оценивалась в 10 – 20 особей. В 1962 – 1965 гг. был отмечен рост поголовья, а после высокого половодья в 1966 г. численность заметно сократилась. Заяц-русак – обитатель открытых стадий. В заповеднике населяет в основном северную часть участков, где кончаются сплошные тростниковые массивы. С падением уровня моря до отметки -28 м в 1960-х гг. в результате сплошного выкоса и бесконтрольного выжигания тростниковых массивов образовались обширные открытые пространства. Одновременно создание вблизи «тростникового пояса» обвалованных рисовых чеков и овощных плантаций увеличило площади стадий переживания зайца в период половодья (Литвинов, 2003). В последующие годы численность возросла и к 1973 г. достигла 220 особей, но в 1974 г. вновь сократилась до 85 голов. С 1974 г. по настоящее время в заповеднике обитают в среднем от 30 до 80 голов (Литвинов, 2003).

### **Енотовидная собака (*Nyctereutes procyonoides* Gray, 1834)**

Характер заселения территории АБЗ: расселившийся из мест намеренной интродукции вид.

История заселения енотовидной собаки в дельту Волги, ее появления в заповеднике и мониторинг за состоянием популяции подробно описаны в литературе

(Руковский, 1950; Двойченко и др., 1963; Касаткин, 1970; Павлов и др., 1974). По их данным, в Астраханской области енотовидная собака была выпущена три раза: в 1936 г. в Лиманском районе – 99 особей, в 1939 г. в Марфинском – 200 и в Харабалинском – 25. Хорошие кормовые и защитные условия и слабая конкуренция с местными видами млекопитающих обусловили быстрый рост численности и расселение енотовидной собаки по дельте Волги. Значительное увеличение поголовья отмечалось уже в 1937 – 1939 гг., а в 1940 г. отдельные звери встречались за 300 – 400 км от места выпуска. Самые лучшие условия для обитания енотовидная собака нашла в нижней части надводной дельты, т.е. как раз там, где расположены участки заповедника: здесь обильные и разнообразные корма, хорошие защитные условия (Астраханский заповедник, 1991). Большинство зверей устраивают жилище на поверхности земли в заламах тростника, поэтому гнездовые возможности вида были велики. Из надводной дельты енотовидная собака расселилась на острова Макаркин и Блинов и приканальные островки Обжоровского канала; постоянно стала жить она и в тростниково-рогозовых зарослях авандельты, удаленных от суши на многие километры (Астраханский заповедник, 1991).

Движение численности можно проследить по «Летописи природы...» (1951 – 2007). В начале 1950-х гг. было отмечено значительное увеличение численности. После массовой гибели от бешенства, имевшей место в 1946 г., поголовье этого зверя начало восстанавливаться. В 1972 г. численность была определена в 788 голов, причем больше половины обитало на Обжоровском участке. В следующем году были начаты работы по регулированию численности, в рамках которых было отловлено 26 голов. Численность по результатам учета составила 630 голов, причем на этот раз почти половина особей обитала на Дамчикском участке. Регулирование численности было продолжено, и к 1976 г. численность енотовидной собаки сократилась до 200 голов (из них 130 – на Обжоровском участке). В последующие десятилетия численность колебалась в пределах от 140 (1980 г.) до 350 (1979 г.) особей. В конце 1990-х гг. началось снижение численности: в 1999 г. была учтена 101 особь, в 2003 г. – 88, в 2006 г. – 100.

Отрицательная роль в биоценозах дельты Волги этого вида выяснилась быстро. Уже в 1954 г. были полностью разорены две колонии речных крачек; также отмечались съеденные чайки, крачки, фазаны, утки, лягушки, заяц-русак, разоренные гнезда серого гуся, лысухи, фазана и других наземно-гнездящихся птиц (Астраханский заповедник, 1991). Неоднократно (с 1945 по 1960 г.) отмечались вспышки бешенства, которые были непосредственно связаны с бешенством диких животных, в том числе енотовидных собак (Астраханский заповедник, 1991), что приводило к случаям массового падежа крупного рогатого скота и лошадей. Широкое расселение и высокая численность енотовидной собаки заставили предполагать, что она стала здесь основным видом, поддерживающим циркуляцию вируса бешенства в природе и вызывающим его массовые вспышки. Поэтому высказывались мнения, что численность енотовидной собаки в низовьях дельты Волги необходимо резко сократить, а на территории заповедника, где в условиях сохраняемых естественных эталонов природы она особенно нежелательна, енотовидная собака подлежит полному уничтожению (Астраханский заповедник, 1991).

## ЧУЖЕРОДНЫЕ ВИДЫ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Однако, по некоторым литературным данным, отмечалось, что роль енотовидной собаки как вредителя охотничьего хозяйства, уничтожающего ценные виды птиц, явно преувеличена (Свиридов, 1958), поскольку енотовидная собака преимущественно поедает корма животного и растительного происхождения, мало употребляемые другими зверями (насекомые, корневища растений, амфибии и др.), а в местах массового скопления водоплавающих птиц (гнездовые и кормовые станции) енотовидная собака кормилась в основном лягушками, рыбой и насекомыми, а корневища растений и мягкотелые служат дополнительными видами корма. Поедание птиц отмечалось этим автором редко, еще реже – разорение их гнезд.

По данным специального исследования, зимой птицы составляли 20.4% в питании енотовидной собаки (в то время как грызуны – 81,7%), весной – 5.2 (грызуны – 75.6%, а насекомые – 48.7%), летом – 3.3 (основу составляли насекомые – 88.2% и падаль – 40.9%), осенью, несмотря на обилие в период осеннего пролета, – 6.7% (основа питания – насекомые и их личинки – 91.5%) (Литвинов, 1999 б)

В настоящее время плотность населения енотовидной собаки в дельте Волги составляет от 1.9 до 5.6 особей на 1000 га (Бондарев, Пироговский, 2007).

Установлено, что енотовидная собака стала основным источником многих инвазий трематод, анализ фауны которых (Иванов и др., 2009) показал, что практически все обнаруженные у нее виды имеют эпизоотическое значение, а 3/4 из них являются или потенциальными возбудителями заболеваний человека. Став неотъемлемой частью волжской дельты и достигнув высокой численности и плотности населения, енотовидная собака оказалась восприимчивой к местным видам гельминтов. Она принимает активное участие в жизненных циклах 12 видов трематод и функционировании ряда паразитарных очагов заболеваний человека, диких и домашних животных. Только два вида трематод оказались общими для приморских и волжских биоценозов, т.е. трематодофауна енотовидных собак в дельте Волги формировалась за счет местных видов гельминтов, встречающихся у хищных млекопитающих и птиц (Иванов и др., 2009).

### **Шакал (*Canis aureus* Linnaeus, 1758)**

Характер заселения территории АБЗ: расширивший свой ареал естественным путем вид.

В АБЗ впервые обнаружен в 1989 г. на Дамчикском участке (Литвинов, 1999 а, 2003). Здесь, на правом берегу протоки Быстрая 25 мая было обнаружено логово, в котором находились 7 щенков месячного возраста. После изъятия щенков из логова взрослые продолжали жить поблизости, выдавая ночью свое присутствие воем. Шакалов продолжали отмечать и в последующие три года. В 1993 и 1994 гг. сведений об их нахождении на территории биосферного заповедника не поступало. В 1995 г. 27 января близ 3-го кордона Дамчикского участка слышали вой зверей. На следующий год было отмечено обитание семьи в этом районе. После этого обитание шакалов отмечается постоянно, и регулярно находили их логова с щенками. На конец 1990-х гг. их численность на Дамчикском участке оценивалась в 5 – 8 особей (Литвинов, 1999 а, 2003). В 2003 г. шакалы появились в окрестностях с. Калиново Володарского района вблизи Обжоровского участка, а на

следующий год они впервые появились на территории 1-го кордона Обжоровского участка. По данным Управления по охотничьему хозяйству Астраханской области того же года, численность шакала в Астраханской области возрастает.

По данным «Летописи природы...» (1951 – 2007), в последние годы вой шакалов и сами звери регулярно отмечаются на Дамчикском и Обжоровском участках. В 2007 г. шакалы напали на новорожденного теленка и погрызли его. Следует ожидать возрастание численности этого хищника.

### **Собака домашняя бродячая (*Canis familiaris* Linnaeus, 1758)**

Характер заселения территории АБЗ: случайно интродуцированный вид.

Обычный для многих биосферных заповедников вид, часто оказывающий сильное влияние на естественные экосистемы, в АБЗ не настолько часто встречается. Данных в «Летописи природы...» (1951 – 2007) приводится очень мало. В частности, в 1989 г. в течение нескольких дней вблизи 1-го кордона Дамчикского участка наблюдали крупную собаку, окрасом похожую на немецкую овчарку. В ноябре того же года жители села Полдневое, неподалеку от охранной зоны Дамчикского участка поймали крупную одичавшую собаку, которая вместе со стаей из 5 – 6 голов нападала на телят. В мае 1991 г. у с. Полдневое отмечали обитание двух бродячих собак, нападавших на телят. Одна из них была ранена и после этого исчезла, другая была застрелена.

### **Американская норка (*Neovison vison* Schreber, 1777)**

Характер заселения территории АБЗ: случайно интродуцированный вид.

История появления американской норки на территории АБЗ подробно прослежена Н. Н. Мошонкиным (1984). По приведенным им данным, в начале 1960-х гг. на побережье Северного Каспия были организованы три зверофермы по разведению этого зверька. В 1974 г. были впервые получены достоверные сведения о присутствии американской норки в биоценозах дельты Волги. В 1976 г. норка была впервые отмечена на Дамчикском участке. Неоднократно отмечалось наличие свежих следов норки и выдры одновременно в одних и тех же полыньях. В 1979 г. поступили сведения о наличии норки на Трехизбинском участке, а в 1982 г. – на Обжоровском. Регулярно стали поступать данные о добыче норкой пернатых. По данным учета, проведенного в 1985 г., на территории заповедника обитало 155 – 175 норок, из них 110 – 120 – на Дамчикском участке.

В 1990 г. весенне-летнее половодье оказало сильное отрицательное влияние на норку. Все жилища, находившиеся в норах и низко расположенных дуплах, были затоплены, что повлекло массовую гибель щенков. В результате в следующем году во время учета было учтено всего лишь 80 – 90 зверьков, из них 40 – 45 – на Дамчикском участке.

В дальнейшем численность снова начала возрастать и к 2006 г. достигла 166 особей по результатам учетов, причем наибольшая численность была уже на Трехизбинском участке – 78 особей. Регулярно встречали то белых норок, то черных, т.е. популяция регулярно подпитывается убегающими со звероферм особями. Норка в дельте Волги встречается на островах и даже вдали от суши в тростнико-

## ЧУЖЕРОДНЫЕ ВИДЫ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

вых зарослях нижней части островной зоны авандельты, но наиболее многочисленна в кулгучной зоне и в нижней части надводной дельты по ерикам и протокам с берегами, заросшими тростником. Быстрому росту популяции способствовали прекрасные защитные и кормовые условия, наличие густой сети водоёмов и отсутствие сплошного ледового покрова. Единственным существенным фактором, сдерживающим рост численности, является весенне-летний паводок, приходящийся на начало воспитания молодняка (конец мая – начало июня) и вызывающий затопление жилищ-нор и элиминацию части приплода.

В соответствии с новейшими данными (Литвинов, 1999 а, 2003) на Дамчикском участке американская норка обитает на всех крупных протоках, а её численность оценивается в 140 – 150 особей. На Трехизбинском участке основные места обитания – протока Трехизбинка, ерики Кальновский и Поповский, где численность оценивается в 30 – 35 особей. На Обжоровском участке норка малочисленна. Изредка встречается на протоках Лебяжья и Кутум, где учитывали от 10 до 30 особей. В целом по заповеднику численность американской норки на рубеже веков оценивалась в 180 – 200 особей (Литвинов, 1999 а, 2003)

Влияние норки на другие виды животных было ощутимым, регулярно отмечалась добыча рыбы (включая сома и щуку), учтены клешни раков, озёрные лягушки в желудках добытых норок. Норка с самого начала своего появления оказывала серьезное негативное воздействие на некоторые виды животных, особенно птиц. По литературным данным (Астраханский заповедник, 1991), в безледный период остатки съеденных ею птиц обнаружены в 48.7% экскрементов, причем доля лысухи равна 21.2%, уток и серого гуся – 91, фазана – 12.1%. В 17.1% экскрементов зверя найдена скорлупа яиц. Приведенные цифры свидетельствуют о том, что американская норка – нежелательный компонент экосистемы заповедника и дельты в целом, имеющей международное значение как местообитание водоплавающих и околоводных птиц.

### **Камышовый кот, или хаус (*Felis chaus* Gueldenstaedt, 1776)**

Характер заселения территории АБЗ: случайно заходящий на территорию заповедника и постоянно на ней не встречающийся вид.

Осенью 1938 г. на Дамчикском участке была добыта старая самка (Доброхотов, 1939). В дальнейшем особи хауса или следы их пребывания регистрировались единично, в частности в «Летописи природы...» (1951 – 2007) приводятся данные о встречах в 1960 и 1963 гг. на Трехизбинском участке, в 1971 и 1986 гг. на Обжоровском, в 2002 и 2005 гг. снова на Трехизбинском. Возможно, что единичные экземпляры обитают в АБЗ или заходят на его территорию, но обнаружить их в непроходимых крепях чрезвычайно трудно. Камышовый кот – страшный враг всех пернатых, и в случае даже небольшого размножения способен причинить серьезный урон многотысячным птичьим колониям. Поэтому подтверждение его нахождения на территории АБЗ является важной задачей.

### **Лось (*Alces alces* Linnaeus, 1758)**

Характер заселения территории АБЗ: случайно заходящий на территорию заповедника и постоянно на ней не встречающийся вид.

Появление лосей на заповедной территории – событие чрезвычайно редкое и связано с ростом поголовья животного в Волго-Ахтубинской пойме. Единичные особи достигают территории заповедника, совершая дальние переходы из поймы в дельту. В литературе описаны два случая захода одиночных лосей на Дамчикский и Трехизбинский участки в 1965 и 1967 гг. соответственно (Литвинов, 2003). По данным «Летописи природы...» (1951 – 2007), при проведении авиаучета 6 марта 1985 г. один лось был отмечен на территории Дамчикского участка в районе ерика Сазаненок.

### Прочие виды

В разные годы появлялись сведения о встречах с новыми для территории АБЗ и ближайших окрестностей видами млекопитающих. В частности, в «Летописи природы» за 1986 г. приводятся сведения о наблюдениях за двумя особями степного хоря (*Mustela eversmanni* Lesson, 1827) на берегу ерика Трехизбинка, в 200 м от 2-го кордона. Правда, оговаривается, что к этим сведениям надо отнестись критически и они требуют уточнения и подтверждения.

3 мая 1988 г. в охранный зоне в районе 2-го кордона на валу вокруг сельскохозяйственных угодий был замечен перебежавший дорогу тушканчик (вид не указан), что явилось первым сообщением по данному виду за весь период наблюдений. В 1992 г. снова поступили сведения о встрече с тушканчиком – на Дамчикском участке видели одного зверька на грейдере ПМС в направлении с. Полднеевое. В том же году, 19 ноября, был указан степной хорь – наблюдали одиночного зверька, сидевшего на берегу протоки Судочьей на левой вытечке. Но, по данным сборника из серии «Флора и фауна и заповедников» (Литвинов, 1999 а), в Астраханском заповеднике нет ни степного хоря, ни тушканчика.

В 2006 г., вне заповедной территории, зимой, в сильные морозы трижды на трансформаторные подстанции приходили степные коты (*Felis lybica* Forster, 1770), проникали внутрь, чтобы согреться, и их убивало током. Учитывая, что степной кот активно расширяет свой ареал в Нижнем и Среднем Поволжье (Опарин и др., 2005), есть вероятность его обнаружения и на заповедной территории.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

К чужеродным в АБЗ относятся 11 видов млекопитающих из 34. По характеру заселения территории биосферного заповедника их можно объединить в следующие группы:

- 1) намеренно интродуцированные: ондатра;
- 2) расселившиеся из мест интродукции: речной бобр (к настоящему времени исчез) и енотовидная собака;
- 3) расширившие свой ареал естественным путем: заяц-русак, тамарисковая песчанка и шакал;
- 4) случайно интродуцированные: серая крыса, американская норка (непредвиденная интродукция произошла в результате проникновения на территорию резервата зверьков, сбежавших со звероферм) и собака домашняя бродячая.

## ЧУЖЕРОДНЫЕ ВИДЫ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Еще два вида – камышового кота и лося – можно считать случайно заходящими на территорию АБЗ и постоянно на ней не встречающимися.

Большинство указанных видов не оказали на экосистемы заповедника значительного воздействия, за исключением енотовидной собаки, являющейся носителем бешенства и гельминтозов и активно истребляющей наземно-гнездящихся птиц, и американской норки, оказывающий большой пресс на фауну, особенно птиц. Следует ожидать увеличения аналогичного влияния шакала, численность которого начинает расти.

Автор выражает благодарность руководству Астраханского биосферного заповедника и всем его сотрудникам, готовившим очерки о наземных позвоночных в разные годы в «Летописи природы...» – В. В. Решеткину, Н. Н. Скоковой, К. Р. Фортунатовой, А. А. Косовой, А. Ф. Коблицкой, В. Д. Треус, А. Е. Луговому, Л. А. Луговой, Ю. В. Курочкину, Г. Г. Двойченко, Н. М. Кулюкиной, В. И. Касаткину, Л. Ю. Ивахненко, С. И. Чернявской, Н. П. Киселеву, Н. Н. Мошонкину, В. В. Бударину, В. П. Литвинову и К. В. Литвинову.

*Работа выполнена при финансовой поддержке Программы фундаментальных исследований Отделения биологических наук РАН «Биологические ресурсы России: фундаментальные основы рационального использования» (проект П.4.12), Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 08-04-01224-а), Госконтракта НОЦ № 02.740.11.0867, Соглашения № 8051 между Минобрнауки, РАН и ИПЭЭ РАН, Программы Президиума РАН «Живая природа: современное состояние и проблемы развития» (проект «Экологические предпосылки и последствия биологических инвазий чужеродных видов», рук. – академик Ю. Ю. Дегубадзе) и выполнена в рамках Договора о научном сотрудничестве между Институтом проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН и Астраханским биосферным заповедником.*

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Астраханский заповедник / под ред. Г. А. Кривоносова, Г. В. Русакова. М. : Агропромиздат, 1991. 191 с.

Бобров В. В. Чужеродные виды млекопитающих в биосферных резерватах России (первые итоги изучения проблемы) // Заповедное братство. 2008. № 7. С. 8 – 9.

Бобров В. В., Неронов В. М. Инвазийные виды млекопитающих в биосферных заповедниках России // Заповедное дело. 2001. № 9. С. 92 – 107.

Бобров В. В., Альбов С. А., Хляп Л. А. Оценка влияния чужеродных видов млекопитающих на естественные экосистемы на примере Приокско-Тerrasного биосферного резервата // Экология. 2008. № 4. С. 307 – 314.

Бондарев А. Д., Пироговский М. И. Краткие экологические очерки охотничьих видов млекопитающих дельты Волги // Естественные науки. 2007. № 3 (20). С. 8 – 11.

Двойченко Г. Г., Кривоносов Г. А., Кулюкина Н. М. Результаты акклиматизации енотовидной собаки, речного бобра и ондатры в Астраханской области // Акклиматизация животных в СССР. Алма-Ата : Изд-во АН КазССР, 1963. С. 83 – 85.

Доброхотов В. И. К находке камышового кота [*Felis (Chaus) chaus chaus* Schr.] в дельте Волги // Научно-методические записки комитета по заповедникам. М., 1939. Вып. 3. С. 192 – 193.

- Жарков И. В. Речные бобры в дельте реки Волги // Тр. Воронежского гос. заповедника. 1960. Вып. 9. С. 37 – 52.
- Замахавев В. А. Акклиматизация ондатры в дельте Волги // Сб. НТИ Всесоюз. науч.-исслед. ин-т животного сырья и пушнины. Киров, 1963. Вып. 6 (9). С. 49 – 59.
- Иванов В. М., Калмыков А. П., Федорович В. В., Семенова Н. Н., Паршина О. Ю. Структурные изменения гельминтофауны грызунов вследствие интродукции и расселения животных в дельте Волги // Аридные экосистемы. 2011. Т. 17, № 4. С. 76 – 82.
- Иванов В. М., Семенова Н. Н., Паршина О. Ю. Трематодофауна енотовидной собаки в дельте Волги // Самарская Лука : проблемы региональной и глобальной экологии. 2009. Т. 18, № 2. С. 177 – 179.
- Касаткин В.И. К экологии хищных млекопитающих дельты Волги // Тр. Астраханского заповедника им. В. И. Ленина. 1970. Вып. 13. С. 347 – 358.
- Касаткин В. И. Изменения в размещении млекопитающих в дельте Волги в связи с регулированием ее стока и регрессией Каспия // Зоол. журн. 1971. Т. 50, № 8. С. 1220 – 1227.
- Конвенция о биологическом разнообразии / Организация Объединенных Наций. 1992. URL: [http://www.un.org/ru/documents/decl\\_conv/conventions/biodiv.shtml](http://www.un.org/ru/documents/decl_conv/conventions/biodiv.shtml) (дата обращения: 11.04.2015).
- Кондрашкин Г. А. О серых крысах (*Rattus norvegicus*) дельты Волги // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1949. Т. 54, № 1. С. 29 – 33.
- Кондрашкин Г. А. О серых крысах (*Rattus norvegicus*) дельты Волги // Грызуны и борьба с ними / Гос. науч.-исслед. ин-т микробиологии и эпидемиологии «Микроб». Саратов, 1950. Вып. 3. С. 189 – 200.
- Летопись природы Астраханского заповедника. 1951 – 2007. Т. 1 – 57. (Хранятся в фонде Астраханского биосферного заповедника.)
- Литвинов В. П. Млекопитающие // Позвоночные животные Астраханского заповедника / Ин-т проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН. М., 1999 а. С. 64 – 72. (Сер. Флора и фауна заповедников. Вып. 75).
- Литвинов В. П. Питание и трофические связи енотовидной собаки в низовьях дельты Волги // Состояние, изучение и сохранение природных комплексов Астраханского биосферного заповедника в условиях повышения уровня Каспийского моря и усиливающейся антропогенной нагрузки. Астрахань : ООО «ЦНТЭП», 1999 б. С. 52 – 54.
- Литвинов В. П. Изменения фауны и условий обитания млекопитающих // Структурные изменения экосистем Астраханского биосферного заповедника, вызванные подъемом Каспийского моря / под ред. Г. М. Русанова / Астраханский гос. природный биосферный заповедник. Астрахань, 2003. С. 107 – 125.
- Мошонкин Н. Н. Непредвиденная интродукция американской норки в дельту Волги // VIII Всесоюз. зоогеографическая конф. : тез. докл. / Зоол. ин-т АН СССР. М., 1984. С. 104 – 105.
- Опарин М. Л., Опарина О. С., Кондратенков И. А., Усов А. С. Степной кот (*Felis lybica* Forster, 1780) в Саратовском Заполжье // Изв. РАН. Сер. биол. 2005. № 6. С. 748 – 750.
- Опарина О. С., Опарин М. Л., Юдина Л. А. Ландшафтная приуроченность поселений серых крыс в низовьях Волги // Рэт-инфо. 1998. № 3. С. 9 – 12.
- Павлов М. П., Корсакова И. Б., Тимофеев В. В., Сафонов В. Г. Акклиматизация охотничье-промысловых зверей и птиц в СССР. Киров : Волго-Вятское кн. изд-во, 1973. Ч. 1. 536 с.
- Павлов М. П., Корсакова И. Б., Лавров Н. П. Акклиматизация охотничье-промысловых зверей и птиц в СССР. Киров, 1974. Ч. 2. 460 с.
- Речной бобр (*Castor fiber* L.) как ключевой вид экосистемы малой реки (на примере Приокско-Террасного государственного биосферного природного заповедника) / под ред. Ю. Ю. Дгебуадзе, Н. А. Завьялова, В. Г. Петросяна. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2012. 150 с.

## ЧУЖЕРОДНЫЕ ВИДЫ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

*Руковский Н. Н.* Материалы по питанию енотовидной собаки в Астраханской области // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1950. Т. 55, № 5. С. 33 – 34.

*Свиридов Н. С.* Питание енотовидной собаки, акклиматизированной в Нижнем Поволжье и на Северном Кавказе // Изв. Иркутского с.-х. ин-та. 1958. Вып. 8. С. 94 – 113.

*Хляп Л. А., Бобров В. В., Варшавский А. А.* Биологические инвазии на территории России : млекопитающие // Рос. журн. биол. инвазий. 2008. № 2. С. 67 – 83.

Чужеродные виды на территории России / Ин-т проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН. М., 2012. URL: <http://www.sevin.ru/invasive/glossary.html> (дата обращения: 29.11.2013).

*Neronov V. M., Khlyap L. A., Bobrov V. V., Warshavsky A. A.* Alien species of mammals and their impact on natural ecosystems in the biosphere reserves of Russia // Integrative Zoology. 2008. Vol. 3, № 2. P. 83 – 94.

УДК 598.2(470.45+574.1)

## ИЗМЕНЕНИЯ В НАСЕЛЕНИИ ЛЕСНЫХ И ДЕНДРОФИЛЬНЫХ ПТИЦ ГЛИНИСТОЙ ПОЛУПУСТЫНИ ВОЛГО-УРАЛЬСКОГО МЕЖДУРЕЧЬЯ ЗА 60 ЛЕТ

А. В. Быков, О. А. Бухарева

*Институт лесоведения РАН*

*Россия, 143023, Московская область, Успенское, Советская, 21*

*E-mail: buola@yandex.ru*

Поступила в редакцию 30.07.14 г.

**Изменения в населении лесных и дендрофильных птиц глинистой полупустыни Волго-Уральского междуречья за 60 лет.** – Быков А. В., Бухарева О. А. – Современная картина населения позвоночных животных глинистой полупустыни Волго-Уральского междуречья существенно отличается от той, которую наблюдали 50 – 60 лет назад. Это обусловлено тем, что сведение байрачных лесов и уничтожение степных кустарников, начавшееся еще в XVIII в., крайне негативно сказалось на лесных и дендрофильных животных. Искусственное лесоразведение, особенно интенсивное с середины XX столетия, уже к концу 1970-х гг. обеспечило регион суррогатными «лесными» станциями. Это способствовало восстановлению исчезнувших популяций, подъему численности и расселению лесных и дендрофильных видов. К началу XXI в. лесоразведение в регионе прекратилось и началось сокращение площадей, занятых искусственными насаждениями. Уже намечились и некоторые тенденции в изменении численности ряда зверей и птиц.

*Ключевые слова:* лесные и дендрофильные птицы, Волго-Уральское междуречье, глинистая полупустыня, древесно-кустарниковые насаждения.

**Changes in the population of forest and dendrophilous birds of the clay semi-desert of the Volga-Ural interfluvium for 60 years.** – Bykov A. V. and Bukhareva O. A. – The modern situation of the vertebrate population in the clay semi-desert of the Volga-Ural interfluvium significantly differs from that observed 50 – 60 years ago. This is due to the fact that reduction of ravine forests and steppe shrubs (began in the 18<sup>th</sup> century) has extremely negatively effected on forest and dendrophilous animals. Artificial afforestation, especially intense since the middle of the 20<sup>th</sup> century, provided surrogate «forest» sites in the region by the end of the 1970s. This helped to restore the missing species, to raise the numbers and dispersal of forest and dendrophilous animals. By the beginning of the 21<sup>st</sup> century, the afforestation stopped in the region and the plantation areas began to shrink. Some trends in the populations of mammals and birds can be already noticed.

*Key words:* forest and dendrophilous bird, Volga-Ural interfluvium, clay semi-desert, tree plantation, shrub.

### ВВЕДЕНИЕ

Современная картина населения позвоночных животных глинистой полупустыни Волго-Уральского междуречья существенно отличается от той, которую наблюдали 50 – 60 лет назад. Еще в начале 1970-х гг. в междуречье отсутствовал такой характерный вид, как орел-могильник, редко встречался курганник. Лесная мышь (*Apodemus uralensis* Pallas, 1811) была указана для единственного крошечного местообитания, а находка белобрюхого ежа (*Erinaceus concolor* Martin, 1838) стала событием для зоолога (Волчанецкий, 1937; Ходашова, 1960; Динесман, 1960; Быков, 1987). Во многом это обусловлено изменениями «облесенности»

данной территории в результате сведения естественной древесно-кустарниковой растительности (рубки и выпас скота) и создания искусственных насаждений. Такие изменения подтверждают мысль Г. В. Линдемана о том, что в полупустынном Заволжье «можно в значительной степени прояснить давно поставленный и до сих пор дискуссионный вопрос о роли искусственных лесных насаждений в безлесных равнинных регионах, в частности и зоологическую сторону этого вопроса» (Линдеман и др., 2005, с. 4).

### **Краткая история динамики древесно-кустарниковой растительности Волго-Уральского междуречья**

Исследуемый регион находится на западе заволжской части Прикаспийской низменности в Волгоградской области и на сопредельных территориях Западно-Казахстанской области (Республика Казахстан). Территория представляет собой бессточную равнину, на которой развит мезо- и микрорельеф в виде замкнутых понижений палин и западин. Монотонность равнины прерывается замкнутыми депрессиями бессточных соленых озёр Эльтон, Булухта, Боткуль, Аралсор, Хаки (Роде, Польский, 1961; Доскач, 1979). Еще в XVIII в. древесно-кустарниковые насаждения байрачного типа сохранялись по долинам соленых речек и в балках озёрных депрессий. На склонах балок, по палинам и западинам среди бессточной равнины произрастали спирейники (преимущественно с *Spiraea hypericifolia* L.). Естественные насаждения тамариска рыхлого (*Tamarix laxa* Willd) сохранялись на берегах озёр и в долинах слабозасоленных речек. Уже к концу XIX в. в озёрных котловинах и в долинах солёных речек сохранялись лишь мелкие фрагменты байрачных сообществ в виде кустарниковых зарослей с единичными деревьями. Существенно сократились площади, занятые спирейниками и тамарисковыми насаждения (Динесман, 1958, 1960).

Освоение территории русскими переселенцами, начавшееся с середины XIX в., сопровождалось созданием садов по палинам, посадкой деревьев вокруг садов, у хуторов, колодцев, прудов. В 1930-гг. появились первые лесные полосы различного назначения. Их количество резко возросло в середине столетия. К середине 1960-х гг. эти посадки оформились в относительно высокоствольные насаждения.

Начиная с 1950-х гг. на территории Джаныбекского стационара ИЛАН на площади 1612 га была создана сложная система искусственных насаждений: заложен двухкилометровый участок Государственной лесной полосы Чапаевск – Владимировка (четыре ленты шириной по 60 м); создан дендрарий (площадью 6 га) из 200 видов деревьев и кустарников; небольшие массивы из дуба черешчатого (общей площадью около 12 га); участки сомкнутых культур различных древесных пород; плодовый сад (площадью 4 га) и другие насаждения. В результате в исконно безлесной полупустыне была создана натурная модель лесоаграрного комплекса, которая является уникальным экспериментом по организации культурных ландшафтов. Об оценке значимости подобного объекта и признании роли стационара в изучении аридных экосистем говорит тот факт, что Правительством Российской Федерации ему присвоен статус Памятника природы федерального значе-

ния (Постановление № 719 от 16 июня 1997 г.). С 2000-х гг. эти насаждения целиком находятся в приграничной зоне и здесь установлен заповедный режим.

В последние десятилетия усилились процессы, негативно воздействующие на древесно-кустарниковые сообщества региона. Участки естественной и искусственной древесно-кустарниковой растительности гибнут из-за участившихся пожаров и усилившейся эрозии почвы (Быков и др., 2006, 2013 а, б). В результате отсутствия ухода, пожаров, старения и естественного распада древостоев в междуречье началось снижение площади, занятой искусственными насаждениями. Исчезли многие сады, посаженные еще в XIX в., десятки километров придорожных и полевых защитных лесополос. В критическом состоянии находятся насаждения Джаныбекского стационара. Здесь на месте распадающихся культур постепенно формируются кустарниковые сообщества с единичными деревьями (Сапанов, 2010).

### Население птиц региона

Первые данные о птицах глинистой полупустыни Волго-Уральского междуречья приводит И. Б. Волчанецкий, работавший в регионе в конце 1920-х, а позже, вместе с соавторами, в конце 1940-х гг. (Волчанецкий, 1937; Волчанецкий и др., 1950). В дальнейшем исследования продолжались на базе Джаныбекского стационара Института лесоведения РАН (Динесман, 1955, 1960; Ходашова, 1960; Линдеман, 1971, 1981, 1985). В первом десятилетии XXI в. материалы по позвоночным животным, накопленные несколькими поколениями специалистов, были обобщены в коллективных монографиях (Линдеман и др., 2005; Быков и др., 2009).

В данной работе представлены новые данные по динамике численности лесных и дендрофильных видов птиц, включенные в общую канву изменения состава и особенностей населения этих экологических групп птиц за последние 60 лет. Такой обзор необходим как для организации природоохранной работы на территории Волго-Уральского междуречья в целом, так и для сохранения памятника природы «Джаныбекский стационар».

### Экологические группы птиц региона

В глинистой полупустыне Заволжья птицы составляют 82% от всего фаунистического списка наземных позвоночных региона. Здесь отмечено 249<sup>1</sup> видов гнездящихся, пролетных и зимующих птиц (Быков и др., 2009). Характерно, что в безлесном аридном регионе доминирующей по числу видов группой являются птицы водно-болотного комплекса (рисунки). Второе место в фаунистическом списке занимают лесные виды (76 видов). Большинство лесных видов появляются в регионе во время пролета или на кочевках, и лишь немногие гнездятся.

На описываемой территории междуречья к настоящему времени отмечено 125 гнездящихся видов (Быков и др., 2009). Из них лишь 33 вида (27%) могут гнез-

---

<sup>1</sup> С учетом редких залетных птиц: черный гриф (*Aegypius monachus* (L.)), чернобрюхий рябок (*Pterocles orientalis* (L.)), саджа (*Syrrhaptes paradoxus* (Pall.)), кедровка (*Nucifraga car-catactes* L.) и др., в регионе отмечено 269 видов (Быков и др., 2009).

## ИЗМЕНЕНИЯ В НАСЕЛЕНИИ ЛЕСНЫХ И ДЕНДРОФИЛЬНЫХ ПТИЦ

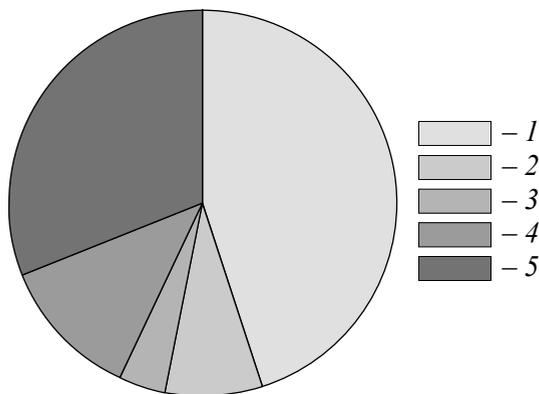
даться на деревьях или кустарниках. По степени гнездовой связи с насаждениями мы разделяем эти виды на три группы.

1. Облигатные дендрофилы гнездятся только на деревьях и кустарниках. Из 25 видов этой группы большинство (19) – представители собственно лесной зоны, выходцы из приречных лесов и лесостепных дубрав. Степные, сухостепные и полупустынные облигатные дендрофилы представлены тремя видами. Видов широкого экологического профиля и синантропов среди облигатных дендрофилов также три (таблица).

2. Преимущественные дендрофилы предпочитают гнездиться на деревьях или кустарниках, но в случае дефицита мест гнездования устраивают гнезда в норах, постройках, на заламах тростника и т.д. В глинистой полупустыне они представлены четырьмя видами неопределенного экологического профиля и синантропами (таблица).

3. Факультативные дендрофилы нередко гнездятся на деревьях или кустарниках, но даже при наличии доступных для гнездования насаждений охотно гнездятся на земле, заброшенных строениях, старых стогах, на заламах тростника и т.д. В эту группу попадают виды контрастных экологических групп (см. таблицу). Воробьи в регионе ведут себя как синантропы, а на деревьях гнездятся в постройках сорок, курганников, орлов и других хищных птиц. Нередко они гнездятся и в норах на береговых обрывах. В последние годы на одиночных деревьях среди целинной степи стали появляться шарообразные постройки домового воробья, но, по нашим данным, они используются только как укрытие в непогоду.

Интересно, что четыре вида, характерные для целинной степи, гнездятся на деревьях или кустарниках. Степной орел в искусственных насаждениях гнездится на деревьях, а в естественных – на низких кустарниках. Курганник гнездится в лесных полосах на опушечных, а в целинной степи и в озёрных котловинах – практически на всех одиночных деревьях (Линдеман, 1985)<sup>2</sup>. С древесно-кустарниковыми насаждениями связаны две периодически появляющиеся в регионе овсянки – черноголовая и желчная.



Экологические группы птиц глинистой полупустыни Заволжья: 1 – водно-болотные виды, 2 – виды целинной степи, 3 – синантропы, 4 – виды широкого экологического профиля, 5 – лесные и опушечно-лесные виды

<sup>2</sup> В других регионах курганник часто селится на обрывах (Дементьев, 1951), но за 50 лет наблюдений нами отмечены лишь три случая такого гнездования, причем два из них закончились гибелью кладки.

Птицы, гнездящиеся на деревьях или кустарниках

Вид	Экологические предпочтения	Гнездование в насаждениях		Прочие места гнездования
		естественных	искусственных	
1	2	3	4	5
Облигатные дендрофилы				
Горлица обыкновенная – <i>Streptopelia turtur</i> (Linnaeus, 1758)	Лесной вид	Не отмечено	Лесополосы, крайне редко	Не отмечено
Сплюшка – <i>Otus scops</i> (Linnaeus, 1758)	То же	То же	Лесополосы, опушки массивных насаждений, редко	То же
Синица длиннохвостая – <i>Aegithalos caudatus</i> Linnaeus, 1758	«	«	Массивные насаждения; очень редко	«
Лазоревка – <i>Parus caeruleus</i> Linnaeus, 1758	«	«	Во всех типах насаждений в дуплах и трещинах стволов, обычно	«
Синица большая – <i>Parus major</i> Linnaeus, 1758	«	В старых сорочьих гнездах и трещинах стволов, редко	То же	«
Дятел большой пестрый – <i>Dendrocopos major</i> (Linnaeus, 1758)	«	Не отмечено	Высокоствольные насаждения, редко	«
Вяхирь – <i>Columbo palumbus</i> (Linnaeus, 1758)	«	То же	Во всех типах насаждений, обычно	«
Иволга обыкновенная – <i>Oriolus oriolus</i> (Linnaeus, 1758)	«	Единичные яблони, груши, древовидные жестеры, редко	Высокоствольные насаждения, обычно	«
Сова ушастая – <i>Asio otus</i> (Linnaeus, 1758)	«	В брошенных гнездах сорок во всех типах насаждений, редко	В брошенных гнездах сорок во всех типах насаждений, обычно	«
Ремез обыкновенный – <i>Remiz pendulinus</i> (Linnaeus, 1758)	Пойменные леса	Терновники; середина 1980-х – 2008 г., обычно; 2009 – 2014 г. редко	Насаждения у прудов, массивные насаждения (1980 – начало 1990-х гг.)	«
Сорокопут-жулан – <i>Lanius collurio</i> Linnaeus, 1758	Опушечно-лесной, лесостепной вид	Не отмечено	Кустарники, единично	«
Славка серая – <i>Sylvia communis</i> Latham, 1787	То же	То же	То же	«
Сорокопут чернолобый – <i>Lanius minor</i> Gmelin, 1788	«	Деревья и кустарники, редко	Одинокое деревья, лесополосы, обычно	«
Сорокопут серый – <i>Lanius excubitor</i> Linnaeus, 1758	«	Не отмечено	Лесополосы, редко	«
Славка-завирушка – <i>Sylvia curruca</i> (Linnaeus, 1758)	«	То же	Сады, широкие лесные полосы, массивные насаждения с густым подлеском, редко	«

ИЗМЕНЕНИЯ В НАСЕЛЕНИИ ЛЕСНЫХ И ДЕНДРОФИЛЬНЫХ ПТИЦ

Продолжение таблицы

1	2	3	4	5
Могильник – <i>Aquila heliaca</i> Savigny, 1809	Опушечно-лесной, лесостепной вид	Единичная находка в терновниках на высоте 0.5 м	Лесные полосы, единичные деревья, обычно	Не отмечено
Кобчик – <i>Falco vespertinus</i> Linnaeus, 1766	То же	Старые сорочки гнезда, все типы насаждений, редко	Старые сорочки гнезда, лесные полосы, обычно	То же
Пустельга обыкновенная – <i>Falco tinnunculus</i> (Linnaeus, 1758)	«	То же	То же	«
Коршун черный – <i>Milvus migrans</i> (Boddaert, 1783)	«	Не отмечено	В высокоствольных насаждениях, обычно	«
Овсянка черноголовая – <i>Emberiza melanocephala</i> Scopoli, 1769	Степной вид	Терновники, редко	Кустарники в лесополосах, периодически обычна	«
Овсянка желчная – <i>Emberiza bruniceps</i> Brandt, 1841	Сухостепной и полупустынный вид	То же	То же	«
Курганник – <i>Buteo rufinus</i> (Cretzschmar, 1827)	То же	Деревья, высокие кустарники, обычно	Одиночные деревья, лесные полосы, обычно	Столбы электропередач, попытки на обрывах
Орлан-белохвост – <i>Haliaeetus albicilla</i> (Linnaeus, 1758)	Вид широкого экологического профиля	Единственное гнездо на дереве в долине р. Ащезузяк, редко	Не отмечено	Не отмечено
Грач – <i>Corvus frugilegus</i> Linnaeus, 1758	То же	Не отмечено	Высокоствольные насаждения, обычно	То же
Горлица кольчатая – <i>Streptopelia decaocto</i> (Frisvaldszky, 1838)	Синантроп	То же	Лесные полосы, отдельные деревья у жилья, обычно	«
Преимущественные дендрофилы				
Сорока – <i>Pica pica</i> (Linnaeus, 1758)	Вид широкого экологического профиля	Во всех типах насаждений, обычно	Во всех типах насаждений, обычно	В тростниках, редко
Ворона серая – <i>Corvus cornix</i> Linnaeus, 1758	То же	Старые сорочки гнезда, редко	Старые сорочки гнезда, высокоствольные насаждения, обычно	Столбы электропередач
Галка – <i>Corvus monedula</i> (Linnaeus, 1758)	«	Не отмечено	В старых сорочьих гнездах, редко	В норах на обрывах, в зданиях и в столбах электропередач
Скворец обыкновенный – <i>Sturnus vulgaris</i> Linnaeus, 1758	Вид широкого экологического профиля, синантроп	В трещинах стволов, в гнездах хищников, редко	Везде, в дуплах, трещинах стволов, в искусственных гнездовьях	В норах на обрывах
Факультативные дендрофилы				
Орел степной – <i>Aquila rapax</i> (Temminck, 1828)	Сухостепной и полупустынный вид	Деревья, кустарники, обычен до 2008 г, затем редко	На деревьях во всех типах насаждений; обычен до 2010 г., позднее реже	На земле, стогах, столбах электропередач

Окончание таблицы

1	2	3	4	5
Лунь болотный – <i>Circus aeruginosus</i> Linnaeus, 1758	Водно-болотный вид	В терновниках балок и в тамарисках, в годы высокой численности полёвок обычен	Одиночные деревья, лесные полосы, в годы высокой численности полёвок обычен	Заломы тростника
Воробей домовый – <i>Passer domesticus</i> (Linnaeus, 1758)	Вид широкого экологического профиля, синантроп	Гнезда хищников, сороки, обычно	Гнезда хищников, сороки, грача, дупла, обычно	Норы в обрывах, застрехи в домах
Воробей полевой – <i>Passer montanus</i> (Linnaeus, 1758)	То же	То же	То же	То же

Важно отметить, что из 19 лесных видов, гнездящихся в регионе, 11 отмечено только в искусственных насаждениях (см. таблицу). Из них только чёрный коршун, лазоревка и вяхирь гнездятся регулярно, а о гнездовании остальных известно по единичным находкам. Восемь лесных видов отмечены на гнездовании как в естественных, так и в искусственных насаждениях (см. таблицу). Эти виды часто гнездятся в искусственных насаждениях, а в естественных их гнезда (за исключением обыкновенного ремеза) отмечаются единично или редко. В то же время все нелесные виды, гнездящиеся на деревьях или в кустарниках, обычны на гнездовании как в естественных, так и в искусственных насаждениях. Следовательно, естественная древесно-кустарниковая растительность уже безразлична для гнездящихся лесных птиц региона, но ее наличие вполне достаточно для поддержания популяций нелесных дендрофильных птиц.

Стоит также отметить роль искусственных древесных насаждений при сезонных миграциях птиц. Только в насаждениях Джаныбекского стационара отмечено 45 видов мелких воробьиных, появляющихся преимущественно во время осеннего пролета (Линдеман и др., 2005; Чернецов и др., 2010). Кроме собственно лесных видов с деревьями или кустарниками в той или иной степени связаны некоторые степные, околоводные и синантропные птицы. Так, различные камышевки (*Acrocephalus schoenobaenus* (Linnaeus, 1758), *A. agricola* (Jerdon, 1845), *A. dumetorum* (Blyth, 1849), *A. palustris* (Bechstein, 1798), *A. scirpaceus* (Hermann, 1804)), *A. arundinaceus* (Linnaeus, 1758)) в период пролета обычны, а часто и многочисленны, именно в искусственных насаждениях. С осени к естественным спирейникам, лесополосам и опушкам массивных искусственных насаждений подтягиваются серые куропатки (*Perdix perdix* (Linnaeus, 1758)). В посадках держатся пролетные соколы – балобан (*Falco cherrug* Gray, 1834), сапсан (*F. peregrinus* (Tunstall, 1771)), ястребы: перепелятник (*Accipiter nisus* (Linnaeus, 1758)), тювик (*A. brevipes* (Severtsov, 1850)) и тетеревиатник (*A. gentilis* Linnaeus, 1758). Весной и осенью появляются вальдшнеп (*Scolopax rusticola* Linnaeus, 1758), кукушка обыкновенная (*Cuculus canorus* (Linnaeus, 1758)), вяхирь, клинтух (*Columba oenas* (Linnaeus, 1758)), орел-карлик (*Hieraetus pennatus* (J. F. Gmelin, 1788)) и многие другие виды. Чёрный коршун и орлан-белохвост уже с весны образуют в высокоствольных посадках крупные (до 300 птиц) скопления холостых особей (Линдеман и др., 2005;

Линдеман, Быков, 2010). Зимой в искусственных насаждениях скапливаются сороки и серые вороны, держатся единичные ястребы, большой пёстрый дятел, филин (*Bubo bubo* (Linnaeus, 1758)), а в гнездах грачей, сорок и орлов ночуют домовые воробьи, летящие сюда за несколько километров.

### Основные тенденции динамики населения птиц региона

В безлесном регионе – глинистой полупустыне Заволжья – лесные птицы по числу видов составляют около трети фаунистического списка, что более чем втрое превышает число видов целинной степи. Однако среди гнездящихся птиц доля лесных существенно меньше. Еще в начале – середине XX в. такие виды, как могильник, ушастая сова, сплюшка, обыкновенная горлица, вяхирь, чёрный коршун, ремез и некоторые другие, гнездились только в пойменных лесах Волги и Урала, а в междуречье отсутствовали. Большая синица и скворец отмечались преимущественно в населенных пунктах. Нечасто встречались и редко гнездились обыкновенная пустельга, кобчик, курганник, иволга (Динесман, 1955). Немногочисленность этих видов позволяет предположить, что уже к этому времени естественные древесно-кустарниковые сообщества междуречья не обеспечивали сохранение популяций большинства лесных и дендрофильных птиц и их существование в значительной степени поддерживалось за счет гнездования в немногочисленных садах и иных древесно-кустарниковых посадках.

Ситуация стала меняться с середины 1960-х гг., когда значительная часть искусственных посадок оформилась в относительно высокоствольные насаждения. За какие-то 10 – 15 лет в регионе восстановились исчезнувшие популяции вяхири, чёрного коршуна, орла-могильника, ремеза и других видов. Лесные и дендрофильные птицы, еще недавно редкие, стали обычными или многочисленными. В то же время некоторые виды, сохраняющиеся в пойменных лесах Волги, Еруслана и Урала (сплюшка, обыкновенная горлица и др.), с трудом проникают на территорию междуречья, подтверждая тем самым мысль о том, что искусственное лесоразведение компенсирует уничтожение естественной древесно-кустарниковой растительности «далеко не в полной степени, так как создаются насаждения, не имеющие аналогов в естественных условиях» (Быков, 2010, с. 94).

В последние десятилетия увеличение количества зимних осадков и понижение летних температур создают предпосылки для проникновения в степное и полупустынное Заволжье видов лесного комплекса (Опарин и др., 2010). Однако в этот же период в пустынном Заволжье наблюдается снижение площади, занятой древесными насаждениями. Это отражается на лесных и дендрофильных птицах региона. Так, уже не фиксируются огромные летние скопления крупных хищных птиц в урочище Финогенов пруд, обычные здесь до 2009 г. (Линдеман, Быков, 2010). Если в 1980 – 2002 г. между солеными речками Чёрная и Солянка (северное побережье оз. Эльтон) в естественных кустарниках мы отмечали до 7 гнезд степного орла, то после пожара 2002 г. (Быков и др., 2013 б) – не более двух. В озёрной котловине оз. Эльтон из девяти известных нам мест гнездования ремеза после 2008 г. сохранилось только одно. Пожарами уничтожены гнездовые биотопы болотного луны, курганника и того же ремеза в высокоствольных тамарисковых за-

росях на оз. Булухта (Быков и др., 2013 б). За последнее десятилетие заметно снизилось и число лесных пролетных видов. Так, в насаждениях Джаныбекского стационара до середины – конца 1990-х гг. на осеннем пролете отмечалось до нескольких тысяч вяхирей и клинтухов. В 2000-х гг. через насаждения стационара за осень проходит не более 400 особей этих голубей. В 2000-х гг. в насаждениях Джаныбекского стационара и в лесных полосах вдоль автомобильной трассы Палласовка – Эльтон не каждый год отмечается гнездование ушастой совы, почти вдвое снизилось число гнездящихся кобчиков, обыкновенной пустельги и некоторых других видов. Отметим, что благодаря резкому снижению фактора бесплодия в последние годы в насаждениях Джаныбекского стационара загнезвился филин, а число гнездящихся пар орла могильника в некоторые годы достигает трех.

В свое время Г. В. Линдеманом подчеркивалось, что процесс формирования лесной фауны в безлесном регионе, по сути, есть лишь приближение к естественному населению исчезнувших лесов (Линдеман и др., 2005). Это справедливо на ранних этапах такого формирования. Однако накапливающиеся изменения природных условий, обусловленные климатическими сдвигами и антропогенным воздействием, могут привести и приводят к существенным изменениям сложившихся экосистем, что и подтверждается внедрением сюда видов, ранее не обитавших в регионе, – расселяющихся вследствие естественной пульсации ареала (черноголовая и желчная овсянки) и антропогенных изменений среды (кольчатая горлица, вяхирь, грач) (Линдеман и др., 2005; Быков, 2010). Ряд попыток и единичные успешные случаи гнездования значительного числа видов (см. таблицу) свидетельствуют о том, что до недавнего времени в регионе шел процесс не только восстановления популяций исчезнувших ранее видов, но и вселения новых. В то же время усиливающаяся деградация естественных древесно-кустарниковых сообществ, старение и исчезновение искусственных насаждений ведут не только к резкому сокращению фаунистического списка региона, но и к серьезным изменениям характера населения животных на его территории. В ближайшее десятилетие можно прогнозировать существенные изменения в фаунистическом комплексе орнитофауны региона.

В заключение отметим, что необходимость воссоздания утраченных естественных древесно-кустарниковых сообществ и поддержание уже существующих искусственных насаждений обуславливается не только их значимостью как гнездовых стаций, но и их ролью в качестве временных убежищ для перелетных птиц. О возникающих при этом проблемах мы говорили ранее (Быков, 2010).

## ВЫВОДЫ

1. По числу видов, отмеченных в междуречье Волги и Урала, лесные птицы уступают лишь представителям водно-болотного комплекса и, более чем втрое, превосходят представителей комплекса целинной степи.

2. Большинство лесных видов полупустынного Заволжья представлены пролетными и кочующими птицами, гнездящиеся составляют четверть от общего числа видов этой экологической группы.

3. К настоящему времени фрагментированные и деградировавшие естественные древесно-кустарниковые сообщества почти утратили свое значение для гнездящихся лесных видов птиц, но все еще остаются важными для пролетных видов, несмотря на крайне небольшую площадь, которую они занимают.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Быков А. В.* Типы жизненных стратегий популяций лесной мыши в полупустыне Заволжья // Экология. 1987. № 3. С. 57 – 63.

*Быков А. В.* Размещение группировок лесных мышей в насаждениях глинистой полупустыни Заволжья // Лесоведение. 1990. № 1. С. 54 – 58.

*Быков А. В.* Значение древесно-кустарниковой растительности для позвоночных животных глинистой полупустыни Заволжья // Аридные экосистемы. 2010. Т. 16, № 5. С. 90 – 97.

*Быков А. В., Линдемман Г. В., Лопушков В. А.* Степные пожары в Приэльтонье // Биоразнообразии и проблемы природопользования в Приэльтонье : сб. науч. тр. Волгоград : Прин-Терра, 2006. С. 112 – 117.

*Быков А. В., Линдемман Г. В., Лопушков В. А.* Фауна млекопитающих, птиц, рептилий и амфибий Заволжской глинистой полупустыни // Животные глинистой полупустыни Заволжья. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2009. С. 13 – 61.

*Быков А. В., Бухарева О. А., Колесников А. В.* Воздействие пожаров на естественные терновники озерных депрессий Северо-Запада Прикаспийской низменности // Лесоведение. 2013 а. № 2. С. 31 – 37.

*Быков А. В., Колесников А. В., Шадрина М. Б., Бухарева О. А., Шабанова Н. П.* Воздействие пожаров на приозерные тамарисковые сообщества в Северном Прикаспии // Лесоведение. 2013 б. № 6. С. 3 – 9.

*Волчанецкий И. Б.* К орнитофауне Волжско-Уральской степи // Праці Науково-дослідного зоолого-біологічного інституту. Харків, 1937. № 4. С. 21 – 78.

*Волчанецкий И. Б., Капралова Н. И., Лисецкий А. С.* Об орнитофауне Эльтонского района Заволжья и ее реконструкции в связи с полезащитным насаждением // Зоол. журн. 1950. Т. 29, вып. 6. С. 501 – 512.

*Дементьев Г. П.* Отряд хищные птицы Accipitres или Falconiformes // Птицы Советского Союза. М. : Сов. наука, 1951. Т. 1. С. 70 – 341.

*Динесман Л. Г.* Орнитофауна лесных посадок в северо-западной части Прикаспийской низменности в засушливые годы // Тр. Ин-та леса АН СССР. 1955. Т. 25. С. 212 – 238.

*Динесман Л. Г.* К истории древесно-кустарниковой растительности Урала и Волги // Тр. Ин-та леса АН СССР. 1958. Т. 38. С. 171 – 181.

*Динесман Л. Г.* Изменение природы северо-запада Прикаспийской низменности. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1960. 160 с.

*Доскач А. Г.* Природное районирование Прикаспийской полупустыни. М. : Наука, 1979. 142 с.

*Линдемман Г. В.* Птицы искусственных лесных насаждений в глинистой полупустыне северного Прикаспия // Животные искусственных лесных насаждений в глинистой полупустыне. М. : Наука. 1971. С. 120 – 151.

*Линдемман Г. В.* Изменения в населении птиц и млекопитающих полупустыни Заволжья // Антропогенные факторы в истории развития современных экосистем. М. : Наука, 1981. С. 98 – 109.

*Линдемман Г. В.* Курганник (*Buteo rufinus* Cretzschm.) в междуречье Волги и Урала // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1985. Т. 90, вып. 6. С. 27 – 37.

*Линдеман Г. В., Абатуров Б. Д., Быков А. В., Лопушков В. А.* Динамика населения позвоночных животных Заволжской полупустыни. М. : Наука, 2005. 252 с.

*Линдеман Г. В., Быков А. В.* Летние скопления негнездящихся орланов-белохвостов в заволжской глинистой полупустыне // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2010. Т. 115, вып.5. С. 28 – 32.

*Опарин М. Л., Опарина О. С., Матросов А. Н., Кузнецов А. А.* Динамика фауны млекопитающих степей Волго-Уральского междуречья за последнее столетие // Поволж. экол. журн. 2010. № 1. С. 71 – 85.

*Роде А. А., Польский М. Н.* Почвы Джаныбекского стационара, их морфологическое строение, механический и химический состав // Тр. Почвенного ин-та. 1961. Т. 24. С. 3 – 214.

*Сапанов М. К.* Возобновление и сохранность деревьев и кустарников в лесонасаждениях аридных регионов // Поволж. экол. журн. 2010. № 2. С. 177 – 184.

*Ходашова К. С.* Природная среда и животный мир глинистых полупустынь Заволжья. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1960. 140 с.

*Чернецов Н. С., Булюк В. Н., Ктиторов П. С.* Роль Джаныбекского оазиса как места миграционных остановок дендрофильных видов воробьиных птиц // Поволж. экол. журн. 2010. № 2. С. 204 – 216.

УДК 597.551.21

**СЕРЕБРЯНЫЙ КАРАСЬ *CARASSIUS AURATUS*  
(CYPRINIDAE, ACTINOPTERYGII) НА УЧАСТКАХ С ТЕЧЕНИЕМ  
В ВОДОЁМАХ БАССЕЙНОВ ДОНА И НИЖНЕЙ ВОЛГИ**

**Д. А. Вехов**

*Волгоградское отделение Государственного научно-исследовательского  
института озерного и речного рыбного хозяйства  
Россия, 400001, Волгоград, Пугачевская, 1  
E-mail: VekhovDA@yandex.ru*

Поступила в редакцию 02.10.13 г.

**Серебряный карась *Carassius auratus* (Cyprinidae, Actinopterygii) на участках с течением в водоёмах бассейнов Дона и Нижней Волги.** – Вехов Д. А. – Приводятся материалы по встречаемости серебряного карася на участках с течением в водоёмах бассейнов Дона и Нижней Волги. Показано, что он активно выходит на течение, при этом способен продолжительное время удерживаться в водотоках со скоростью течения 1.0 – 1.3 м/с, преодолевать стремнины со скоростью течения в 2.6 м/с, ручьи с глубиной меньше чем высота тела рыбы. На этом основании предлагается считать серебряного карася озёрно-речной рыбой. Массовое появление данного вида в водотоках связывается с его нерестовой активностью, когда он перемещается в поисках нерестилищ. Предполагается, что эти перемещения могут способствовать его расселению вверх по рекам.

*Ключевые слова:* серебряный карась, выход на течение, нерестовый период, расселение.

**Gibel carp *Carassius auratus* (Cyprinidae, Actinopterygii) in flowing water bodies of the Don River basin and the Lower Volga River basin.** – Vekhov D. A. – Data on the occurrence of the gibel carp in flowing water bodies of the Don River basin and the Lower Volga River basin are presented. The gibel carp is shown to actively seek for habitats with flowing water and to be capable of prolonged remaining in streams with a current velocity within 1.0 – 1.3 m/s. Furthermore, the gibel carp is able to climb fast flowing (2.6 m/s) and shallow (with a depth less than its body height) rapids. On this basis the gibel carp is proposed to be a eurytopic fish. The massive appearance of this species in streams is associated with its spawning period, when it moves in searching for spawning grounds. It is assumed that these movements could contribute to its settling up in the rivers.

*Key words:* gibel carp, seeking for habitats with flowing water, spawning period, spatial dispersal.

## **ВВЕДЕНИЕ**

Серебряный карась *Carassius auratus* s. lato – широко распространенный вид пресноводных рыб. Считается, что он обитает в основном в прудах и придаточной системе рек и редко выходит в русло (см., например: Мовчан, Смирнов, 1983; Промысловые..., 2006; Szczerbowski, 2001). В связи с этим его зачастую относят к озёрным видам (см., например: Шашуловский, Мосияш, 2010; Ермолин, 2012; Артаев и др., 2013).

Однако известны случаи, когда серебряный карась массово держался в водотоках, течение в которых характеризовалось как быстрое (Дгебуадзе, 2009; Иванчев, Иванчева, 2010; Вехов, 2013; Lusk et al., 1977). При этом не ясно: его появление в этих водотоках было вынужденным вследствие выноса из характерных для

этого вида озерных биотопов или же он целенаправленно выходил на течение. Исключение – водосброс водоёма-охладителя Ростовской АЭС, где отмечалось активное передвижение серебряного карася против течения (Вехов, 2013).

Цель данной работы – описать известные случаи появления серебряного карася на участках с быстрым и средним течением в бассейнах Дона и Нижней Волги и попытаться выявить причины, а также закономерности этого явления.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В работе использованы собственные данные и материалы Волгоградского отделения ГосНИОРХ, полученные в Цимлянском водохранилище, реках Волга и Дон в границах Волгоградской области и в пруду-испарителе промышленных сточных вод Большой Лиман. Сведения о пересадках рыбы через рыбоподъемник Цимлянской ГЭС взяты из отчетов о деятельности «Цимлянскрыбвод» (с 2009 г. Цимлянский филиал «Аздонрыбвод») за 1958 – 2003 гг., материалы за 2004 – 2012 гг. предоставлены Цимлянским филиалом «Аздонрыбвод». Сведения о появлении серебряного карася в приплотинной зоне Волжской ГЭС получены из отчетов Волгоградского контрольно-наблюдательного пункта «Нижневолжрыбвод».

Характеристика водоёмов, орудий лова, количества и особенностей использованного материала приводятся при описании результатов. Скорости течения в р. Волга определялись GPS-навигатором во время дрейфа на лодке, в других водоёмах – поплавками и измерителем скорости потока ИСП-1.

Использована классификация скоростей течения, принятая в Саратовском отделении ГосНИОРХ: 0 – 0.55 м/с – медленное; 0.55 – 1.65 м/с – среднее; 1.7 м/с и более – быстрое.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

**Нижние бьефы гидроузлов.** В Волге и Дону под плотинами Волжской и Цимлянской ГЭС массовые скопления серебряного карася стали впервые отмечаться с середины 1980-х гг.<sup>1</sup> В 1985 г. Волгоградским контрольно-наблюдательным пунктом «Нижневолжрыбвод», регулярно осуществляющим контрольные лова в 3-х километровой приплотинной зоне Волжской ГЭС с 1960-х гг., впервые было поймано несколько серебряных карасей. Летом 1986 г. этот вид встречался здесь повсеместно. В 1990-е гг. серебряный карась уже отмечался по всей Волге от плотины ГЭС до границ с Астраханской областью. В эти годы в Волге в уловах рыболовов-любителей серебряный карась был одной из самых распространенных рыб, которая в большом количестве ловилась даже на песчаных пляжах и каменистых грядах с заметным течением.

Непосредственно под самой плотинной ГЭС примерно с начала 1990-х гг. ежегодно наблюдается массовое скопление производителей серебряного карася. Со спадом половодья и примерно до середины июля, т.е. на протяжении 1.0 – 1.5 месяцев, крупные, плотные скопления серебряного карася, хорошо различимые с

---

<sup>1</sup>Серебряного карася в водоёмах Донского и Волжского бассейнов условно можно считать инвазионным видом рыб. Вопросы распространения его в регионе рассматриваются в других работах (Вехов, 2007; Vekhov, 2013).

СЕРЕБРЯНЫЙ КАРАСЬ *CARASSIUS AURATUS* (CYPRINIDAE, ACTINOPTERYGII)

берега, стоят у поверхности воды в 300 – 500 м ниже турбинного комплекса плотины, т.е. на участке с самым сильным течением. При этом отдельные особи совершают небольшие прыжки, высотой до 20 см. В июне 2009 г. были проведены лова плавными и ставными сетями в нижнем бьефе Волжской ГЭС в русле Волги (во время массового хода сельди). В сетях с ячеей 65 – 70 мм серебряный карась по численности уступал только проходной сельди (всего выловлено 574 экз. рыб, из них 258 экз. сельдь и 186 экз. серебряный карась). Причем в месте с самым сильным на тот момент течением – 700-метровый участок ниже турбинного комплекса плотины со скоростью течения 1.0 – 1.2 м/с, сельдь (проведено 6 ловов, выловлено 36 экз.) и серебряный карась (выловлено 5 экз.) в улове сочетались только с хорошими пловцами – белорыбца (2 экз.), голавль (2 экз.), белый амур (2 экз.) и жерех (1 экз.).

Имеются также разрозненные сведения по составу уловов ставных и плавных сетей с ячеей 35 – 70 мм на разных участках приплотинной зоны Волжской ГЭС, которые проводили «Нижеволжрыбвод» и Волгоградское отделение ГосНИОРХ в начале нынешнего столетия. Из них, а также из общения с рыбаками, осуществлявшими эти лова, можно сделать вывод, что серебряный карась в приплотинной зоне в заметном количестве появляется в апреле, наибольшие уловы его приходятся на конец мая – июль, затем его доля в уловах уменьшается, и зимой он встречается единично. При этом с конца 1990-х гг. отмечается некоторое снижение численности серебряного карася.

О скоплениях серебряного карася под плотиной Цимлянкой ГЭС можно судить косвенно по его пересадкам через рыбоподъемник<sup>2</sup>. Рыбоподъемник располагается в средней части плотины, возле турбинного комплекса. Скорости течения во впускном отверстии лотка-рыбохода составляют 0.5 – 1.2 м/с (Тихий, 1954). Согласно сведениям «Цимлянскрыбвод», серебряный карась впервые отмечен в рыбоподъемнике в 1979 г., тогда его было пересажено 2.2 тыс. шт., затем в течение 5 лет он в нем не регистрировался, а с 1985 г. регулярно стал пересаживаться в Цимлянское водохранилище. С той поры серебряный карась – один из самых часто пересаживаемых видов рыб, если не считать сельдь (таблица).

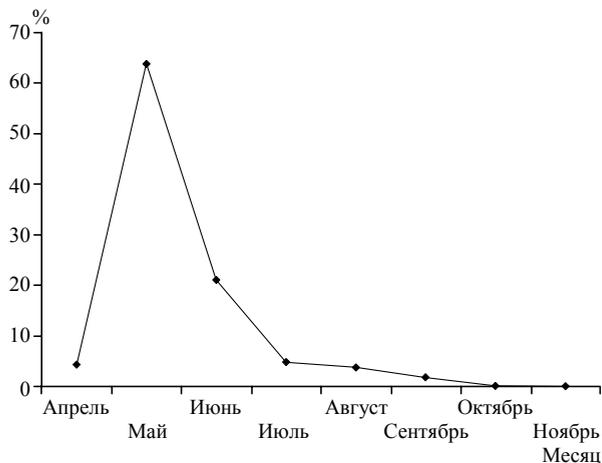
Средневзвешенная доля производителей рыб, пересаженных рыбоподъемником Цимлянкой ГЭС в 1985 – 2012 гг., %

По численности		По массе	
Вид	%	Вид	%
Сельдь	63.1	Сельдь	46.1
Уклейка	14.8	Лещ	13.1
Плотва	9.1	Карась серебряный	8.5
Карась серебряный	4.1	Судак	6.7
Густера	2.9	Плотва	6.1
Лещ	1.5	Тюлька*	4.8
Чехонь	1.2	Чехонь	4.2
Судак	1.0	Густера	3.7
Шемая	1.0	Уклейка	1.9
Синец	0.4	Шемая	1.0
Прочие**	0.6	Прочие**	3.9

*Примечание.* \* для тюльки есть данные только по массе; \*\* берш, рыбец, окунь, ерш, сом, бычки, вырезуб, сазан, белый амур, толстолобики, щука, жерех, язь, форель, налим, осетр.

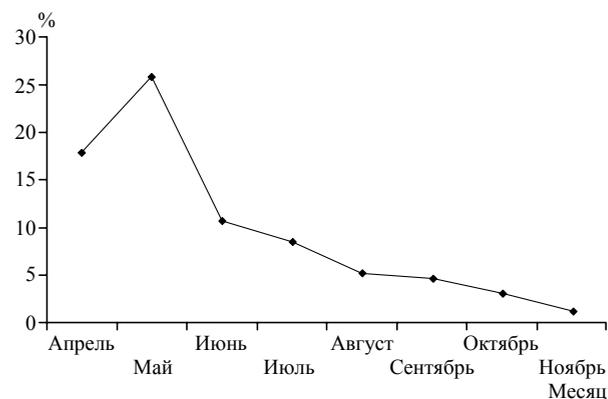
<sup>2</sup> Рыбоподъемник Волжской ГЭС прекратил свою работу в 1988 г., сведений о пересадках им серебряного карася нет, так как специального учета «частиковых рыб», к которым относится этот вид, не проводилось.

На рис. 1 показано внутригодовое распределение пропуска серебряного карася через рыбоподъемник Цимлянской ГЭС (средневзвешенный % численности 1979 – 2011 гг.). При составлении распределения исключен 1986 г., в мае этого года было пересажено 182 тыс. экз. серебряного карася, что составило 63% от общей численности этого вида, прошедшего через рыбоподъемник до 2012 г. Также исключены 1994, 1998, 1999 гг., когда рыбоподъемник не работал весной, 1990 и 2005 гг., когда рыбоподъемник не работал с августа. Как видно из рисунка, наибольшее количество серебряного карася проходит через рыбоподъемник в мае.



**Рис. 1.** Внутригодовое распределение пропуска серебряного карася (%) через рыбоподъемник Цимлянской ГЭС (1979 – 2012 гг., пояснения в тексте)

В Цимлянском водохранилище заметное течение отмечается только в его русловой части – выше г. Калач-на-Дону. На пике половодья (конец апреля – начало мая) скорость течения здесь достигает 1 м/с, в межень она составляет 0.1 – 0.2 м/с. С конца апреля и до середины июня серебряный карась на этом участке – один из самых массовых видов рыб. В качестве примера на рис. 2 приведено распределение доли серебряного карася в неводных уловах на этом участке в 2012 г.



**Рис. 2.** Доля серебряного карася (в % по массе) в уловах неводов в русловой части Цимлянского водохранилища выше г. Калач-на-Дону в 2011 г. Общий вылов 24.5 т, из них 3.0 т карася, 41 притонение

Рисунка, наибольшее количество серебряного карася проходит через рыбоподъемник в мае.

#### **Русловая часть Цимлянского водохранилища.**

В Цимлянском водохранилище заметное течение отмечается только в его русловой части – выше г. Калач-на-Дону. На пике половодья (конец апреля – начало мая) скорость течения здесь достигает 1 м/с, в межень она составляет 0.1 – 0.2 м/с. С конца апреля и до середины июня серебряный карась на этом участке – один из самых массовых видов рыб. В качестве примера на рис. 2 приведено распределение доли серебряного карася в неводных уловах на этом участке в 2012 г.

В русле Дона и в руслах его крупных притоков – Медведице, Хопре, Иловле, согласно опросным сведениям, серебряный карась регулярно в значительных количествах появляется обычно вскоре после прохождения паводка, в конце апреля – мае, а после конца июня встречается редко.

**Места технического сброса воды.** Случаи массовых перемещений серебряного карася отмечены на

водосбросе водоёма-охладителя Ростовской АЭС и в месте сброса сточных вод в пруд-испаритель Большой Лиман.

Водосброс водоёма-охладителя Ростовской АЭС располагается в Цимлянском водохранилище. Он введен в эксплуатацию в 2010 г., ежегодно функционирует в течение апреля и мая, наблюдения проводились в 2010 – 2013 гг. (Вехов, 2013). Водосброс представляет собой сифон, сбрасывающий воду в бетонный короб (камера-гаситель). Далее вода течет до водохранилища по склону дамбы, выложенному каменной наброской. Образовавшийся водоток аналогичен бурному каменистому перекаату, заканчивающимся порогом. Средние скорости течения на перекаате составляли 1.0 – 1.3 м/с (протяженность перекаата около 40 м), а на пороге – 1.7 – 3.1 м/с (протяженность порога около 4 м). Особенностью поведения рыбы в районе водосброса в период его работы было скопления различных видов рыбы на прилегающем к нему участке и массовый ход серебряного карася в камеру-гаситель и концентрирование его там. В водохранилище возле водосброса серебряный карась составлял 42% уловов, а в совокупном улове из камеры-гасителя и потоке, текущем из нее, – 99%. Наибольшая скорость течения на пороге, который смог преодолеть серебряный карась, составила 2.6 м/с (Вехов, 2013).

Пруд-испаритель Большой Лиман расположен рядом с г. Волжский и предназначен для утилизации сточных вод промрайона этого города. Водоём населен практически одним серебряным карасем, причем в период исследований он был очень многочислен (Вехов, 2010). Наблюдения проводились в 2001 – 2002 гг. Единственный участок с течением – протока, идущая от трубы, по которой в водоём сбрасывается сточная вода. Ширина протоки составляла около метра, длина – около 20 м, глубина – 0.1 – 0.4 м, дно глинисто-песчаное, берега отвесные, заросшие тростником, скорость течения – 0.5 – 0.7 м/с (в зависимости от объёма поступающих стоков). Температура сточных вод превышала температуру воды в водоёме и достигала 5°C.

Массовое появление серебряного карася в протоке определялось по уловам рыбаков, осуществлявших там регулярный лов подъемниками и сачками. Наиболее массовые подходы отмечались в разгар нереста – апрель, май. В отсутствие сброса карась в протоке не регистрировался.

Необходимо отметить, что серебряный карась появился в Большом Лимане после того, как из комплекса очистных сооружений, в который входит этот водоём, в 1991 – 1992 гг. осуществлялся сброс воды по балке Кальгута в р. Ахтуба. Он поднялся по балке, преодолев расстояние в 30 км.

**Мелководные водотоки.** В одном из ручьев, впадающем в р. Волга в приплотинной зоне ГЭС, в июне 1995 г. наблюдалось, как 11 особей серебряного карася размером 15 – 20 см передвигались в направлении небольшого озера. Слой воды в ручье составлял примерно 1/3 от высоты тела карасей, и рыбы были вынуждены передвигаться лежа на боку. Примерно за полчаса они преодолели расстояние в 20 м, отделяющее озеро от реки, при этом ни одна из особей не пыталась вернуться назад с током воды.

При посещении зоопарка в г. Ростов-на-Дону в апреле 2001 г. было замечено перемещение стаи серебряных карасей размером 10 – 15 см вверх по ручью. Ручей был со ступенями высотой 10 – 15 см, и караси, выпрыгивая из воды, преодолевали их.

## ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты наблюдений показывают, что в разных водоёмах серебряный карась демонстрирует сходное поведение – активно стремится идти на ток воды. Он держится под плотинами на участках с сильным течением, идет через бурные каменистые перекаты, пороги с уступами, преодолевает ручьи с глубиной меньшей, чем высота тела рыбы. Скорости течения на участках, где серебряный карась может подолгу держаться или передвигаться против течения на значительные расстояния, характеризуются как средние – 1.0 – 1.3 м/с. Однако серебряный карась продемонстрировал способность преодолевать небольшие по протяженности (несколько метров) участки с высокой скоростью течения (Вехов, 2013). Таким образом, в водоёмах рассматриваемого региона этот вид следует считать не озёрной, а озёрно-речной рыбой.

Особенность встречаемости серебряного карася на рассмотренных участках с течением – периодичность его массового появления там с апреля до июня. По срокам это полностью совпадает с его массовым нерестом в рассматриваемом регионе. В данный период он очень подвижен. В Цимлянском водохранилище, где серебряный карась – один из основных промысловых объектов, почти половина его годового промыслового улова приходится на апрель (с 1 мая по 15 июля запрет на промысел), он встречается практически на всех участках водохранилища и ловится всеми используемыми орудиями лова. Причем в рассматриваемый период серебряный карась не только активно перемещается в районе своих основных местообитаний и выходит на течение, но и стремится передвигаться вместе с током воды. Из опыта работы рыбоводных хозяйств Волгоградской области, особенно тех, чьи пруды заполняются самотеком, известно, что если заполнять пруды в конце апреля и в мае, в них массово будут заходить производители серебряного карася и нереститься там. Причем из местных рыб именно серебряный карась в наибольшей степени стремится заходить в заливаемые пруды. Чтобы избежать засорения прудов карасем их стараются заполнить ранней весной или осенью.

Можно полагать, что массовое появление серебряного карася в водотоках связано с его нерестовой активностью, когда он перемещается в поисках нерестилищ, при этом может выходить на сильное течение. После нереста он возвращается в свои обычные местообитания.

Временное численное преобладание серебряного карася над многими речными видами рыб на рассматриваемых участках можно объяснить их соседством с озеровидными участками, в которых он постоянно многочислен. Нижний бьеф Волжской и Цимлянской ГЭС соседствует с Волго-Ахтубинской и Донской поймами соответственно, русловая часть Цимлянского водохранилища и водосброс Ростовской АЭС – с озеровидной частью водохранилища, сброс сточных вод в Большом Лимане – с его открытой акваторией (Вехов, 2010, 2013; Вехов, Горский, 2010).

Рассматриваемые в работе материалы представляют интерес с точки зрения способности серебряного карася к пространственному расселению. Во второй половине XX в. этот вид очень быстро заселил многие водоёмы Восточной Европы (Copp et al., 2005; Lusková et al., 2010). Способы этого расселения пока не понятны,

в частности возможности его перемещения вверх по рекам. В Дунае и ряде других речных бассейнов Восточной Европы распространение серебряного карася шло снизу вверх (Holčic, 1980). Однако не ясно – это расселение вызвано перемещением его человеком (рыболовами, по системе прудовых хозяйств) и/или собственной миграционной активностью. Исследования перемещений серебряного карася в Верхней Эльбе (Slavik, Bartoš, 2004) показало, что его скат явно преобладал над перемещениями против течения, последние были редки и не превышали двух км (изучали перемещения 55 особей, меченых радиодатчиком). Кроме того, этот вид практически не входил в лестничные рыбоходы (1 экз. серебряного карася из 10382 экз. разных видов рыб, учтенных в рыбоходах). На основании исследований был сделан вывод, что перемещения против течения не могут быть главным механизмом распространения серебряного карася в бассейне Эльбы в Чехии, а основным механизм, вероятно, связан с аквакультурой (Slavik, Bartoš, 2004).

Описанные в данной работе факты показывают, что серебряный карась в нерестовый период способен активно выходить на течение, в том числе на сильное, и перемещается против него, преодолевая различные преграды. Данная особенность поведения вполне может способствовать пространственному расселению этого вида и рассматриваться как одна из его движущих сил.

Автор выражает свою искреннюю благодарность В. С. Болдыреву (Волгоградское отделение ГосНИОРХ), А. Д. Мочёку (ИПЭЭ РАН), С. Б. Подушке (Биологический НИИ СПбГУ), В. П. Ермолину (Саратовское отделение ГосНИОРХ) и Ю. Г. Изюмову (ИБВВ РАН) за обсуждение материалов статьи и ценные замечания по тексту работы.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Артаев О. Н., Ручин А. Б., Клевакин А. А.* Современное состояние ихтиофауны среднего и нижнего течения р.Сура // Вестн. Астрах. гос. техн. ун-та. Сер. Рыбное хозяйство. 2013. № 1. С. 13 – 19.
- Вехов Д. А.* Вероятные пути появления первых популяций серебряного карася в бассейнах Волги и Дона // Биология внутренних вод : материалы докл. XIII междунар. молодеж. шк.-конф. Рыбинск : Рыбинский дом печати, 2007. С. 40 – 50.
- Вехов Д. А.* О необходимости учета адаптационных возможностей популяций, длительно обитающих в условиях токсического загрязнения // Вклад молодых ученых в рыбохозяйственную науку России : тез. докл. Всерос. молодеж. конф. СПб. : ГосНИОРХ, 2010. С. 28 – 30.
- Вехов Д. А.* Серебряный карась на водосбросе водоема-охладителя Ростовской АЭС // Рыбное хозяйство. 2013. № 5. С. 61 – 66.
- Вехов Д. А., Горский К.* Состав ихтиофауны водоемов северной части Волго-Ахтубинской поймы // ООПТ Нижней Волги как важнейший механизм сохранения биоразнообразия: итоги, проблемы и перспективы : материалы науч.-практ. конф. Волгоград, 2010. С. 58 – 64.
- Дгебуадзе Ю. Ю., Прокофьев А. М., Слынько Ю. В., Эрдэнэбат М., Мэндсайхан Б.* Рыбы бассейна р. Селенги // Водные экосистемы бассейна Селенги / отв. ред. Ю. Ю. Дгебуадзе / Ин-т проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН. М., 2009. С. 233 – 312.
- Ермолин В. П.* Краткий курс лекций по ихтиологии рыб. Ч. 1. Экология рыб : учеб. пособие. Саратов : ИЦ «Наука», 2012. 246 с.

Иванчев В. П., Иванчева Е. Ю. Круглоротые и рыбы Рязанской области и прилегающих территорий. Рязань : Голос губернии, 2010. 292 с.

Мовчан Ю. В., Смирнов А. И. Карась серебристый *Carassius auratus gibelio* // Фауна Украины. Т. 8. Рыбы. Вып. 2. Карповые. Киев : Наук. думка, 1983. Ч. 2. С. 243 – 265.

Промысловые рыбы России. Серебряный карась – *Carassius auratus gibelio* (Bloch, 1782). М. : ВНИРО, 2006. Т. 1. С. 181 – 183.

Тухий М. И. Испытание Цимлянского рыбоподъемника // Изв. ВНИОРХ. М. : Пищепромиздат, 1954. Т. 34. Рыбохозяйственное освоение новых водохранилищ. С. 220 – 229.

Шапуловский В. А., Мосияш С. С. Формирование биологических ресурсов Волгоградского водохранилища в ходе сукцессии его экосистемы. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2010. 250 с.

Copp G. H., Bianco P. G., Bogutskaya N. G., Erős T., Falka I., Ferreira M. T., Fox M. G., Freyhof J., Gozlan R. E., Grabowska J., Kováč V., Moreno-Amich R., Naseka A. M., Peñáz M., Povž M., Przybylski M., Robillard M., Russel I. C., Stakėnas S., Šumer S., Vila-Gispert A., Wiesner C. To be, or not to be, a non-native freshwater fish? // J. of Applied Ichthyology. 2005. Vol. 21, iss. 4. P. 242 – 262.

Holčic J. *Carassius auratus* (Pisces) in the Dunube river. Praha : Academia, 1980. 43 p.

Lusk S., Barus V., Vesely V. On the occurrence of *Carassius auratus* L. in the Morave river drainage // Folia Zool. Brno. 1977. Vol. 26, № 4. P. 377 – 381.

Lusková V., Lusk S., Halačka K., Vetešník L. *Carassius auratus gibelio* – the most successful invasive fish in waters of the Czech Republic // Рос. журн. биол. инвазий. 2010. № 2. С. 24 – 28.

Slavik O., Bartoš L. What are the reasons for the Prussian carp expansion in the upper Elbe River, Czech Republic? // J. Fish Biol. 2004. Vol. 65, suppl. A. P. 240 – 253.

Szczerbowski J. A. *Carassius auratus* // The Freshwater fisher of Europe. Vol. 5. Cyprinidae 2/III. Wiebelsheim : AULA-Verlang, 2001. P. 5 – 41.

Vekhov D. A. Possible ways & means of settlement of gibel carp in waters of European part of USSR // The IV Intern. Symposium Invasion of alien species in Holarctic (Borok-4) : Programe & book of abstracts / eds. Yu. Yu. Dgebuadze, Yu. V. Slynko, A. V. Krylov. Yaroslavl : Publisher's bureau «Filigran», 2013. P. 186.

УДК 581.5(470.341-25)

## ЭКОЛОГО-ЦЕНОТИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ТРАВЯНИСТОГО ПОКРОВА В УСЛОВИЯХ ПРОИЗРАСТАНИЯ ВДОЛЬ АВТОМАГИСТРАЛЕЙ НИЖНЕГО НОВГОРОДА

Д. Б. Жесткова<sup>1</sup>, И. П. Уромова<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Нижегородский государственный архитектурно-строительный университет  
Россия, 603950, Нижний Новгород, Ильинская, 65

<sup>2</sup> Нижегородский государственный педагогический университет  
Россия, 603005, Нижний Новгород, пл. Минина и Пожарского, 7  
E-mail: elistratova99@mail.ru

Поступила в редакцию 02.08.12 г.

**Эколого-ценотическая характеристика травянистого покрова в условиях произрастания вдоль автомагистралей Нижнего Новгорода.** – Жесткова Д. Б., Уромова И. П. – На исследованных территориях вдоль автомагистралей Нижнего Новгорода обнаружено 86 видов сосудистых растений. В таксономической структуре травостоя повышена роль семейств Asteraceae, Poaceae и Fabaceae, но снижена – семейств Cyperaceae и Rosaceae. Среди эколого-ценотических групп основу травянистого покрова составляют пратанты, участие которых снижается на расстоянии 1 – 3 м от автодорог. В составе травянистых растений выделены красивоцветущие луговые виды, которые играют незаменимую эстетическую роль.

*Ключевые слова:* травянистые растения, территории вдоль автомагистралей, эколого-ценотические группы.

**Ecologo-cenotical characteristics of the herbaceous cover in the conditions of growth along the Nizhni Novgorod highways.** – Zhestkova D. B. and Uromova I. P. – 86 species of vascular plants were found in the studied territories along the Nizhni Novgorod highways. The role of the Asteraceae, Poaceae and Fabaceae families is increased in the taxonomic structure of grass, but that of Cyperaceae and Rosaceae is reduced. Among the ecologo-cenotical groups, meadow species make the grassy cover basis, but their participation diminishes at distances of 1 – 3 m from the road. Flowering meadow species were resolved in the composition of the herbaceous plants, which play an indispensable aesthetic role.

*Key words:* herbaceous plants, territories along highways, ecologo-coenotic groups.

### ВВЕДЕНИЕ

В настоящее время в условиях постоянного роста автомобилизации и увеличения площадей, занимаемых крупными автомагистралями, особая роль отводится озелененным территориям, прилегающим к ним. Наряду с древесными и кустарниковыми растениями травянистый покров также выполняет санитарно-гигиенические и эстетические функции в городских условиях, но значительно опережает их по занимаемой площади.

Состав и структура травянистого покрова территорий вдоль автомагистралей Нижнего Новгорода изучены недостаточно, что и является целью данной работы. Повышенный интерес к изучению травянистого покрова объясняется с точки зрения антропогенной трансформации растительного покрова в городских условиях, причем особое значение имеют эколого-ценотические группы видов.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Изучение травянистого покрова проводилось мониторинговым методом в сочетании с детальным исследованием опытных площадок в 2005 – 2010 гг. Согласно концепции города на двух берегах р. Оки (Заречье и Нагорье) с трехлучевыми радиально-полукольцевыми системами улиц (Бубнов, Орельская, 1986) в качестве объектов исследования были выбраны территории вдоль трех лучевых автомагистралей в заречной части Нижнего Новгорода: проспект Ленина, Московское шоссе и Сормовское шоссе, в нагорной части – проспект Гагарина. Две другие автомагистрали нагорной части не вошли в исследование, так как территории вдоль них не превышают 1.5 м и примыкают вплотную к застройке.

Методика исследования заключалась в заложении опытных площадок, каждая из которых представляла собой трансекту перпендикулярно автомагистралям площадью 75 м<sup>2</sup> (шириной 5 м и длиной 15 м). Учитывая наличие жилой застройки или дорог-дублеров, трансекты приняты длиной 15 м. В пределах трансект методом полного сплошного учета велось изучение видового состава травянистого покрова, т.е. совокупности всех травянистых растений, произрастающих на территории вдоль автомагистрали (Шкаринов, 2009).

При изучении травянистого покрова описание видового состава проводили с использованием площадочных методов учета растительности (Миркин, 2002) – в пределах трансект по мере приближения к автомагистралям были заложены пробные площадки размером 1 × 1 м в мае – июне в 3-кратной повторности. Всего было заложено 17 трансект и 340 пробных площадок в заречной части города и 7 трансект и 140 пробных площадок в нагорной части города. На каждой трансекте выявляли присутствующие виды растений, названия с некоторыми изменениями даны по сводке С. К. Черепанова (1995). В пределах каждой пробной площадки велось таксономическое описание (Корчагин, 1976). Эколого-ценотический анализ флоры осуществлен по системе А. Л. Бельгарда (1950) с учетом дополнений М. А. Альбицкой (1960).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В составе травянистого покрова изученных территорий вдоль крупных автомагистралей Нижнего Новгорода нами выявлено 86 сосудистых травянистых растений – представителей отдела покрытосеменных, которые входят в состав 23 семейств и 64 родов, среди которых значительно преобладают двудольные (79.1% видов). Однодольных растений оказалось 20.9% (табл. 1).

Соотношение однодольных и двудольных растений составило вдоль Сормовского шоссе 1:5, Московского шоссе и проспекта Ленина – 1:3, а вдоль проспекта Гагарина – 1:2, что объясняется ролью в формировании травостоя на обочинах автомагистралей представителей семейств *Roaceae*. Но в заречной части имеет место снижение доли однодольных растений, характерное для флор урбанизированных территорий (Березуцкий, 2000; Борисова, 2002).

Среди ведущих семейств в травостое модельных объектов выделяются семейства: *Asteraceae* (15 видов), *Roaceae* (15), *Fabaceae* (11), *Rosaceae* (7) и *Brassicaceae* (5) (табл. 2). На их долю вдоль автодорог приходится 61.6% от общего числа ви-

## ЭКОЛОГО-ЦЕНОТИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ТРАВЯНИСТОГО ПОКРОВА

дов, что значительно выше, чем во флоре города Нижнего Новгорода, – 37.7% (Мининзон, 2011). Повышенное участие в составе травостоя представителей данных семейств говорит об экстремальных условиях формирования растительных сообществ (Жуйкова, 2009).

**Таблица 1**

Количество таксонов травянистых растений вдоль автомагистралей  
и их доля в сводном травостое

Показатели	Сводная флора	Сормовское шоссе	Московское шоссе	Проспект Ленина	Проспект Гагарина
Число семейств	23	17	13	11	12
Число родов	64	37	40	34	27
Число видов	86	46	43	38	32
Двудольные	68 (79.1)	39 (84.8)	34 (79.1)	30 (78.9)	23 (74.2)
Однодольные	18 (20.9)	7 (15.2)	9 (20.9)	8 (21.1)	9 (25.8)

*Примечание.* В скобках – % от числа таксонов исследованного травянистого покрова.

Тип флоры территорий вдоль автомагистралей определяем как Fabaceae-тип (Хохряков, 2000), хотя таксономическая структура заречной части Нижнего Новгорода свидетельствует о Сурегасеae-типе флоры, а нагорная – о Rosaceae-типе (Мининзон, 2011).

**Таблица 2**

Крупнейшие по количеству видов семейства класса *Magnoliophyta*

Сводная флора придорожных территорий вдоль автомагистралей Нижнего Новгорода				Флора Нижнего Новгорода (Мининзон, 2011)			
№	Семейство	Число видов		№	Семейство	Число видов	
		Абс.	%			Абс.	%
1	Asteraceae	15	17.4	1	Asteraceae	186	11.9
2	Poaceae	15	17.4	2	Rosaceae	159	10.1
3	Fabaceae	11	12.8	3	Poaceae	109	6.9
4	Rosaceae	7	8.2	4	Fabaceae	72	4.6
5	Brassicaceae	5	5.8	5	Brassicaceae	66	4.2
6	Lamiaceae	3	3.4	6	Lamiaceae	57	3.6
7	Caryophyllaceae	3	3.4	7	Caryophyllaceae	52	3.3
8	Plantaginaceae	3	3.4	8	Scrophulariaceae	50	3.2
9	Apiaceae	2	2.3	9	Cyperaceae	44	2.8
10	Poligonaceae	2	2.3	10	Apiaceae	35	2.2
11	Scrophulariaceae	2	2.3	11	Poligonaceae	34	2.1
12	Cyperaceae	2	2.3	12	Campanulaceae	14	0.8
13	Campanulaceae	1	1.1	13	Geraniaceae	9	0.5
14	Geraniaceae	1	1.1	14	Plantaginaceae	6	0.3
15	Urticaceae	1	1.1	15	Urticaceae	2	0.1

Распределение исследованных видов по семействам Magnoliophyta показывает увеличение процентного содержания видов в семействе Asteraceae (17.4% вдоль автодорог по сравнению с 11.9% в Нижнем Новгороде), что, вероятно, связано с

большей адаптацией многих видов сложноцветных к произрастанию в городских условиях. Особенно увеличено процентное содержание видов в семействе Роасеае (17.4% по сравнению с 6.9%), которое занимает 2-е место вдоль автодорог. Кроме того, процентное содержание видов в семействе Фабацеае (12.8%) заметно превышает аналогичное во флоре города (4.6%). И, напротив, на придорожных территориях заметно снижена доля семейства Росацеае (8.2% по сравнению с флорой города 10.1%). Таким образом, доля участия данного семейства в видовом разнообразии снижается с увеличением антропогенной нагрузки (Жуйкова, 2009). Следует отметить, что вдоль автодорог несколько понижена доля семейства Сурегасеае (2.3% по сравнению с 2.8% во флоре города). Это семейство даже не вошло в число 10 ведущих семейств в травостое изучаемых объектов. Следовательно, наши данные подтверждают мнение о низкой приспособленности данного таксона к антропогенно нарушенным территориям (Березуцкий, 2000).

Можно отметить, что по количеству видов в составе травостоя значительно преобладают семейства Asteraceae, Роасеае и Фабацеае (50 – 70.9% от общего числа видов в присутствующих семействах). Довольно высоко число монотипных семейств (11.5 – 18.9%).

Учитывая преобладание представителей семейств Asteraceae, Роасеае и Фабацеае, на исследуемых территориях проведено изучение эколого-ценотических групп в составе травянистого покрова. Так, на модельных объектах отмечено преобладание видов-пратантов (табл. 3), что свидетельствует о сложении лугового растительного сообщества вдоль оживленных автомагистралей.

**Таблица 3**

Соотношение эколого-ценотических групп вдоль автомагистралей

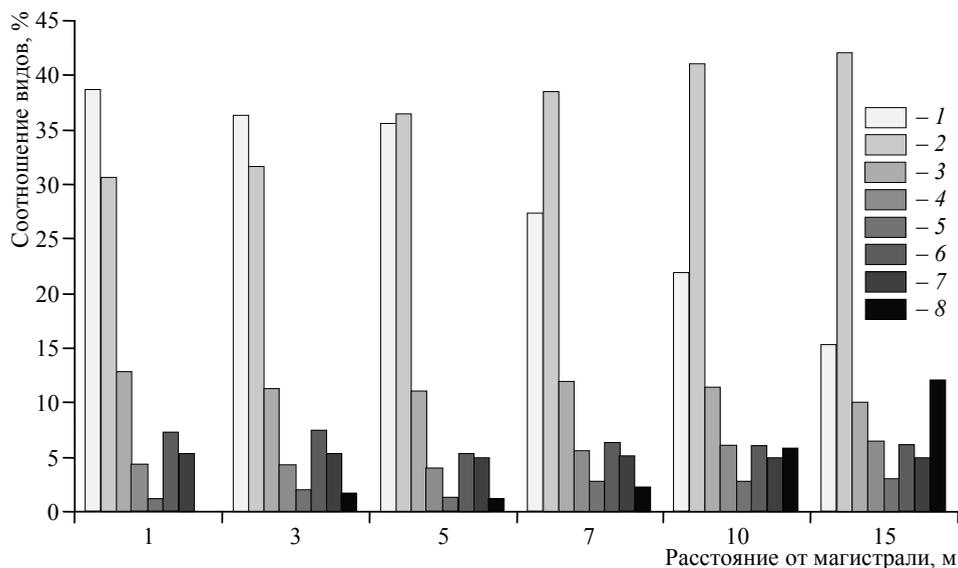
Цено-морфы	Заречная часть города						Нагорная часть города	
	Сормовское шоссе		Московское шоссе		Проспект Ленина		Проспект Гагарина	
	Число видов							
	Абс.	%	Абс.	%	Абс.	%	Абс.	%
Ru	11	23.7	14	32.6	14	36.8	7	21.9
Pr	17	36.7	14	32.6	12	31.6	12	37.5
PrRu	4	8.7	6	13.9	4	10.5	5	15.6
PrSl	3	6.8	2	4.6	2	5.3	0	0
Sl	2	4.4	0	0	0	0	2	6.3
SlRu	5	10.6	5	11.7	3	7.9	5	15.6
SlPr	3	6.8	1	2.3	2	5.3	1	3.1
St	1	2.3	1	2.3	1	2.6	0	0

*Примечание.* Ru – Рудеранты, Pr – Пратанты, PrRu – Пратанты-рудеранты, PrSl – Пратанты-сильванты, Sl – Сильванты, SlRu – Сильванты-рудеранты, SlPr – Сильванты-пратанты, St – Степанты.

Доля участия видов-рудерантов составляет 21.9 – 36.8%, показано наименьшее участие видов-степантов в травостое и преобладание видов-сильвантов в травостое вдоль проспекта Гагарина, что свидетельствует о влиянии прилегающего парка «Швейцария».

## ЭКОЛОГО-ЦЕНОТИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ТРАВЯНИСТОГО ПОКРОВА

Было отмечено, что по мере приближения к полотну автодорог и увеличения влияния автотранспортного комплекса эколого-ценотическая структура травостоя меняется (рисунок). На расстоянии 10 – 15 м от автомагистралей наблюдается полное преобладание пратантов (41.0 – 42.1%). Преобладают виды из семейства Poaceae: *Poa pratensis* L., *Bromopsis inermis* (Leys.) Hol., *Festuca rubra* L., *Dactylis glomerata* L., *Poa compressa* L., *Festuca arundinacea* Schreb., и представители семейства Asteraceae: *Taraxacum officinale* Webb ex Wigg, *Cichorium intybus* L., *Tanacetum vulgare* L., *Achillea millefolium* L., а также *Trifolium pratense* L. из семейства Fabaceae.



Соотношение ценоморф в травостое на территориях, разнудаленных от автомагистрали: 1 – рудеранты, 2 – пратанты, 3 – пратанты-рудеранты, 4 – пратанты-сильванты, 5 – сильванты, 6 – сильванты-рудеранты, 7 – сильванты-пратанты, 8 – степанты

На расстоянии 5 – 10 м участие пратантов несколько снижается (36.5 – 38.5%), но увеличивается роль рудерантов (27.3 – 35.6%) по сравнению с более удаленными участками (15.3 – 21.9%). Преобладают виды: *Plantago media* L., *Tussilago farfara* L. Также добавляются растения: *Arctium tomentosum* L., *Cirsium arvense* (L.) Scop., *Rumex confertus* Willd. Среди луговых выделяются следующие виды: *Poa pratensis* L., *Centaurea jacea* L., *Trifolium pratense* L., *Sanguisorba officinalis* L., *Geranium pratense* L., *Matricaria perforatum* Mert.

На расстоянии 1 – 5 м участие пратантов снижается до 30.6 – 31.6%, а доля рудеральных видов составляет 36.4 – 38.6%. В травостое доминируют *Capsella bursa-pastoris* (L.) Med., *Poligonum aviculare* L., *Geum urbanum* L., *Sonchus arvensis* L., *Atriplex patula* L.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Травянистый покров вдоль крупных автомагистралей Нижнего Новгорода является динамичным образованием. Формируется разнотравный покров из луговых растений с включением рудеральных видов – представителей особой жизненной стратегии, устойчивых к антропогенному воздействию. При этом рудеральные виды преобладают в непосредственной близости от автомагистралей в полосе до 5 м. Виды-пратанты в условиях произрастания вдоль автодорог составляют основу травянистого покрова и усиливают эстетическую роль изучаемых территорий.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Альбицкая М. А.* Основные закономерности формирования травяного покрова в искусственных лесах степной зоны УССР // Искусственные леса степной зоны Украины. Харьков : Изд-во Харьк. ун-та, 1960. С. 155 – 208.

*Бельгард А. Л.* Лесная растительность юго-востока УССР. Киев : Изд-во Киев. ун-та, 1950. 264 с.

*Березуцкий М. А.* Антропогенная трансформация флоры южной части Приволжской возвышенности : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Воронеж, 2000. 40 с.

*Борисова М. А.* Флора транспортных путей Ярославской области : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Саранск, 2002. 18 с.

*Бубнов Ю. Н., Орельская О. В.* Архитектура города Горького : Очерки истории 1917 – 1985. Горький : Волго-Вятское кн. изд-во, 1986. 191 с.

*Жуйкова Т. В.* Реакция ценопопуляций и травянистых сообществ на химическое загрязнение среды : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Екатеринбург, 2009. 40 с.

*Корчагин А. А.* Строение растительных сообществ // Полевая геоботаника. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1976. Т. 5. 320 с.

*Мининзон И. Л.* Флора Нижнего Новгорода. Н. Новгород, 2011. 120 с.

*Миркин Б. М., Наумова Л. Г., Соломещ А. И.* Современная наука о растительности : учебник. М. : Логос, 2002. 264 с.

*Хохряков А. П.* Таксономические спектры и их роль в сравнительной флористике // Бот. журн. 2000, Т. 85, № 5. С. 1 – 11.

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

*Шкаринов С. Л.* Введение в геоботанику : текст лекций. Ч. 1. География растений. 4-е изд. М. : Изд-во Моск. гос. ун-та леса, 2009. 24 с.

УДК 597.828:591.343

**ВЛИЯНИЕ КОЛЕБАНИЙ pH НА РАЗВИТИЕ, РОСТ  
И ПЛОДОВИТОСТЬ БОЛЬШОГО ПРУДОВИКА *LYMNAEA STAGNALIS* L.  
(LYMNAEIDAE, GASTROPODA)**

**А. С. Константинов<sup>1</sup>, В. А. Кузнецов<sup>2</sup>, Т. Н. Костоева<sup>1</sup>**

<sup>1</sup> *Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова  
Россия, 119234, Москва, Ленинские горы*

<sup>2</sup> *Мордовский государственный университет им. Н. П. Огарева  
Россия, 430005, Саранск, Ульянова, 26 б  
E-mail: zoomordovia@gmail.com*

Поступила в редакцию 22.02.13 г.

**Влияние колебаний pH на развитие, рост и плодовитость большого прудовика *Lymnaea stagnalis* L. (Lymnaeidae, Gastropoda).** – Константинов А. С., Кузнецов В. А., Костоева Т. Н. – Показано, что под влиянием перепадов pH в диапазоне 6.5 – 8.5 значительно ускоряется темп эмбрионального развития моллюска *Lymnaea stagnalis*, заметно снижается смертность зародышей. После выклева моллюсков возрастает их линейный и весовой рост, снижается вариабельность особей по длине и массе, уменьшается смертность особей. В оптимальных переменных режимах pH существенно возрастает плодовитость моллюсков.

*Ключевые слова:* *Lymnaea stagnalis*, смертность, темп роста, плодовитость, размер яиц, частота кладки яиц, устойчивость к стрессам.

**pH fluctuation influence on the embryo development, growth and egg production of *Lymnaea stagnalis* L. (Lymnaeidae, Gastropoda).** – Konstantinov A. S., Kuznetsov V. A., and Kostoeva T. N. – It is shown that the rate of embryonic development of *Lymnaea stagnalis* is considerably accelerated and the germ death rate is perceptibly reduced under the influence of pH differences within 6.5 – 8.5. The linear and weight growth of hatched mollusks sharply grow, the variability of individuals by length and weight reduces, and the death rate of individuals decreases. The egg production of the mollusks essentially grows in optimal varying pH regimes.

*Key words:* *Lymnaea stagnalis*, death rate, growth rate, egg production, egg size, egg laying frequency, stability to stress.

## **ВВЕДЕНИЕ**

В ряде работ было установлено, что периодическое отклонение температуры, pH, солёности и других факторов среды от оптимальных стационарных значений положительно отражается на морфофункциональных характеристиках коловраток (Константинов и др., 1995 а), ракообразных и моллюсков (Константинов и др., 2007), рыб (Константинов, 1988; Константинов, Мартынова, 1990; Константинов и др., 1995 б; Ruchin et al., 2002) и личинок амфибий (Константинов и др., 2000; Кузнецов, Ручин, 2001). Эти данные касались только постэмбрионального периода. В данной работе наблюдения проводились в более широком диапазоне онтогенеза – с начала эмбрионального развития до наступления половозрелости и отрождения нового поколения. В более обширном плане имелось в виду на новом материале проверить справедливость современных положений концепции экологического

оптимума (Константинов, 1993; Кузнецов, 2005). Несмотря на большой объем экспериментальных исследований, свидетельствующих о положительном влиянии колебаний факторов среды на жизнедеятельность организмов, в современной экологии превалирует концепция стационарного экологического оптимума. Согласно последней, для организмов оптимальны некоторые константные режимы, дестабилизация которых пессимизирует условия существования, поскольку требуются дополнительные энергозатраты на работу включающихся адаптивных механизмов (Шилов, 1985, 2001; Одум, 1986). Этот подход принимается и в учебной литературе. В современных учебниках по экологии в качестве оптимума рассматривается определенный диапазон значений экологических факторов, оказывающий наиболее благоприятное воздействие на организм. За пределами зоны оптимума лежат зоны угнетения, переходящие в критические точки, за которыми существование невозможно (Шилов, 2001). Мы подходим к представлению экологического оптимума с позиции, что живое исторически возникло из неживого не приспособительно, а применительно к нему – к среде, которая всегда астатична. Поэтому любая статичность – нарушение экологической нормы организмов, в частности, гидробионтов, ухудшающая условия их существования.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В качестве объекта исследования использовался большой прудовик *Lymnaea stagnalis* Linneus, 1758 (Gastropoda, Pulmonata, Basommatophora, Lymnaeidae), распространенный на всей территории России, обитатель прибрежной зоны стоячих или медленно текущих вод. Приступает к размножению при длине около 3 см и массе 1 г. Большой прудовик легко культивируется и поэтому часто служит объектом экологических, физиологических и биохимических исследований (Мещеряков, 1975; Plesch et al., 1970).

Нормальное развитие прудовика достаточно хорошо изучено, и в литературе приводится подробное описание различных стадий, их отличительных признаков (Ubbels, 1968; Verdonk, 1968; Cumin, 1972). Обобщающей работой в этой области является сводка В. Н. Мещерякова (1975).

Исследовалось влияние на развитие, рост и размножение *L. stagnalis* L. периодических отклонений рН воды от оптимальных стационарных значений. Исследование эмбрионального развития прудовика велось по методике В. Н. Мещерякова (1975). Прудовиков выращивали в небольших аквариумах на протяжении 90 суток с момента выклева из яиц. В одном из аквариумов моллюски содержались при оптимальном значении рН = 7.5 воды, установленном в предварительных опытах. В других аквариумах моллюски испытывали перепады кислотности воды в пределах 7.0 – 8.0, 6.5 – 8.5, 6.0 – 9.0 и 5.5 – 9.5 (ежесуточная одномоментная смена ее во всех аквариумах). Температура воды в аквариумах поддерживалась на уровне 25°C при помощи терморегуляторов типа «АНА» с точностью 0.1°C. Освещение создавали люминесцентными лампами белого света (ЛБ-20, ЛБ-40), равноудаленными от аквариумов. Фотопериод составлял 12С:12Т. Молодь помещали в 10-литровые аквариумы при плотности посадки не более 0.5 особей на 1 литр воды. Кормили измельченной сушеной крапивой, морковью, капустой, листьями салата и в каче-

стве минеральных частиц добавляли небольшое количество песка (Storey, 1970). Все факторы, кроме исследуемых, в каждой серии опытов были идентичны.

Измерения длины и массы подопытных особей проводили каждые 15 дней с начала опыта. Мелких моллюсков измеряли под биноклем МБС-2 (точность 0.01 мм), крупных – с помощью штангенциркуля (точность 0.1 мм). Для взвешивания использовали торсионные весы типа ВТ-5000 (точность 0.1 мг). За массу моллюсков принимали общий (тотальный) вес, включающий вес мягкого тела, раковины и воды в мантийной полости.

Параллельно с ростовыми экспериментами проводили исследования по плодовитости моллюска. Определяли время наступления половой зрелости, частоту откладки синкапсул, их общее количество в течение опытов, размеры синкапсул, число в них яиц, размеры последних (длина, ширина). Измерения синкапсул и яиц проводили под биноклем МБС-1. Размер яиц определяли по внутренней оболочке.

Статистическая обработка цифрового материала проведена по стандартной схеме с использованием критерия Стьюдента (Лакин, 1990).

### РЕЗУЛЬТАТЫ

Полученные данные (табл. 1) показали, что ежесуточные перепады pH на 0.5, 1.0 и 1.5 статистически достоверно ускоряют темп эмбрионального развития *L. stagnalis* L. В режиме 7.0 – 8.0 pH он возрастал примерно на 8.8% по сравнению с константным оптимальным значением pH = 7.5. Приблизительно на столько же он возрастал при увеличении амплитуды колебаний до 1.0 и 1.5 pH. Когда амплитуда колебаний pH достигала 2.0 единиц, темп развития становился несколько меньшим, чем при оптимальном стационарном оптимуме.

Таблица 1

Темп эмбрионального развития *Lymnaea stagnalis* L. в оптимальном стационарном (7.5) и переменных режимах pH

Стадии развития		Величина pH, ед.				
Номер	Стадия, по Мещерякову (1975)	7.5	7.0:8.0	6.5:8.5	6.0:9.0	5.5:9.5
		Время достижения стадии, ч				
1	2	3	4	5	6	7
2	2 бластомера	00	00	00	00	00
18	Поздняя гастрюла	36.10±0.31	35.65±0.42	35.90±0.43	37.30±0.84	44.10±1.04***
19	Ранняя трохофора	42.20±0.66	41.10±0.75	41.90±0.92	43.10±0.97	50.50±1.04***
20	Средняя трохофора	54.10±0.92	51.20±0.98*	52.20±0.96	55.40±1.31	72.80±1.26***
21	Поздняя трохофора	71.70±0.79	66.60±0.56***	67.20±0.73***	72.40±1.00	91.10±1.19***
22	Ранний велигер	75.70±0.72	69.80±0.61***	69.70±0.90***	75.20±0.90	99.30±1.55***
23/1	Средний велигер	80.50±0.72	73.50±0.85***	72.70±0.72***	79.10±0.80	110.60±1.41***
23/2		84.10±0.80	77.20±0.71***	76.30±0.94***	83.10±0.92	116.30±0.97***
24/1	Поздний велигер	104.80±1.99	91.60±1.45***	91.00±1.26***	99.60±2.14	135.30±1.81***
24/2		111.00±1.55	99.20±1.74***	97.90±1.64***	107.30±2.75	142.10±1.80***
25	Великонха	167.20±1.45	140.70±1.54***	132.80±1.08***	158.10±1.78***	182.90±1.59***
26	Переход на ножное движение	186.80±2.33	159.20±1.62***	153.90±1.88***	167.90±2.25***	204.00±2.14***
27		211.60±3.40	188.50±1.53***	180.00±2.33***	195.20±2.63***	231.20±2.97***
28		234.10±1.25	214.30±1.76***	210.20±1.87***	218.00±1.72***	250.90±1.80***

Окончание табл. 1

1	2	3	4	5	6	7
29	Стадия выплупления	260.80±1.81	237.90±1.59***	233.30±1.25***	238.10±1.72***	281.40±3.56***
Ускорение по отношению к контролю в конце опыта, %		–	8.8	10.7	8.8	-7.7

Примечание. Разница статистически достоверна между контролем (рН = 7.5) и опытом при: \*  $P < 0.05$ , \*\*  $P < 0.01$ , \*\*\*  $P < 0.001$ .

Ускорение эмбриогенеза становится заметным в режиме 7.0 – 8.0 рН через двое суток после начала опыта – со стадии средней трохофоры (20-я стадия). До стадии раннего велигера (22-я стадия) этот режим был наиболее благоприятен для развития яиц, после чего наибольший ускоряющий эффект наблюдался в режиме 6.5 – 8.5 ед. Более сложная зависимость оказалась в режиме 6.0 – 9.0 ед. До стадии раннего велигера эти колебания чуть замедлили скорость развития (разница статистически недостоверна), после чего темп эмбриогенеза возрастал и превышал наблюдавшийся в стационарном режиме ( $p < 0.001$ ). Колебания рН в пределах 5.5 – 9.5 негативно влияли на темп развития, и выклев молоди происходил на сутки позже, чем в стационарном режиме ( $p < 0.001$ ).

При оптимальном стационарном режиме и колебаниях рН в режимах 7.0 – 8.0 и 6.5 – 8.5 ед. развитие яиц происходило довольно синхронно, и период выклева молоди занимал не более полусуток. При расширении диапазона колебаний рН до 6.0 – 9.0 и 5.5 – 9.5 ед. период выклева увеличился соответственно до 1.6 и 3.1 сут.

По длине и массе молодь, выклевывающаяся в различных колебательных режимах рН, заметно отличалась от контрольной (табл. 2). При амплитуде 0.5, 1.0 и 1.5 ед. рН она по длине превосходила ее соответственно на 16.0, 20.0 и 1.4%, по массе – на 7.6, 12.0 и 3.0%.

Таблица 2

Линейный и весовой рост *Lymnaea stagnalis* L. в оптимальном стационарном (7.5) и переменных режимах рН ( $N$  – число особей,  $CV$  – коэффициент вариации)

рН, ед.	Возраст, сут.	$N$	Длина, мм	$CV$ длины	Отн. прирост, %	$N$	Масса, мг	$CV$ массы	Отн. привес, %
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
7.5	0	30	1.42±0.05	18	–	30	0.474±0.006	7	–
	15	27	6.2±0.2	19	–	27	16.7±1.3	42	–
	30	25	10.4±0.3	16	–	25	89.4±6.3	35	–
	45	22	18.3±0.5	12	–	22	323.5±21.2	31	–
	60	22	21.8±0.7	15	–	22	608.8±34.1	26	–
	75	21	28.8±0.6	10	–	21	1488.8±70.0	22	–
7.0:8.0	0	30	1.65±0.04***	13	–	30	0.510±0.005***	5	–
	15	29	7.1±0.2**	18	–	29	24.3±1.6***	35	–
	30	27	12.7±0.4**	15	–	27	120.6±6.6***	29	–
	45	26	21.5±0.4***	10	–	26	452.6±16.3***	18	–
	60	26	25.6±0.4***	9	–	26	866.8±23.7***	14	–
	75	26	32.4±0.4***	7	16.1	26	2058.1±55.3***	14	39.3
	90	25	35.8±0.4***	5	–	25	2876.4±58.3***	10	–

Окончание табл. 2

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
6.5:8.5	0	30	1.71±0.04***	13	–	30	0.530±0.003***	3	–
	15	29	6.8±0.3	20	–	29	23.4±1.7**	29	–
	30	28	12.1±0.4**	17	–	28	112.3±7.4*	28	–
	45	26	19.9±0.4***	10	–	26	417.2±15.8***	26	–
	60	26	24.8±0.5***	10	–	26	791.4±27.9***	26	–
	75	25	31.6±0.5***	8	12.5	25	1920.0±63.5***	25	36.6
6.0:9.0	0	30	1.44±0.05	20	–	30	0.487±0.008	9	–
	15	26	6.1±0.3	23	–	26	16.3±1.6	49	–
	30	24	10.9±0.4	16	–	24	90.0±7.5	41	–
	45	21	18.7±0.5	11	–	21	351.5±16.1	21	–
	60	21	22.1±0.7	15	–	21	676.6±30.8	21	–
	75	20	29.6±0.6	9	6.7	20	1623.0±58.0	16	11.7
	90	19	32.5±0.2*	3	–	19	2305.8±82.7**	16	–

Примечание. Разница статистически достоверна при: \*  $P < 0.05$ , \*\*  $P < 0.01$ , \*\*\*  $P < 0.001$ .

При этом в группе подопытных особей снижалась смертность. В контроле за время опыта отход моллюсков достигал 30.0%, в режимах 7.0 – 8.0 и 6.5 – 8.5 – 17.0%. Когда амплитуда колебаний pH возрастала до 1.5 и 2.0 ед., смертность зародышей становилась большей, чем в контроле.

После выклева из яиц прудовики в благоприятных колебательных режимах росли лучше контрольных (см. табл. 2). В режимах 7.0 – 8.0, 6.5 – 8.5 и 6.0 – 9.0 они обгоняли по длине контрольных особей соответственно на 15.0, 13.0 и 4.0%. Еще значительнее был эффект ускорения по массе: соответственно на 39.0, 37.0 и 12.0%. Как видно из полученных данных (см. табл. 2), соотношение между массой (объемом) и длиной моллюсков в процессе их роста несколько меняется, т.е. изменяется их форма.

В наших опытах опережающий рост прудовика в колебательных режимах pH сопровождался значительным увеличением частоты откладки синкапсул, увеличением их размеров, числа яиц в каждой (табл. 3) и укрупнением находящихся в них яиц (табл. 4). Количество отложенных синкапсул в режимах 7.0 – 8.0, 6.5 – 8.5 и 6.0 – 9.0 превышало наблюдающуюся в контроле соответственно в 3.0, 2.9 и 1.8 раза.

Таблица 3

Некоторые показатели плодовитости *Lymnaea stagnalis* L. в оптимальном стационарном и переменных режимах pH

Величина pH, ед.	Исследовано особей	Число синкапсул	Размер синкапсул		Число яиц в синкапсуле
			длина, мм	ширина, мм	
7.5	21	68	20.62±0.77	3.29±0.06	55.24±2.61
7.0 : 8.0	25	208	25.84±0.44***	3.62±0.03***	70.13±1.35***
6.5 : 8.5	25	196	24.62±0.46***	3.56±0.03***	71.81±1.84***
6.0 : 9.0	19	124	21.45±0.47	3.40±0.04	60.05±2.02

Примечание. \*\*\* Разница статистически достоверна при  $P < 0.001$ .

По сравнению с контролем длина синкапсул в режимах 7.0 – 8.0 и 6.5 – 8.5 возрастала в 1.25 и 1.19, ширина – в 1.10 и 1.08 раз ( $p < 0.05$ ). В режиме 6.0 – 9.0 ед. сравниваемые параметры статистически не отличались от контрольных величин. Число яиц в синкапсулах в режимах 7.0 – 8.0, 6.5 – 8.5 превышало наблюдаемое в контроле в 1.39 и 1.31 раз. В режиме 6.0 – 9.0 ед. все перечисленные параметры статистически не отличались от наблюдаемых в контроле.

**Таблица 4**

Размеры яиц *Lymnaea stagnalis* L. в оптимальном стационарном и переменных режимах рН

Размеры яиц, мм	рН							
	7.5		7.0 – 8.0		6.5 – 8.5		6.0 – 9.0	
	$X \pm s_x$	Cv	$X \pm s_x$	Cv	$X \pm s_x$	Cv	$X \pm s_x$	Cv
Длина	1.29±0.01	4.12	1.38±0.01***	5.96	1.33±0.01**	5.46	1.32±0.01**	5.66
Ширина	1.01±0.01	2.72	1.05±0.01***	3.40	1.05±0.01***	3.60	1.02±0.01**	3.65

*Примечание.* Разница статистически достоверна при: \*\*  $P < 0.01$ ; \*\*\*  $P < 0.001$ .

Учитывая увеличение числа яиц в синкапсулах и частоту последних, общее число яиц, продуцируемых прудовиком за время опыта, возрастало в режимах 7.0 – 8.0 и 6.5 – 8.5 по сравнению с контролем соответственно в 4.1 и 3.8 раза. В режиме 6.0 – 9.0 ед. оно слегка превосходило наблюдаемое в контроле. Следует не забывать и то, что яйца в астатичных режимах заметно крупнее, чем в контроле.

## ОБСУЖДЕНИЕ

Полученные в наших исследованиях результаты хорошо укладываются в общую схему представлений о действии небольших периодических отклонений факторов среды на жизнедеятельность пойкилотермных организмов. Впервые стимулирующее действие переменных температур было показано для насекомых. Ряд исследователей отметили, что при колеблющихся температурах происходит ускорение развития насекомых по сравнению с константными оптимальными температурами (Лозина-Лозинский, 1941; Peairs, 1927; Ludwig, 1928; Parker, 1930; Hagstrum D., Hagstrum W., 1970). Положительное влияние осцилляции температуры установлено и для различных групп беспозвоночных гидробионтов: инфузорий (Заар, Тополовский, 1976); ракообразных (Галковская, Сушеня, 1978; Сарвино, 1983; Khan, 1965) и коловраток (Константинов и др., 1995 б).

Ряд экспериментальных исследований, проведенных на рыбах и личинках амфибий, также свидетельствует об ускорении развития, оптимизации роста, энергетике и улучшении физиологического состояния животных при периодических изменениях температуры, рН, солёности, содержания кислорода в воде и освещённости (Константинов, 1988, 1993; Константинов и др., 1995 б, 2000; Ручин и др., 2002 а, б).

Очевидно, что не всякая астатичность абиотических факторов благоприятна для жизнедеятельности гидробионтов. Результаты наших исследований показывают, что оптимизация роста и развития, энергетике гидробионтов наблюдается при

колебаниях факторов среды в пределах экологической нормы, которая является видоспецифичной, а также зависит от возраста и физиологического состояния организма. При этом диапазон оптимальных изменений факторов среды соответствует естественному фону колебаний данных факторов. Так, при исследовании гидрион-режима естественных водоёмов, из которых мы отбирали моллюсков для проведения экспериментов, диапазон изменений pH не выходил за пределы 1.0 – 1.5 ед./сут. Именно такие принудительные колебания фактора, как правило, являлись наиболее оптимальными для роста и развития прудовика большого. Характерно снижение коэффициентов вариации особей в колебательных режимах pH. Как показал Г. Д. Поляков (1975), уменьшение вариабельности особей говорит об улучшении условий их существования. Колебания pH не только оптимизировали развитие, рост и жизнестойкость прудовика, но и существенно повышали их плодовитость. Известно, что плодовитость беспозвоночных тесно коррелирует с размерами тела и массой животных. В частности, установлено возрастание числа зародышей при увеличении размеров раковины моллюсков (Матвеева, 1948). В работе О. В. Левиной (1973) приводятся данные о повышении плодовитости *L. stagnalis* L. по мере увеличения размеров моллюсков. Суммируя данные о влиянии колебаний pH на рост и развитие прудовика, можно с уверенностью говорить, что они оптимизируют эти процессы как во время эмбрионального развития, так и после него. Подтверждается концепция положительного воздействия астатичности среды на животных, а статичность среды в любом ее выражении неблагоприятна для них.

Учитывая снижение смертности моллюсков и повышение их плодовитости в благоприятных переменных режимах pH, можно говорить о чрезвычайно огромном популяционном эффекте колебаний pH. Это, в частности, следует иметь в виду при разведении большого прудовика для различных целей.

Те же результаты получены и для других групп гидробионтов (Галковская, Сушня, 1978; Константинов и др., 1995 б, 2000; Кузнецов, Ручин, 2001). Сходная закономерность прослеживалась и в отношении температуры и освещённости (Кузнецов, Ручин, 2001; Константинов и др., 2003). Большие перепады фактора или увеличение периода его колебаний свыше суток уменьшали оптимизационный эффект, а в некоторых случаях оказывали ингибирующее действие на функционирование гидробионтов. Еще лучшие результаты получены при культивировании пойкилотермных гидробионтов в градиентных условиях, когда сами организмы в зависимости от своего физиологического состояния могли выбирать те или иные значения факторов среды (Константинов и др., 1995 б). По-видимому, биологический смысл астатичности условий обитания гидробионтов заключается в обеспечении неравновесия организма со средой, заставляющего организм постоянно подстраиваться под изменяющиеся условия за счет работы адаптационных механизмов. Небольшие изменения параметров среды обеспечивают в естественных условиях необходимые физиологические нагрузки, которые и оказывают стимулирующее воздействие на все жизненные процессы в организме.

Сходный отклик организмов на колебания различных факторов указывает на неспецифический характер ответа, не зависящий от природы воздействия фактора. Согласно концепции Э. С. Бауэра (1935), поддержание неравновесия со средой

требует от организма дополнительных энергетических затрат, которые сопровождаются гиперкомпенсацией и приводят к избыточному анаболизму. О наличии фазы сверхвосстановления свидетельствует и ряд исследований, рассматривающих адаптивный отклик организма в ответ на несильные раздражители (Яковлев, 1986; Запруднова, 2003). В работах Р. А. Запрудновой (2003) отмечается, что энергия повышенных ионных концентрационных градиентов на клеточной мембране, создающихся вследствие регуляторных процессов при адаптациях, обеспечивает повышение устойчивости организма и избыточных анаболических процессов. Таким образом, необходимость постоянного приспособления к изменяющимся условиям среды требует от организма дополнительной работы, которая благодаря гиперкомпенсации затрат сопровождается ускорением роста и развития, а также приводит к повышению плодовитости и устойчивости к действию неблагоприятных факторов. Именно в этом плане возможна трактовка результатов наших исследований и литературных данных, касающихся влияния колебаний факторов среды на живые организмы.

### ВЫВОДЫ

1. Небольшие периодические отклонения рН от оптимальных стационарных значений ускоряют темп эмбрионального развития большого прудовика, снижают смертность зародышей, повышают их размеры.

2. В постэмбриональном развитии наблюдаются те же закономерности: ускоряется линейный и весовой рост особей, снижается их смертность. Параллельно этому раньше достигается половозрелость моллюсков, снижается их варибельность по длине и массе.

3. В благоприятных переменных режимах рН моллюски чаще откладывают яйца, причем в большем количестве и большего размера. Вследствие снижения смертности особей и увеличения их индивидуальной плодовитости под влиянием толерантных колебаний рН возрастает популяционный эффект размножения моллюсков.

4. Ни в каких стационарных режимах рН не достигаются те положительные показатели развития, роста, выживаемости и плодовитости моллюсков, какие наблюдаются в благоприятных колебательных режимах рН. Полученные данные подтверждают новую концепцию экологического оптимума, согласно которой только в колебательных режимах абиотических факторов обеспечиваются наилучшие условия существования организмов.

*Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 04-04-48463а).*

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бауэр Э. С. Теоретическая биология. М. ; Л. : Изд-во Всесоюз. ин-та экспериментальной медицины, 1935. 206 с.

Галковская Г. А., Суцень Л. М. Рост водных животных при переменных температурах. Минск : Наука и техника, 1978. 128 с.

## ВЛИЯНИЕ КОЛЕБАНИЙ pH НА РАЗВИТИЕ, РОСТ И ПЛОДОВИТОСТЬ ПРУДОВИКА

- Заар Э. И., Тополовский В. А. Роль переменных температур в размножении эвритермных организмов // Проблемы космической биологии. М. : Наука, 1976. Т. 32. С. 126 – 132.
- Запруднов Р. А. Обмен и регуляция катионов у пресноводных рыб при стрессе : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Борок, 2003. 23 с.
- Константинов А. С. Рост молоди рыб в постоянных и переменных кислородных условиях // Вест. МГУ. Сер. 16, Биология. 1988. С. 3 – 7.
- Константинов А. С. Влияние колебаний температуры на рост, энергетику и физиологическое состояние молоди рыб // Изв. РАН. Сер. биол. 1993. № 1. С. 55 – 63.
- Константинов А. С., Мартынова В. В. Влияние колебаний солености на рост молоди рыб // Вопр. ихтиологии. 1990. Т. 30, вып. 6. С. 1004 – 1011.
- Константинов А. С., Тагирова Н. А., Степаненко В. М., Соловьева Е. А. Влияние колебаний некоторых абиотических факторов на рост, размножение и энергетику коловратки *Euchlanis dilatata* Ehrenberg // Гидробиол. журн. 1995 а. № 6. С. 25 – 29.
- Константинов А. С., Вечканов В. С., Кузнецов В. А. Влияние колебаний концентрации водородных ионов на рост молоди рыб // Вопр. ихтиологии. 1995 б. Т. 35, вып. 1. С. 120 – 125.
- Константинов А. С., Вечканов В. С., Кузнецов В. А., Ручин А. Б. Астатичность абиотической среды как условие оптимизации роста и развития личинок травяной лягушки // Докл. РАН. 2000. Т. 371, № 4. С. 559 – 562.
- Константинов А. С., Пушкарь В. Я., Аверьянова О. В. Влияние колебаний абиотических факторов на метаболизм некоторых гидробионтов // Изв. РАН. Сер. биол. 2003. № 6. С. 728 – 734.
- Константинов А. С., Кузнецов В. А., Костоева Т. Н. Влияние колебаний солености воды на рост, размножение и плодовитость большого прудовика *Limnaea stagnalis* L. // Успехи современной биологии. 2007. Т. 127, № 3. С. 316 – 321.
- Кузнецов В. А. Астатичность факторов среды как экологический оптимум для гидробионтов: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Саратов, 2005. 42 с.
- Кузнецов В. А., Ручин А. Б. Влияние колебаний pH и освещенности на рост и развитие озерной лягушки *Rana ridibunda* // Зоол. журн. 2001. Т. 80, № 10. С. 1246 – 1251.
- Лакин Г. Ф. Биометрия. М. : Высш. шк., 1990. 293 с.
- Левина О. В. Плодовитость пресноводных моллюсков *Limnaea stagnalis* и *Radix ovata* // Зоол. журн. 1973. Т. ЛП, вып. 5. С. 676 – 684.
- Лозина-Лозинский Л. К. Экология хлопковой совки. Опыт экологической монографии вида / Естеств.-науч. ин-т им. П. Ф. Лесгафта. Л., 1941. 750 с.
- Матвеева Т. А. Биология *Mytilus edulis* L. Восточного Мурмана // Тр. Мурманск. биол. ст. 1948. Т. 1. С. 215 – 241.
- Мещеряков В. Н. Прудовик *Limnaea stagnalis* L. // Объекты биологии развития. М. : Наука, 1975. С. 53 – 94.
- Одум Ю. Экология : в 2 т. М. : Мир, 1986. Т. 1. 293 с.
- Поляков Г. Д. Экологические закономерности популяционной изменчивости рыб. М. : Наука, 1975. 157 с.
- Ручин А. Б., Вечканов В. С., Кузнецов В. А. Влияние фотопериода на рост и интенсивность питания молоди некоторых видов рыб // Гидробиол. журн. 2002 а. Т. 38, № 2. С. 29 – 34.
- Ручин А. Б., Вечканов В. С., Кузнецов В. А. Рост и интенсивность питания молоди карпа *Cyprinus carpio* при различном постоянном и переменном монохроматическом освещении // Вопр. ихтиологии. 2002 б. Т. 42, № 2. С. 236 – 241.
- Сарвио В. С. Экологическая оценка влияния термических колебаний на параметры роста бокоплава *Gammarus lacustris* SARS // Гидробиол. журн. 1983. № 4. С. 71 – 73.
- Шилов И. А. Физиологическая экология животных. М. : Высш. шк., 1985. 328 с.

- Шилов И. А. Экология. М. : Высш. шк., 2001. 512 с.
- Яковлев Н. Н. Живое и среда. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1986. 175 с.
- Cumin R. Normentafel zur Organogenese von *Lymnaea stagnalis* (Gastropoda, Pulmonata) mit besonderer Berücksichtigung der Mitteldarmdrüse // Revue Suisse de Zoologie. 1972. T. 79, № 2. P. 709 – 774.
- Hagstrum D. W., Hagstrum W. R. A simple device for producing temperatures with an evaluation of the ecological significance of the fluctuating temperatures // Annals of the Entomol. Soc. Amer. 1970. Vol. 63, № 5. P. 1385 – 1389.
- Khan M. F. The effect of constant and varying temperatures on the development of *Acanthocyclops viridis* (Jurine) // Proc. of the Royal Irish Academy. Section B: Biological, Geological, and Chemical Science. 1965. Vol. 64. P. 117 – 130.
- Ludwig D. The effect of temperature on the development of an insect (*Popillie japonica* Newn.) // Physiological Zoology. 1928. Vol. 6. P. 493 – 508.
- Parker J. R. Some effects of temperature and moisture upon *Melanophys mexicanus* and *Cannula pellicida* Scudder. (Orthoptera) // Bull. Montana Agriculture Experiment Station. 1930. № 223. P. 1 – 132.
- Peairs L. M. Some phases of the relation of temperature to the development of insects // Bull. of West Virginia Agricultural Experimental Station. 1927. № 208. P. 22 – 34.
- Plesch B., Jong-Brink M. de, Boer H. H. Histological and histochemical observations on the reproductive tract of the hermaphrodite pond snail *Lymnaea stagnalis* L. // Netherl. J. Zool. 1970. Vol. 21, iss. 2. P. 180 – 201.
- Ruchin A. B., Vechkanov V. S., Kuznetsov V. A. Growth and feeding intensity of young carp *Cyprinus carpio* under different constant and variable monochromatic illuminations // J. of Ichtiology. 2002. Vol. 42. P. 191 – 196.
- Storey R. The importance of mineral particles in the diet of *Lymnaea pereger* (Muller) // J. of Conchology. 1970. Vol. 27. P. 191 – 195.
- Ubbels G. A. A cytochemical study of oogenesis of the pond snail *Lymnaea stagnalis* : Ph. D. thesis / Utrecht University. Utrecht, 1968. 23 p.
- Verdonk N. H. The determination of bilateral symmetry in the head region of *Lymnaea stagnalis* // Acta Embryol. et Morphol. Exper. 1968. Vol. 10. P. 211 – 227.

**СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ  
БАКТЕРИОПЛАНКТОНА РЕК, ПРОТЕКАЮЩИХ  
ЧЕРЕЗ БОЛЬШОЙ ГОРОД (г. ЧЕРЕПОВЕЦ, ВЕРХНЯЯ ВОЛГА)**

**А. И. Копылов<sup>1</sup>, Т. В. Иевлева<sup>2</sup>, А. В. Романенко<sup>1</sup>, Е. А. Заботкина<sup>1</sup>**

<sup>1</sup> *Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН  
Россия, 1525742, Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок*

<sup>2</sup> *Череповецкий государственный университет  
Россия, 162612, Вологодская обл., Череповец, Гоголя, 5  
E-mail: kopylov@ibiw.yaroslavl.ru*

Поступила в редакцию 19.07.13 г.

**Структурно-функциональные характеристики бактериопланктона рек, протекающих через большой город (г. Череповец, Верхняя Волга).** – Копылов А. И., Иевлева Т. В., Романенко А. В., Заботкина Е. А. – В течение апреля – октября 2009 – 2011 гг. были изучены структурно-функциональные особенности бактериопланктона двух малых рек и р. Шексна, протекающих через крупный промышленный г. Череповец. Численность и биомасса планктонных бактерий в малых реках в среднем за три года составили соответственно 18.7 – 18.8 млн кл/мл и 3.5 – 4.9 г/м<sup>3</sup>, в прибрежной зоне р. Шексна – 15.8 млн кл/мл и 2.2 г/м<sup>3</sup>. Продукция бактериопланктона в малых водотоках превышала таковую в р. Шексна в 1.8 – 2.2 раза. В малых загрязненных водотоках возрастает вклад бактериальных нитей в формирование общей биомассы и продукции бактериопланктона.

*Ключевые слова:* бактериопланктон, биомасса, численность, продукция, сезонная динамика.

**Structural and functional characteristics of the bacterioplankton of rivers flowing through a large city (the city of Cherepovets, the Upper Volga region).** – Kopylov A. I., Ievleva T. V., Romanenko A. V., and Zabortkina E. A. – The structural and functional properties of the bacterioplankton in two small rivers and the Sheksna River that run through the big industrial city of Cherepovets were studied during April – October, 2009 – 2011. The three-year average numbers and biomass of planktonic bacteria in the small rivers were 18.7 – 18.8 mln cells/ml and 3.5 – 4.9 g/m<sup>3</sup>, respectively; these values in the Sheksna River's littoral zone were 15.8 mln cells/ml and 2.2 g/m<sup>3</sup>. The bacterioplankton production in the small water courses exceeded that in the Sheksna River by 1.8 – 2.2 times. The contribution of bacterial filaments to the total biomass and the total bacterioplankton production increases in small polluted rivers.

*Key words:* bacterioplankton, biomass, numbers, organic production, seasonal dynamics.

## **ВВЕДЕНИЕ**

В регионе Верхней Волги одними из наиболее загрязненных водных объектов являются малые реки, протекающие в пределах крупных промышленных городов (Экологические проблемы Верхней Волги, 2001; Копылов и др., 2006). В их число входят водотоки в черте крупного промышленного центра г. Череповец. Эти реки испытывают многолетнее воздействие коммунальных и промышленных сточных вод. Результаты предыдущих гидробиологических исследований свидетельствовали об избыточном количестве поступающих в воду этих рек разнообразных органических соединений и о негативных изменениях в структуре и функционировании

планктонных и бентосных сообществ (Влияние стоков..., 1990; Дзюбан, Крылова, 2000). В то же время исследования особенностей структуры, сезонных изменений количества и продукции гетеротрофного бактериопланктона, активно участвующего в деструкции органического вещества, значительно загрязненных малых рек не проводилось.

Цель работы – оценить состояние планктонных бактериальных сообществ в двух малых реках и более крупной р. Шексна, протекающих в черте г. Череповец.

Задачи исследования:

выяснить сезонную динамику общей численности, биомассы и продукции бактериопланктона;

определить удельную скорость роста и продукцию разных групп бактериопланктона (одиночные и агрегированные бактерии, нити);

оценить вклад разных групп бактерий в общую численность, биомассу и продукцию бактериопланктона;

на основе полученных результатов оценить экологическое состояние исследованных водотоков.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводили в апреле – октябре 2009, 2010, 2011 гг. на трех станциях: в малой р. Серовка, в малой р. Ягорба, в которую впадает р. Серовка; на прибрежной станции крупной р. Шексна, в нее впадает р. Ягорба. Глубина станций составляла 1 м. Сразу после отбора пробу воды фиксировали глутаральдегидом до конечной концентрации 2%, хранили в темноте при температуре 4°C.

Количество гетеротрофных бактерий определяли методом эпифлуоресцентной микроскопии с использованием красителя DAPI и черных ядерных фильтров с диаметром пор 0.2 мкм (Nucleopore) (Porter, Feig, 1980). Препараты просматривали при увеличении 1000 раз под эпифлуоресцентным микроскопом Olympus BX51 (Япония) с системой анализа изображений. Определяли численность и биомассу разных групп бактерий: одиночные, агрегированные бактерии (бактерии, ассоциированные с частицами детрита и находящиеся в составе микроколоний), нити. Содержание органического углерода в сырой биомассе бактерий рассчитывали согласно уравнению, связывающему объем клетки ( $V$ , мкм<sup>3</sup>) и содержание углерода в клетке (Norland, 1993). Для расчета рациона гетеротрофных бактерий принимали коэффициент использования потребленной пищи на рост ( $K_2$ ), равный 0.3 (Романенко, 1985).

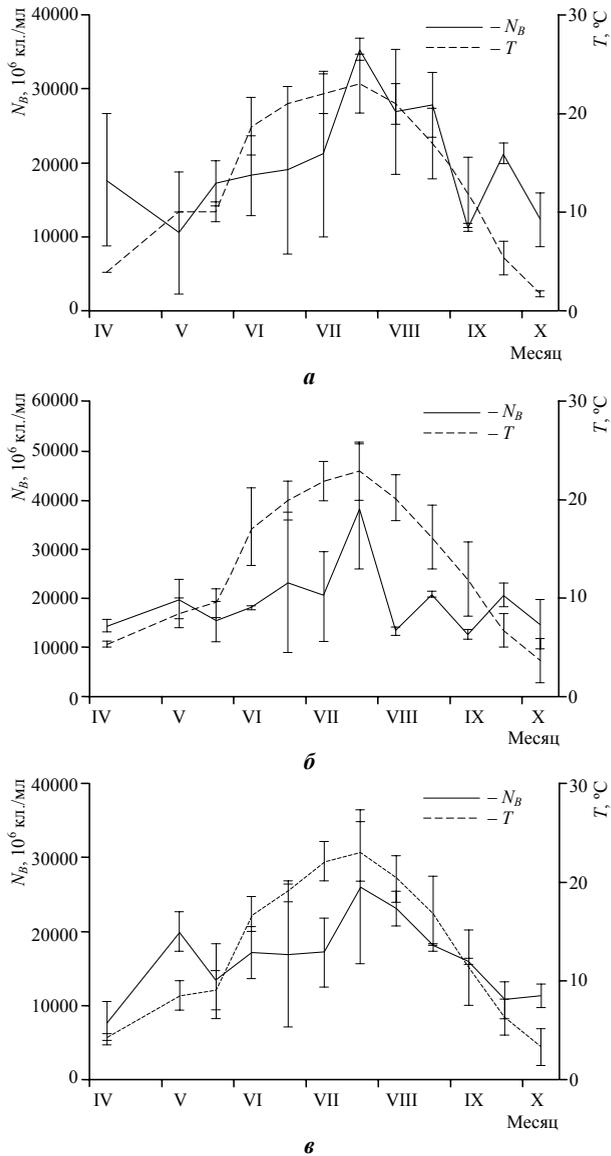
Удельную скорость роста бактерий ( $\mu$ , ч<sup>-1</sup>) определяли в экспериментах с использованием антибиотика эукариот тирама (Копылов, Крылова, 1993; Newell et al., 1983). Конечная концентрация антибиотика в пробах воды составляла 2 мг/л. Время экспозиции составляло 18 – 24 ч. Эксперименты проводили в двух повторностях. Величину  $\mu$  для одиночных и агрегированных бактерий находили по изменению численности клеток, для нитей – по изменению их биомассы. Продукцию бактерий рассчитывали как произведение  $\mu$  и биомассы.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

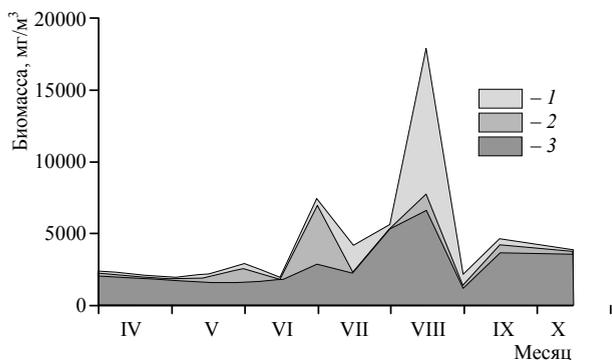
В исследованных городских реках обнаружены очень высокие концентрации планктонных бактерий (рис. 1, 2; табл. 1). В течение апреля – октября общая чис-

СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ БАКТЕРИОПЛАНКТОНА

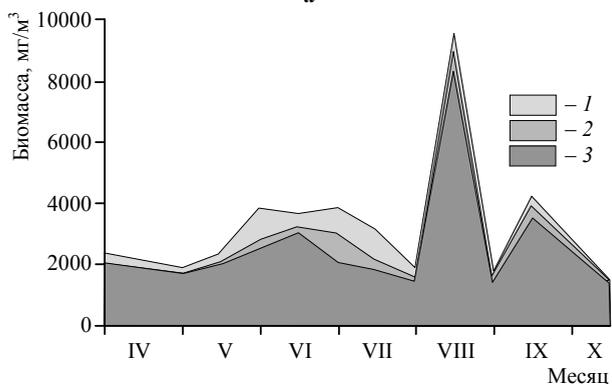
ленность и биомасса бактериопланктона на исследованных станциях в реках существенно колебались (см. рис. 1, 2). Максимальные и минимальные величины численности и биомассы отличались в р. Серовка соответственно в 2.8 – 6.1 и 7.7 – 19.4 раз, в р. Ягорба – 3.0 – 4.1 и 3.7 – 17.1 раз, в р. Шексна – 2.5 – 7.7 и 3.1 – 19.3 раз. Наиболее высокие величины численности бактериопланктона наблюдались, как правило, во второй половине июля (см. рис. 1). В р. Шексна наблюдалась более тесная положительная связь между численностью бактерий и температурой воды ( $R = 0.60, n = 29, p = 0.05$ ), чем в р. Серовка ( $R = 0.37, n = 29, p = 0.05$ ) и р. Ягорба ( $R = 0.46, n = 29, p = 0.05$ ). Средний объем бактериальных клеток в течение периода исследования существенно варьировал (см. табл. 1), поэтому сезонная динамика биомассы бактериопланктона отличалась от таковой численности бактериопланктона. В малых реках наиболее высокие величины биомассы бактериопланктона были обнаружены в конце августа. Сезонная динамика биомассы бактериопланктона в р. Шексна характеризовалась наличием нескольких максимумов (см. рис. 2). В р. Шексна наблюдалась более тесная положительная связь между биомассой бактерий и температурой воды ( $R = 0.45$ ), чем в р. Серовка



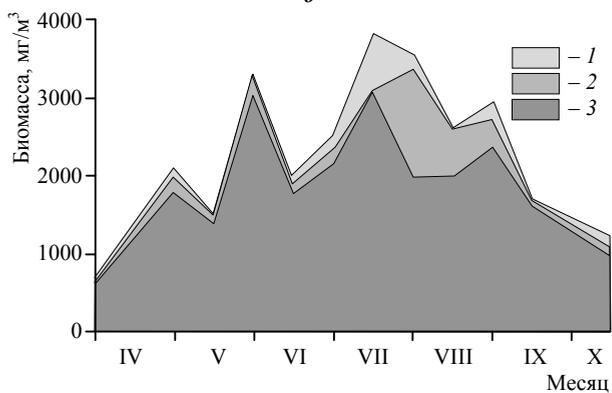
**Рис. 1.** Сезонные изменения температуры воды на поверхности ( $T, ^\circ\text{C}$ ) и общей численности бактериопланктона ( $N_B, 10^6$  кл./мл) р. Серовка (а), Ягорба (б), р. Шексна (в) (в среднем за 2009 – 2011 гг.)



*a*



*б*



*в*

**Рис. 2.** Сезонные изменения биомассы ( $B$ ,  $\text{мг}/\text{м}^3$ ) разных групп бактериопланктона в р. Серовка (*a*), Ягорба (*б*), Шексна (*в*) в 2011 г.: 1 – нити, 2 – агрегированные бактерии, 3 – одиночные бактерии

( $R = 0.27$ ) и р. Ягорба ( $R = 0.25$ ).

Величины общей численности бактериопланктона, рассчитанные в среднем за три года, в малых реках превышали таковую на прибрежной станции в р. Шексна только в 1.2 раза. В то же время средний объем бактериальных клеток в малых реках существенно превышал таковой в р. Шексна. В итоге величины общей биомассы бактериопланктона, средние за три года, в первых двух реках были выше, чем в р. Шексна в 1.5 – 2.2 раза.

На всех станциях в 2010 г., когда температура воды на поверхности рек летом достигала 26 – 27°C, величины общей численности и биомассы бактериопланктона были выше, чем в 2009 г., соответственно в 1.4 – 1.7 и 1.4 – 2.2 раз, а по сравнению с 2011 г. – соответственно в 1.1 – 1.2 и 1.4 – 1.9 раз. Летом 2010 г. количество бактерий в воде малых рек достигало очень высоких величин: 38.82 – 51.63 млн кл./мл и 21.96 – 26.99  $\text{г}/\text{м}^3$ .

Согласно «Комплексной экологической классификации качества поверхностных вод суши» (Оксиюк и др., 1993) величины численности планктонных бактерий, полученные в данной работе, свидетельст-

СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ БАКТЕРИОПЛАНКТОНА

вуют о том, что вода в реках Серовка и Ягорба соответствует категориям «весьма грязная» и «предельно грязная», а в прибрежной зоне р. Шексна – категориям «сильно загрязненная» и «весьма грязная».

Таблица 1

Численность ( $N_B$ ,  $10^6$  кл./мл), средний объем клетки ( $V$ ,  $\mu\text{км}^3$ ), биомасса ( $B_B$ ,  $\text{мг/м}^3$ ) бактериопланктона в реках ( $T$  – температура воды на поверхности,  $^\circ\text{C}$ )

Параметры	2009	2010	2011	Среднее за 3 года
р. Серовка				
$T$ , $^\circ\text{C}$	$\frac{1.0 - 24.0}{12.1 \pm 2.7}$	$\frac{2.0 - 26.0}{15.1 \pm 2.7}$	$\frac{2.0 - 21.0}{12.3 \pm 2.1}$	13.2 $\pm$ 1.0
$N_B$	$\frac{5.94 - 36.08}{14.94 \pm 3.13}$	$\frac{6.12 - 38.82}{21.71 \pm 2.90}$	$\frac{12.17 - 33.84}{19.90 \pm 2.54}$	18.85 $\pm$ 2.02
$V$	$\frac{0.104 - 0.358}{0.222 \pm 0.025}$	$\frac{0.087 - 1.241}{0.339 \pm 0.099}$	$\frac{0.074 - 0.671}{0.200 \pm 0.060}$	0.259 $\pm$ 0.043
$B_B$	$\frac{959 - 12805}{3323 \pm 1227}$	$\frac{1393 - 26993}{7370 \pm 2362}$	$\frac{1784 - 13798}{3978 \pm 1263}$	4890 $\pm$ 1254
р. Ягорба				
$T$ , $^\circ\text{C}$	$\frac{1.0 - 24.0}{11.7 \pm 5.5}$	$\frac{6.0 - 27.0}{15.6 \pm 2.5}$	$\frac{2.0 - 22.0}{12.5 \pm 2.2}$	13.3 $\pm$ 1.2
$N_B$	$\frac{6.66 - 21.61}{13.34 \pm 1.63}$	$\frac{12.58 - 51.63}{23.12 \pm 3.24}$	$\frac{12.72 - 37.70}{19.70 \pm 2.64}$	18.72 $\pm$ 2.87
$V$	$\frac{0.106 - 0.398}{0.196 \pm 0.039}$	$\frac{0.060 - 1.031}{0.190 \pm 0.084}$	$\frac{0.090 - 0.359}{0.171 \pm 0.028}$	0.185 $\pm$ 0.008
$B_B$	$\frac{1091 - 4088}{2622 \pm 354}$	$\frac{1282 - 21962}{4398 \pm 1798}$	$\frac{1441 - 6641}{3361 \pm 576}$	3460 $\pm$ 515
р. Шексна				
$T$ , $^\circ\text{C}$	$\frac{1.0 - 22.0}{11.2 \pm 2.4}$	$\frac{4.0 - 26.0}{15.7 \pm 2.4}$	$\frac{2.0 - 20.0}{11.6 \pm 2.1}$	12.8 $\pm$ 1.4
$N_B$	$\frac{6.47 - 20.76}{12.12 \pm 1.71}$	$\frac{4.71 - 36.48}{19.40 \pm 2.4}$	$\frac{10.48 - 26.26}{16.01 \pm 1.66}$	15.84 $\pm$ 2.10
$V$	$\frac{0.104 - 0.254}{0.160 \pm 0.018}$	$\frac{0.053 - 0.292}{0.149 \pm 0.020}$	$\frac{0.069 - 0.184}{0.120 \pm 0.011}$	0.141 $\pm$ 0.011
$B_B$	$\frac{667 - 3779}{1938 \pm 386}$	$\frac{336 - 6497}{2889 \pm 547}$	$\frac{981 - 3079}{1915 \pm 275}$	2247 $\pm$ 321

*Примечание.* В числителе – минимальная – максимальная величины, в знаменателе – средняя величина  $\pm$  ошибка.

В исследованных реках в среднем за вегетационный сезон в общей численности бактериопланктона ( $N_B$ ) значительно преобладали одиночные клетки (84 – 94%). Доля агрегированных бактерий в  $N_B$  на всех станциях и во все годы, как правило, находилась в пределах 10 – 15%. Вклад нитей в  $N_B$  не превышал 0.5% и в малых реках был выше, чем в р. Шексна, в 3 – 4 раза. Одиночные бактерии в среднем за вегетационный сезон также составляли основную часть общей биомассы бактериопланктона ( $B_B$ ). Доля агрегированных бактерий в  $B_B$  изменялась в разные годы от 5 до 21% от  $B_B$ , но рассчитанные для каждой реки в среднем за три года

существенно не отличались (табл. 2). В то же время вклад нитей в  $B_B$ , благодаря их большим объемам, был значительным. В малых реках доля нитей в  $B_B$  была существенно выше, чем в р. Шексна (см. табл. 2).

Таблица 2

Доля разных групп бактерий в общей биомассе бактериопланктона в реках, %

Группа бактерий	2009	2010	2011	Среднее за 3 года
р. Серовка				
Одиночные	$\frac{43.1 - 90.9}{80.2 \pm 4.6}$	$\frac{8.8 - 96.0}{42.1 \pm 9.8}$	$\frac{48.0 - 93.6}{66.4 \pm 4.5}$	62.9 ± 11.1
Агрегированные	$\frac{3.6 - 23.7}{13.6 \pm 2.0}$	$\frac{0.1 - 74.2}{22.5 \pm 8.4}$	$\frac{0.6 - 23.4}{12.3 \pm 2.4}$	16.1 ± 3.2
Нити	$\frac{0.1 - 33.2}{6.2 \pm 3.5}$	$\frac{1.0 - 91.1}{35.4 \pm 8.5}$	$\frac{1.9 - 40.6}{21.3 \pm 4.6}$	21.0 ± 8.4
р. Ягорба				
Одиночные	$\frac{37.5 - 91.6}{69.7 \pm 5.7}$	$\frac{57.9 - 97.6}{87.2 \pm 4.4}$	$\frac{55.1 - 88.1}{71.7 \pm 3.5}$	76.2 ± 5.5
Агрегированные	$\frac{3.2 - 59.0}{22.6 \pm 6.3}$	$\frac{0.6 - 10.8}{5.4 \pm 1.1}$	$\frac{1.6 - 20.2}{7.4 \pm 2.2}$	11.8 ± 5.4
Нити	$\frac{0.3 - 17.0}{7.7 \pm 1.8}$	$\frac{1.6 - 31.9}{7.4 \pm 3.6}$	$\frac{3.0 - 43.3}{20.9 \pm 4.9}$	12.0 ± 4.4
р. Шексна				
Одиночные	$\frac{39.8 - 98.0}{73.9 \pm 5.4}$	$\frac{71.8 - 100}{85.2 \pm 3.3}$	$\frac{73.9 - 94.3}{82.7 \pm 2.4}$	80.6 ± 3.4
Агрегированные	$\frac{1.6 - 50.1}{21.7 \pm 5.0}$	$\frac{0 - 27.8}{8.9 \pm 2.9}$	$\frac{2.5 - 22.5}{11.8 \pm 2.1}$	14.1 ± 3.9
Нити	$\frac{0.2 - 19.2}{4.4 \pm 2.3}$	$\frac{0 - 26.5}{5.9 \pm 2.5}$	$\frac{0.5 - 13.6}{5.5 \pm 1.7}$	5.3 ± 0.4

*Примечание.* В числителе – минимальная – максимальная величины, в знаменателе – средняя величина ± ошибка.

В течение вегетационного сезона соотношение биомасс разных групп бактерий в общей биомассе изменялось (см. рис. 2). В р. Серовка в первую половину лета значительный вклад в  $B_B$  вносили агрегированные бактерии (в среднем за три года до 39.5% от  $B_B$ ), во вторую половину лета – нити (до 56.5% от  $B_B$ ). В некоторых случаях доля нитей в  $B_B$  достигала 91.1% (28.08.10), а агрегированных бактерий – 74.2% (08.07.10). В р. Ягорба наиболее высокие доли (в среднем за три года) агрегированных бактерий (24.4%) и нитей (31.9%) в  $B_B$  обнаружены в июле (см. рис. 2). В некоторых случаях доля нитей в  $B_B$  достигала 43.3% (16.06.11), а агрегированных бактерий – 59.0% (15.07.09). В р. Шексна существенное участие агрегированных бактерий в формировании  $B_B$  наблюдалось в августе (39.4%), а нитей – в конце июля (18.7%). Максимальные величины достигали соответственно 50.1% от  $B_B$  (07.08.09) и 26.5% от  $B_B$  (28.07.10). Таким образом, планктонные бактериальные сообщества исследованных малых городских рек и прибрежной зоны р. Шексна отличаются от таковых в более чистых водоёмах и водотоках региона Верхней Волги (Копылов, Косолапов, 2008; Стройнов и др., 2011) значительно более высо-

СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ БАКТЕРИОПЛАНКТОНА

кими величинами биомассы агрегированных бактерий и нитей, а также их вкладом в общую биомассу бактериопланктона. Следует отметить, что высокое содержание в составе водной микрофлоры бактериальных нитей характерно для очистных сооружений (Никитина, 2010).

В исследованных реках среди рассматриваемых групп бактерий наиболее высокие величины удельной скорости роста были зарегистрированы у нитей. В среднем за период исследования удельная скорость роста нитей превышала таковую у одиночных бактерий в 1.1 – 1.7 раз, а агрегированных бактерий – в 1.5 – 1.8 раз (табл. 3). Во всех реках между температурой воды и удельной скоростью роста бактерий существовала высокая положительная зависимость: у одиночных бактерий  $R = 0.84 - 0.94$ , агрегированных бактерий  $R = 0.69 - 0.87$ , нитей  $R = 0.68 - 0.97$ .

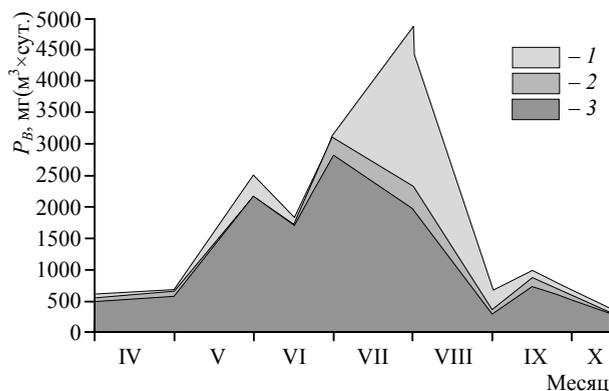
**Таблица 3**

Общая продукция бактериопланктона ( $\Sigma P$ , мг/(м<sup>3</sup> × сут.), удельные скорости роста ( $\mu$ , ч<sup>-1</sup>) и продукции ( $P_1$ , мг/(м<sup>3</sup> × сут.)) разных групп бактерий в реках в апреле – октябре 2011 г.

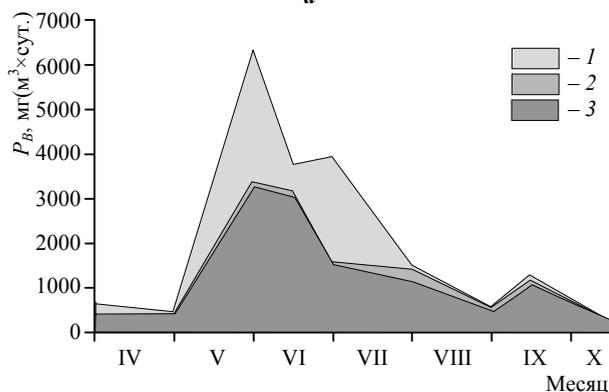
$\Sigma P$	$\Sigma P/\Sigma B$	Группа бактерий	$\mu$	$P_1$	$P_1/\Sigma P$
р. Серовка					
$\frac{333 - 4836}{1719 \pm 504}$	$\frac{0.13 - 0.91}{0.48 \pm 0.10}$	Одиночные	$\frac{0.005 - 0.040}{0.020 \pm 0.004}$	$\frac{268 - 2789}{1202 \pm 311}$	$\frac{39.5 - 91.8}{69.9 \pm 6.3}$
		Агрегированные	$\frac{0.005 - 0.021}{0.012 \pm 0.002}$	$\frac{6 - 415}{127 \pm 45}$	$\frac{0.2 - 13.8}{7.4 \pm 1.5}$
		Нити	$\frac{0.009 - 0.047}{0.022 \pm 0.004}$	$\frac{37 - 2512}{390 \pm 268}$	$\frac{1.2 - 51.9}{22.7 \pm 5.8}$
р. Ягорба					
$\frac{259 - 6319}{2089 \pm 702}$	$\frac{0.17 - 0.98}{0.51 \pm 0.11}$	Одиночные	$\frac{0.007 - 0.039}{0.019 \pm 0.004}$	$\frac{223 - 3240}{1257 \pm 380}$	$\frac{37.2 - 86.1}{60.2 \pm 5.2}$
		Агрегированные	$\frac{0.007 - 0.054}{0.020 \pm 0.005}$	$\frac{9 - 302}{110 \pm 30}$	$\frac{1.4 - 20.2}{5.3 \pm 2.4}$
		Нити	$\frac{0.007 - 0.072}{0.032 \pm 0.008}$	$\frac{12 - 2941}{722 \pm 374}$	$\frac{4.2 - 60.3}{34.5 \pm 6.7}$
р. Шексна					
$\frac{131 - 2533}{945 \pm 248}$	$\frac{0.13 - 0.93}{0.46 \pm 0.09}$	Одиночные	$\frac{0.005 - 0.034}{0.018 \pm 0.004}$	$\frac{96 - 2377}{765 \pm 232}$	$\frac{59.5 - 93.8}{81.0 \pm 3.8}$
		Агрегированные	$\frac{0.007 - 0.051}{0.020 \pm 0.005}$	$\frac{17 - 315}{104 \pm 38}$	$\frac{2.3 - 25.1}{11.0 \pm 2.4}$
		Нити	$\frac{0.007 - 0.083}{0.029 \pm 0.009}$	$\frac{7 - 286}{76 \pm 29}$	$\frac{0.6 - 27.5}{8.0 \pm 2.8}$

*Примечание.* В числителе – минимальная – максимальная величины, в знаменателе – средняя величина ± ошибка.

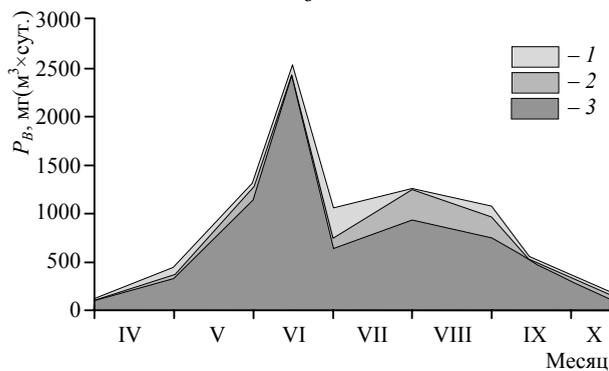
В то же время абсолютные величины продукции одиночных клеток, как правило, существенно превышали таковые у других групп бактерий. Их доля в общей продукции бактериопланктона в среднем превышала таковую у агрегированных бактерий в 7.4 – 11.4 раз, нитей – 1.7 – 10.0 раз. Вклад нитей в суммарную продукцию бактериопланктона в малых реках был заметно выше, чем в р. Шексна. В итоге абсолютные величины общей продукции бактериопланктона в реках Серовка и



а



б



в

**Рис. 3.** Сезонное изменение продукции ( $P_B$ ,  $\text{мг}/(\text{м}^3 \times \text{сут.})$ ) разных групп бактерий в р. Серовка (а), Ягорба (б), Шексна (в) в 2011 г.: 1 – нити, 2 – агрегированные бактерии, 3 – одиночные бактерии

Ягорба были выше, чем в р. Шексна, в 1.8 – 2.2 раз, но величины отношения продукции к биомассе отличались незначительно.

В реках сезонная динамика общей продукции бактериопланктона ( $\Sigma P$ ) отличалась (рис. 3). В р. Серовка наиболее высокие величины  $\Sigma P$  обнаружены 17 июля ( $3120 \text{ мг}/(\text{м}^3 \times \text{сут.})$ ) и 20 августа ( $4836 \text{ мг}/(\text{м}^3 \times \text{сут.})$ ). В первом случае основной вклад в общую продукцию бактериопланктона вносили одиночные клетки (85.0% от  $\Sigma P$ ), во втором – одиночные клетки (39.5% от  $\Sigma P$ ) и нити (51.9% от  $\Sigma P$ ). В р. Ягорба также наблюдались два максимума продукции бактерий: 16 июня ( $6319 \text{ мг}/(\text{м}^3 \times \text{сут.})$ ) и 17 июля ( $3932 \text{ мг}/(\text{м}^3 \times \text{сут.})$ ). В первом случае основной вклад в общую продукцию бактериопланктона вносили одиночные клетки (51.3% от  $\Sigma P$ ) и нити (46.5% от  $\Sigma P$ ), во втором – нити (60.3% от  $\Sigma P$ ). В р. Шексна наибольшая величина продукции планктонных бактерий зарегистрирована 29 июня ( $2533 \text{ мг}/(\text{м}^3 \times \text{сут.})$ ). Основная доля в  $\Sigma P$  принадлежала одиночным бактериям (93.8%). Связь между температурой воды и  $\Sigma P$  в реках Ягорба ( $R = 0.82$ ) и Шексна ( $R = 0.95$ ) была более сильной, чем в р. Серовка ( $R = 0.54$ ).

## СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ БАКТЕРИОПЛАНКТОНА

Гетеротрофные бактерии активно участвуют в биологическом самоочищении природных вод. Допуская, что коэффициент использования усвоенной пищи на рост у бактерий равен 0.30 (Романенко, 1985), мы рассчитали, что в течение периода исследования в р. Серовка бактериопланктон ассимилировал органическое вещество в количестве от 0.21 до 2.32 (в среднем  $1.08 \pm 0.28$ ) г С/(м<sup>3</sup> × сут.), при этом на дыхание использовал от 0.14 до 1.62 (в среднем  $0.76 \pm 0.19$ ) г С/(м<sup>3</sup> × сут.), в р. Ягорба соответственно от 0.14 до 3.37 (в среднем  $1.32 \pm 0.42$ ) г С/(м<sup>3</sup> × сут.) и от 0.10 до 2.36 (в среднем  $0.92 \pm 0.29$ ) г С/(м<sup>3</sup> × сут.), в р. Шексна соответственно от 0.10 до 1.85 (в среднем  $0.68 \pm 0.18$ ) г С/(м<sup>3</sup> × сут.) и от 0.07 до 1.29 (в среднем  $0.47 \pm 0.13$ ) г С/(м<sup>3</sup> × сут.). В итоге в результате энергетического обмена гетеротрофных бактерий концентрация растворенного органического вещества в реках за период исследования (164 сут.) снизилась: в р. Серовка на 125 г С/м<sup>3</sup>, в р. Ягорба на 151 г С/м<sup>3</sup> и р. Шексна на 77 г С/м<sup>3</sup>. Разрушение органического вещества планктонной микрофлорой в основном происходило в летние месяцы (78 – 85% от общего количества РОВ, используемого бактериями на дыхание).

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В малых реках и прибрежной зоне р. Шексна, протекающих через крупный промышленный центр г. Череповец, обнаружен очень высокий уровень развития гетеротрофного бактериопланктона, свидетельствующий о значительном загрязнении водотоков органическим веществом. В малых реках в летний период биомасса планктонных бактерий достигала рекордно высоких величин: 22 – 27 г/м<sup>3</sup>. В составе бактериопланктона наиболее загрязненной малой р. Серовка присутствовало значительное количество агрегированных бактерий (бактерий, ассоциированных с частицами взвеси и находящихся в составе микроколоний) и нитевидных бактерий, биомасса которых иногда значительно превышала таковую у одиночных бактерий. В исследованных водотоках скорость роста более крупных бактериальных нитей была заметно выше, чем у более мелких одиночных и агрегированных бактерий. Нитевидные бактерии играют значительную роль в структуре и функционировании бактериопланктона малых загрязненных рек.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Влияние стоков Череповецкого промышленного узла на экологическое состояние Рыбинского водохранилища. Рыбинск : Госкомиздат РСФСР, 1990. 156 с.

Дзюбан А. Н., Крылова И. Н. Оценка состояния бактериопланктона и бактериобентоса Рыбинского водохранилища в районе г. Череповец (Вологодская обл.) // Биология внутренних вод. 2000. № 4. С. 68 – 78.

Копылов А. И., Крылова И. Н. Структура бактериопланктона Рыбинского водохранилища // Современное состояние экосистемы Рыбинского водохранилища. СПб. : Гидрометеоиздат, 1993. С. 141 – 173.

Копылов А. И., Косолапов Д. Б., Романенко А. В., Косолапова Н. Г., Мильникова З. М., Минеева Н. М., Крылов А. В. Гетеротрофные микроорганизмы в планктонных трофических сетях речных экосистем // Успехи современной биологии. 2006. Т. 126, № 3. С. 273 – 284.

Копылов А. И., Косолапов Д. Б. Бактериопланктон водохранилищ Верхней и Средней Волги. М. : Изд-во Современного гуманитарного ун-та, 2008. 377 с.

*Никитина О. Г.* Биоэстимация : контроль процесса биологической очистки и самоочищения воды. М. : МАКС Пресс, 2010. 288 с.

*Оксиюк О. П., Жукинский В. Н., Брагинский Л. П., Линник П. Н., Кузьменко М. И., Клептус В. Г.* Комплексная экологическая классификация качества поверхностных вод суши // Гидробиол. журн. 1993. Т. 29, № 4. С. 62 – 76.

*Романенко В. И.* Микробиологические процессы продукции и деструкции органического вещества во внутренних водоемах. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1985. 295 с.

*Стройнов Я. В., Романенко А. В., Масленникова Т. С., Копылов А. И.* Вирио- и бактериопланктон малой реки : влияние вирусов на смертность гетеротрофных бактерий // Биология внутренних вод. 2011. № 3. С. 22 – 29.

Экологические проблемы Верхней Волги. Ярославль : Изд-во Яросл. гос. техн. ун-та, 2001. 427 с.

*Newell S. Y., Sherr B. F., Sherr E. B., Fallon R. D.* Bacterial response to presence of eukaryote inhibitors in water from a coastal marine environment // Marine Environmental Research. 1983. Vol. 10. P. 147 – 157.

*Norland S.* The relationship between biomass and volume of bacteria // Handbook of Methods in Aquatic Microbial Ecology / eds. P. Kemp, B. Sherr, E. Sherr, J. Cole. Boca Raton : Lewis Publishers, 1993. P. 303 – 308.

*Porter K. G., Feig Y. S.* The use of DAPI for identifying and counting of aquatic microflora // Limnol. Oceanogr. 1980. Vol. 25, № 5. P. 943 – 948.

УДК 581.557.24

**ДИНАМИКА РАЗВИТИЯ МИКОСИМБИОНТА  
В ПОДЗЕМНЫХ ОРГАНАХ *DACTYLORHIZA MACULATA* (L.) SOÓ  
(ORCHIDACEAE, MONOCOTYLEDONEAE)  
В ТЕЧЕНИЕ ПЕРИОДОВ ВЕГЕТАЦИИ И ПОКОЯ**

**О. А. Маракаев, С. В. Холмогоров**

*Ярославский государственный университет им. П. Г. Демидова  
Россия, 150000, Ярославль, Советская, 14  
E-mail: olemar@yandex.ru*

Поступила в редакцию 15.03.13 г.

**Динамика развития микосимбионта в подземных органах *Dactylorhiza maculata* (L.) Soó (Orchidaceae, Monocotyledoneae) в течение периодов вегетации и покоя.** – Маракаев О. А., Холмогоров С. В. – Впервые выявлены особенности развития микосимбионта в подземных органах пальчатокоренника пятнистого *Dactylorhiza maculata* (L.) Soó в течение периодов вегетации и покоя растения. В придаточных корнях и окончаниях стеблекорневых тубероидов показатели микосимбиотрофности меняются аналогично с момента их образования на растении, в течение периода покоя и до начала следующей вегетации, когда между ними начинают проявляться различия. Наибольшая степень микотрофности отмечена в период активного роста подземных органов (июнь – июль), наименьшая – в период покоя растения (январь – март). Преобладающими формами микосимбионта в течение вегетации являются пелотоны и гифы, во время зимнего покоя в клетках подземных органов в основном содержится зернистая масса, образующаяся в результате лизиса грибного эндофита.

*Ключевые слова:* Orchidaceae, *Dactylorhiza maculata*, микосимбиотрофия, микосимбионт, окончания стеблекорневых тубероидов, придаточные корни.

**Development dynamics of the mycosymbiont in the underground organs of *Dactylorhiza maculata* (L.) Soó (Orchidaceae, Monocotyledoneae) during its vegetative and dormancy periods.** – Marakaev O. A. and Kholmogorov S. V. – Peculiarities of mycosymbiont development in the underground organs of *Dactylorhiza maculata* (L.) Soó (Orchidaceae) during its vegetative and dormancy periods were discovered for the first time. The mycosymbiotrophic index in adventitious roots and tuberous stem-root ends changes similarly from their emergence on the plant, during the dormancy and up to the next vegetation period when these differences begin to show. The mycotrophicity was found to be at peak during the time of active growth of the underground organs (June – July), and it was lowest in the dormancy period (January – March). The prevailing forms of mycosymbionts during the vegetative period are pelotons and free hyphae, while granular mass formed as a result of mycosymbiont lysis is contained in the plant's underground organ cells during hibernation.

*Key words:* Orchidaceae, *Dactylorhiza maculata*, mycosymbiotrophy, mycosymbiont, tuberous stem-root ends, adventitious roots.

## **ВВЕДЕНИЕ**

Представители семейства Orchidaceae находятся в симбиозе с микоризным грибом в течение большинства этапов онтогенеза – с момента прорастания семени и до естественной гибели растения (Hadley, 1982; Rasmussen, 1995; Cameron et al., 2006). Взрослые орхидеи с развитым ассимиляционным аппаратом вступают в связь

с микосимбионтом, образуя эумицетную толипофаговую эндомикоризу (Селиванов, 1981; Татаренко, 1995). Этот процесс представляет собой облигатное условие нормального прохождения их жизненного цикла, обеспечивая успешный рост и развитие (Куликов, Филиппов, 2003; Rasmussen H., Rasmussen F., 2009). Как известно, орхидные являются уникальными представителями флоры и охраняются, в том числе на международном уровне (Ефимов, 2010; Варлыгина, 2011), а отношения с микосимбионтом могут выступать для них лимитирующим фактором (Татаренко, 1996; Phillips et al., 2011).

О взаимодействии орхидных и их микосимбионтов к настоящему времени известно крайне мало (Látr et al., 2008; Rasmussen H., Rasmussen F., 2009). Сложность этих отношений заключается в их зависимости от физиологического состояния растений, особенностей надземной и подземной сферы, фаз сезонного развития и времени года. Данные о таких аспектах микосимбиотрофии орхидных в литературе практически отсутствуют (Вахрамеева и др., 2004; Currah et al., 1990). Актуальным для понимания сути трофических отношений партнеров симбиоза является изучение взаимодействия орхидных с микосимбионтом в течение периода вегетации с учетом развития подземных органов, а также ассимиляционного аппарата, обуславливающего продуктивность фотосинтеза и, следовательно, образование органических веществ, используемых эндофитом (Татаренко, Варывдина, 2006; Rasmussen H., Rasmussen F., 2009). Отсутствуют данные о состоянии микосимбионта в период покоя растения, в том числе зимнего, когда автотрофный партнер симбиоза сохраняет возможность получать органические соединения исключительно гетеротрофным путем и в большей степени зависит от микоризного гриба. Однако изучение этих вопросов необходимо как для раскрытия особенностей микосимбиотрофии орхидных, являющейся ключевым вопросом их биологии (Куликов, Филиппов, 2003; Rasmussen, 1995), так и для решения важнейших общебиологических проблем взаимодействия в симбиотических системах различного уровня (Бухарин и др., 2011).

В связи с этим целью работы было выявление особенностей развития микосимбионта в подземных органах пальчатокоренника пятнистого *Dactylorhiza maculata* (L.) Soó – одного из наиболее широко распространенных представителей орхидных умеренного климата центральной России – в течение периодов вегетации и покоя.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объектом исследования являлся пальчатокоренник пятнистый (*Dactylorhiza maculata* (L.) Soó), принадлежащий к жизненной форме орхидных со стеблекорневым тубероидом – органом, выполняющим запасающую функцию (Татаренко, 1996). В работе изучены генеративные особи *D. maculata*, произрастающие на территории Ярославской области (Даниловский район) в березняке разнотравном с примесью ольхи на дерново-подзолистой суглинистой почве с содержанием гумуса в корнеобитаемом слое – 1.4%, pH – 5.1. Глубина промерзания почвы в зоне исследований составляет 0.5 – 1.0 м. Подземные органы генеративных особей *D. maculata* отбирали в периоды вегетации (май – сентябрь) и зимнего покоя (ок-

тябрь – апрель) во вторую декаду каждого месяца. Отбор проб с мая по сентябрь проводили в природных условиях, с октября по апрель исследовали растения с модельного участка, на который они были перенесены в сентябре без разрушения земляного кома. При отборе проб растения аккуратно выкапывали вместе с земляным комом, подземные органы освобождали от почвы, отмывали водой и фиксировали в 70%-ном этиловом спирте. В зимний период извлеченные почвенные монолиты предварительно оттаивали при температуре 18 – 20°C в течение двух часов. Средняя проба включала 5 придаточных корней и 5 корневых окончаний тубероидов, взятых от разных экземпляров растений.

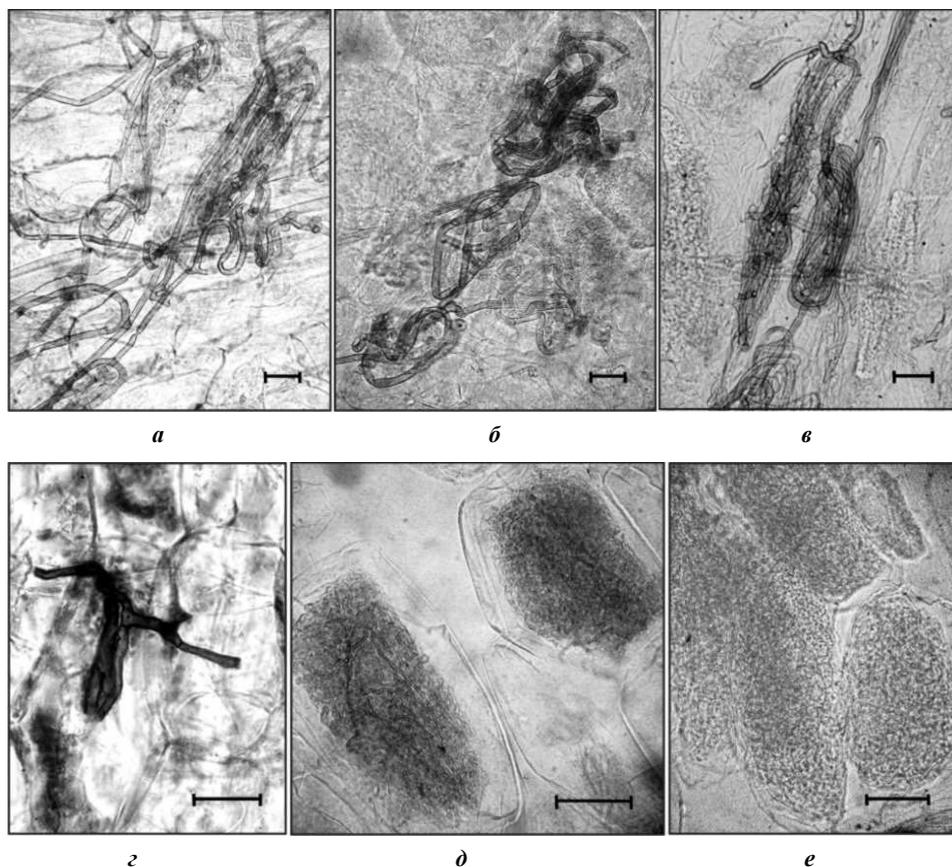
Исследование микосимбиотрофии проводили по методике И. А. Селиванова (1981). Подземные органы мацерировали и окрашивали анилиновой синью в 40%-ной молочной кислоте. Из каждого придаточного корня и корневого окончания тубероида готовили давленные препараты (Паушева, 1988). Изучали их равномерно по всей длине подземных органов, которая различалась в зависимости от периода годового цикла развития *D. maculata* и составляла от 1.5 до 7.5 см. Обилие микосимбионта в подземных органах оценивали по 5-балльной шкале под световым микроскопом при увеличении  $\times 100$ . Определение качественных характеристик микосимбионта проводили на давленных препаратах и на срезах, которые получали на микротоме с термоохлаждающим столиком ТОС-2 (Паушева, 1988). Состояние микосимбионта изучали при малом ( $\times 100$ ) и большом ( $\times 400$ ) увеличении, фотографирование и анализ полученных изображений проводили с использованием цифрового оборудования и программного обеспечения «Altam». На препаратах отмечали наличие гиф, рыхлых и плотных пелотонов (клубков гиф), зернистой массы.

В среднем для исследованных проб придаточных корней и корневых окончаний тубероидов оценивали по 230 полей зрения. Общее их число в работе составило 6756. Рассчитывали показатели обилия (степень микотрофности, интенсивность) и частоту встречаемости микоризной инфекции (Селиванов, 1981), а также долю выявленных состояний микосимбионта по отношению к общему числу просмотренных полей зрения для каждой пробы. Статистическую обработку полученных экспериментальных данных проводили по стандартным методикам (Плохинский, 1970; Зайцев, 1984) с использованием программы Excel'2007. В работе представлены средние величины параметров и их стандартные ошибки.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Подземные органы многолетнего растения *D. maculata* ежегодно замещаются (Татаренко, 1996; Vakhrameeva et al., 2008) и представляют собой удобную естественную модель для рассмотрения симбиотических отношений с микосимбионтом, поскольку позволяют проследить их становление в течение вегетации одновременно с ростом молодых придаточных корней и окончаний тубероидов, состояние в период зимнего покоя и развитие на следующий год, которое заканчивается отмиранием старых органов. Нами показано, что заселение подземных органов *D. maculata* микосимбионтом происходит по мере их формирования в течение вегетационного периода: корневых окончаний тубероидов – в июне, придаточных

корней – в июле. К этому моменту их длина, как правило, составляет 1.5 – 2.0 см. Гифы микосимбионта активно проникают через корневые волоски молодых подземных органов в клетки экзодермы и коровой паренхимы, где образуют «клубки» – пелотоны. Нами были выделены рыхлые и плотные пелотоны, различающиеся плотностью упаковки в них грибных гиф (рис. 1, б, в), что может свидетельствовать о разных стадиях развития симбиотических отношений. Как известно, грибные эндофиты, проникая в ткани растения-хозяина, получают специфическую среду обитания, обеспечивающую им возможность использования органических субстратов и избегания конкуренции с другими почвенными микроорганизмами (Brundrett, 2002).



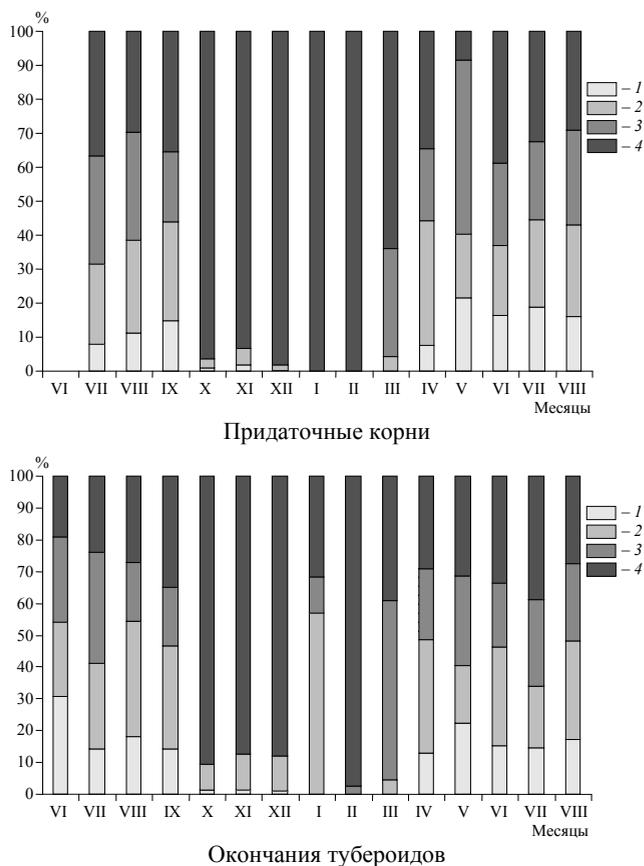
**Рис. 1.** Микосимбионт в подземных органах *D. maculata* в периоды вегетации (а – в) и покоя (z – e): а – гифы; б – рыхлые пелотоны (клубки гиф); в – плотные пелотоны; z – фрагмент утолщенной гифы; д – начало переваривания пелотонов; e – переваренные пелотоны (зернистая масса). Длина масштабной линейки составляет 10 мкм

## ДИНАМИКА РАЗВИТИЯ МИКОСИМБИОНТА

Диаметр грибных гиф, проникающих в подземные органы *D. maculata*, составляет около 2.5 мкм, длина их отдельных фрагментов может достигать 800 мкм. Длина формируемых гифами пелотонов варьирует от 71 до 125 мкм, ширина – от 20 до 58 мкм. В придаточных корнях количество гиф (рис. 1, а) постепенно увеличивается с июля по сентябрь (рис. 2). Для окончаний тубероидов их максимальное количество (31%) отмечено в июне и в течение дальнейшей вегетации (июль – сентябрь) снижается в 1.7 – 2.0 раза, что сопровождается увеличением количества пелотонов и зернистой массы (рис. 1, д, е), представляющей собой результат лизиса микосимбионта.

При переваривании микосимбионта продукты, содержащиеся в гифах, поступают в растительные клетки и используются автотрофным организмом в процессах роста и развития (Крюгер, Шардакова, 1980; Селиванов, 1981). Имеются данные, что микоризные грибы участвуют в обеспечении орхидных углеродом, азотом, фосфором, водой, жиром, гликогеном, белковыми веществами и витаминами (Burgeff, 1959; Rasmussen, 1995; Gebauer, Meyer, 2003).

В этом случае генеративные особи *D. maculata* сочетают два способа питания – автотрофный и гетеротрофный. Первый определяется продуктивностью фотосинтеза, второй – особенностями развития микосимбионта и его использования растением (Hadley, 1982; Rasmussen, Whigham, 2002; Radhika, Rodrigues, 2007). Микосимбионт может продолжительное время существовать в подземных органах орхидных до момента переваривания, а его полное разрушение в некоторых случаях приводит к замедлению развития и даже гибели растения (Hadley, 1982). Однако механизм лизиса



**Рис. 2.** Состояние микосимбионта в подземных органах *D. maculata*: 1 – гифы, 2 – рыхлые пелотоны, 3 – плотные пелотоны, 4 – зернистая масса

одновременно служит защитной реакцией растений от полной инвазии микоризным грибом. Для корней некоторых видов орхидных, например, *Calypso bulbosa*, в период вегетации отмечено преобладание полу- и переваренных пелотонов (Быченко, Есик, 2008).

О процессах проникновения и развития микосимбионта в подземных органах *D. maculata* свидетельствуют степень микотрофности и интенсивность микоризной инфекции (ИМИ), характеризующие обилие эндофита (таблица). Эти показатели

Степень микотрофности (баллы) и интенсивность микоризной инфекции (%) в подземных органах *D. maculata*

Месяцы	Придаточные корни		Окончания тубероидов	
	балл	%	балл	%
6	–	–	2.3±0.28	45.6
7	2.5±0.16	50.0	2.1±0.13	41.8
8	1.5±0.18	30.5	1.6±0.15	32.9
9	2.1±0.10	41.2	1.9±0.11	38.3
10	2.0±0.04	39.0	2.0±0.05	40.1
11	2.2±0.04	44.7	2.0±0.05	40.6
12	2.2±0.04	44.0	2.3±0.06	46.5
1	1.2±0.07	24.5	0.9±0.11	18.7
2	1.0±0.08	20.7	1.0±0.07	20.7
3	1.2±0.05	24.5	1.0±0.09	20.8
4	1.7±0.10	34.2	1.7±0.27	34.6
5	1.9±0.07	38.6	2.5±0.18	49.7
6	2.1±0.10	42.7	2.1±0.09	42.3
7	2.4±0.07	48.9	1.9±0.13	37.9
8	1.7±0.10	34.5	1.5±0.21	30.7

являются наиболее высокими в придаточных корнях и окончаниях тубероидов в начальный период становления симбиотических отношений – июне – июле. Затем они уменьшаются на 10 – 20%, оставаясь на достаточно высоком уровне в осенний период, и достигает минимальных значений в период покоя *D. maculata* (январь – март). В это время ИМИ ниже в 2 раза, чем в начальный момент проникновения микосимбионта в подземные органы (июнь – июль). Ранее для *Dactylorhiza fuchsii*, вида близкого с *D. maculata*, в июне в при-

даточных корнях отмечалась ИМИ от 32 до 52%, а в окончаниях старого тубероида – от 26 до 33% (Татаренко, Варывдина, 2006). Максимальное значение ИМИ в корнях, так же как и в нашей работе, было выявлено в июле, однако ее уровень оказывался выше и составлял 80%.

Следует отметить, что с момента формирования придаточных корней и корневых окончаний тубероидов (июнь – июль) и до начала следующего периода вегетации (май) динамика показателей обилия в этих органах имеет сходный характер (см. таблицу). При этом количество микосимбионта в придаточных корнях, как правило, выше по сравнению с таковым в окончаниях тубероидов в соответствующие месяцы. В течение вегетационного периода обилие микосимбионта в зимовавших подземных органах меняется по-разному. В придаточных корнях оно увеличивается до июля, когда на растении образуются молодые корни, в окончаниях тубероидов – снижается при одновременном активном росте на растении молодых стеблекорневых тубероидов.

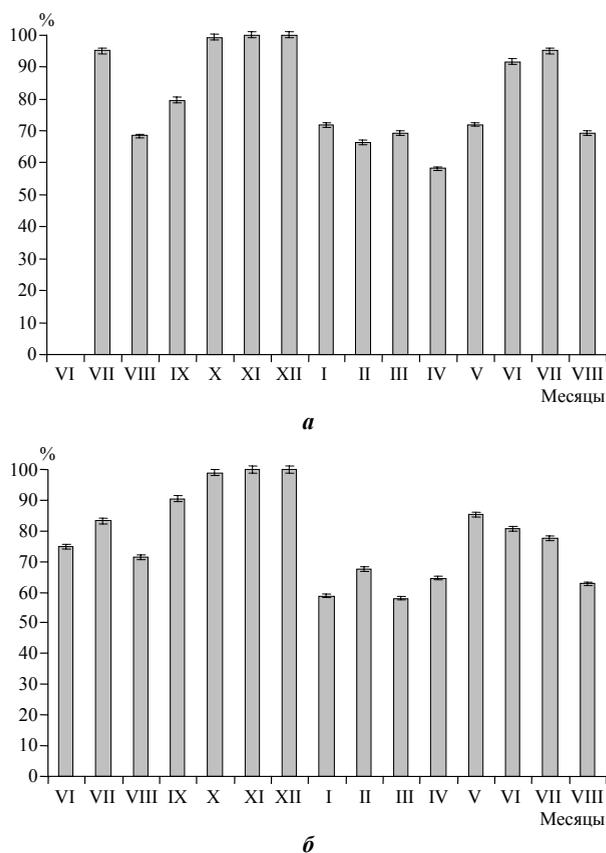
Увеличение обилия микосимбионта в зимовавших придаточных корнях в течение вегетации может быть связано с повторным его проникновением, что согласуется с одновременным возрастанием в них доли гиф и пелотонов (см. рис. 2). О

## ДИНАМИКА РАЗВИТИЯ МИКОСИМБИОНТА

возможности повторного заселения корней орхидных микосимбионтом ранее сообщалось в литературе (Татаренко, Варьвдина, 2006; Федченко и др., 2008). Уменьшение количества микосимбионта в зимовавших окончаниях тубероида, по-видимому, свидетельствует об его активном лизисе, что подтверждается относительно высоким уровнем зернистой массой (см. рис. 2). Процесс переваривания эндофита связывают с активностью гидролаз и окислительных ферментов, поглощением кислорода и синтезом кислой фосфатазы в клетках растения и грибной плазме (Маракаев, Титова, 2000; Williamson, Hadley, 1970; Arditti, 1979). Кроме того, в регуляции развития микосимбионта принимают участие фитоалексины фенольной природы, обладающие фунгистатическим и фунгицидным действиями (Arditti, 1979; Hadley, 1982; Rasmussen, 2002).

Частота встречаемости микоризной инфекции (ЧВМИ) свидетельствует о соотношении между огрибненными и неогрибненными участками подземных органов *D. maculata* (рис. 3). В формирующихся придаточных корнях этот показатель уменьшается на 15 – 30% во второй половине вегетации (август – сентябрь) по отношению к моменту их образования (июль). Растущие окончания тубероидов *D. maculata* характеризуются незначительными изменениями ЧВМИ с июня по август (около 10%) и ее увеличением на 20% в сентябре по отношению к августу. По данным Е. А. Федченко с соавторами (2008), растущие придаточные корни другого тубероидного вида орхидных – *Platanthera bifolia* – также отличаются высокой ЧВМИ, которая составляет 60 – 85%.

Максимальные значения ЧВМИ в придаточных корнях и окончаниях тубероидов *D. maculata* за весь годовой цикл развития отмечены в октябре – декабре (см. рис. 3), когда в них в основном представлена зер-



**Рис. 3.** Частота встречаемости микоризной инфекции в подземных органах *D. maculata*: а – придаточные корни, б – окончания тубероидов

нистая масса (см. рис. 2). Лизированное состояние эндофита становится единственным в придаточных корнях в январе – феврале и существенно преобладает (более 90%) в окончаниях тубероидов в феврале. Выявленная картина на фоне одновременного снижения ЧВМИ в эти месяцы (см. рис. 3) свидетельствует об активном метаболическом контроле над развитием микосимбионта со стороны растения, находящегося в состоянии естественного (глубокого) покоя. Кроме того, накопление зернистой массы в течение осенне-зимнего периода может быть обусловлено недостаточной активностью систем ее утилизации в растительных клетках.

В весенний период ЧВМИ в подземных органах *D. maculata* увеличивается (см. рис. 3). Особенностью этого является появление в апреле, перед началом вегетации, гиф и увеличение их количества к маю: в придаточных корнях – в 2.7 раза, в окончаниях тубероидов – в 1.5 раза (см. рис. 2). Выявленные изменения, также как и увеличение количества микосимбионта в эти месяцы, свидетельствуют о его повторном активном проникновении в подземные органы. Далее в течение летнего периода динамика ЧВМИ повторяет отмеченную ранее для показателей обилия (см. таблицу, рис. 3), подтверждая различия между зимовавшими органами. Кроме того, ЧВМИ, как правило, выше в придаточных корнях, чем в окончаниях тубероидов. Это может быть следствием наибольшей подверженности корней *D. maculata* вторичному проникновению микосимбионта вследствие их структурных и физиолого-биохимических особенностей. Вероятность их заселения повышается и расположение в более верхнем гумусированном слое почвы, где больше присутствие потенциальных микоризных грибов.

Состояние микосимбионта в подземных органах *D. maculata* в период зимнего покоя заслуживает отдельного внимания как особый этап жизненного цикла партнеров симбиоза, когда отсутствуют процессы их активного роста и развития. В этот период многие биохимические процессы протекают во много раз медленнее, чем в растущем растении, особенно распад сложных органических веществ до более простых соединений (крахмала до сахаров, белков до аминокислот и др.). В подземных органах *D. maculata* с октября по февраль наряду с зернистой массой обнаруживаются гифы и пелотоны, доля которых, как правило, незначительна и составляет до 1.5 и 10% соответственно (см. рис. 2). Гифы в это время представляют собой небольшие, длиной 70 – 90 мкм, утолщенные фрагменты (см. рис. 1, 2), локализованные в межклетниках коровой паренхимы. Все это указывает на угнетенное состояние микосимбионта в подземных органах *D. maculata* в период зимнего покоя.

В весенние месяцы (март – апрель) в клетках подземных органов *D. maculata* доля зернистой массы уменьшается на 40 – 70% при одновременном увеличении количества пелотонов (см. рис. 2). В это время растение выходит из состояния покоя, в нем активируются процессы метаболизма, что может приводить к использованию продуктов лизиса микосимбионта в растительных клетках. Одновременно, по-видимому, меняется стратегия контроля растения над грибным партнером симбиоза, вследствие чего происходит рост и развитие эндофита «зимовавшего» в подземных органах, а также активное проникновение в них новых гиф микоризно-

## ДИНАМИКА РАЗВИТИЯ МИКОСИМБИОНТА

го гриба из почвы. Этим процессам способствуют и меняющиеся внешние условия – освобождение почвы от снежного покрова, ее прогревание, высокий уровень увлажнения и др.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Развитие микосимбионта в подземных органах *D. maculata* существенно различается в периоды вегетации и покоя. Наибольшие значения показателей обилия свойственны для них в период активного роста (июнь – июль) и низкие – в период покоя (январь – март). ЧВМИ максимальна в подземных органах зимующего растения (октябрь – декабрь), когда в основном преобладает зернистая масса, оставшаяся после лизиса микосимбионта. Отдельные гифы в период покоя встречаются в виде небольших утолщенных фрагментов и локализованы в межклетниках коровой паренхимы. В период вегетации микосимбионт в подземных органах *D. maculata* представлен в большей части пелотонами и гифами. Различия в динамике показателей обилия и ЧВМИ между подземными органами *D. maculata* проявляются после зимнего периода: в придаточных корнях показатели микосимбиотрофности увеличиваются до июля, а затем уменьшаются к августу; в окончаниях тубероидов – постепенно снижаются в течение периода вегетации. При этом значения показателей микоризной инфекции в окончаниях тубероидов в большинстве случаев ниже, чем в придаточных корнях в соответствующие месяцы.

Выявленные особенности развития микосимбионта во многом обусловлены физиологическим состоянием генеративных особей *D. maculata* и их подземных органов. У растения, по-видимому, меняется потребность в микосимбионте, который участвует в его обеспечении неорганическими и органическими веществами (Burgeff, 1959; Gebauer, Meyer, 2003), различается активность переваривания гиф и скорость использования продуктов, полученных в результате лизиса, в процессах роста и развития. Фактором высокой микосимбиотрофности *D. maculata* в течение летних месяцев может быть повышение уровня углеводов в подземных органах, активно оттекаемых в них от листьев (Маракаев, Титова, 2009), поскольку продукты фотосинтеза используются гетеротрофным партнером симбиоза. Подтверждением этой зависимости может быть уменьшение показателей микоризной инфекции в подземных органах *D. maculata* в августе, которое происходит на фоне отмирания ассимиляционного аппарата, а следовательно, снижения общей фотосинтетической продуктивности растения.

Таким образом, проведенное исследование впервые показало высокую активность развития микосимбионта в придаточных корнях и окончаниях тубероидов генеративных особей *D. maculata* в течение вегетации и угнетенное состояние грибного эндофита в период покоя растения, что может быть связано с физиолого-биохимическими изменениями в подземных органах.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бухарин О. В., Лобакова Е. С., Перунова Н. Б., Усвяцов Б. Я., Черкасов С. В. Симбиоз и его роль в инфекции. Екатеринбург : Изд-во УрО РАН, 2011. 300 с.

Быченко Т. М., Есик А. С. Особенности экологии и микоризообразования редкого вида *Calypso bulbosa* (Orchidaceae) в Прибайкалье // Изв. Иркутск. гос. ун-та. 2008. Т. 1, № 1. С. 34 – 37.

Варлыгина Т. И. Охрана орхидных России на государственном и региональном уровнях // Охрана и культивирование орхидей. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2011. С. 76 – 80.

Вахрамеева М. Г., Татаренко И. В., Варлыгина Т. И. Основные направления изучения дикорастущих орхидных (Orchidaceae Juss.) на территории России и сопредельных государств // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2004. Т. 109, вып. 2. С. 37 – 56.

Ефимов П. Г. Сохранение орхидных (Orchidaceae Juss.) как одна из задач охраны биоразнообразия // Биосфера. 2010. Т. 2, № 1. С. 50 – 58.

Зайцев Г. Н. Математическая статистика в экспериментальной ботанике. М. : Наука, 1984. 424 с.

Крюгер Л. В., Шардакова О. Н. Микосимбиотрофизм орхидных и некоторые вопросы их биологии // Микориза и другие формы консортивных связей в природе. Пермь : Изд-во Перм. гос. пед. ин-та, 1980. С. 20 – 28.

Куликов П. В., Филиппов Е. Г. Особенности микоризообразования в онтогенезе орхидных умеренной зоны в природе и культуре *in vitro* // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2003. Т. 108, вып. 1. С. 51 – 59.

Маракаев О. А., Тутова О. В. Активность окислительных ферментов и особенности развития микоризы в подземных органах *Dactylorhiza maculata* (L.) Soó на разных этапах онтогенеза // Бюл. Главного бот. сада. 2000. Вып. 180. С. 77 – 84.

Маракаев О. А., Тутова О. В. Динамика содержания углеводов в вегетативных органах *Dactylorhiza maculata* (L.) Soó (Orchidaceae) разных возрастных состояний в зависимости от погодных условий // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2009. Т. 114, вып. 4. С. 20 – 26.

Паушева З. П. Практикум по цитологии растений. М. : Агропромиздат, 1988. 255 с.

Плохинский Н. А. Биометрия. М. : Изд-во МГУ, 1970. 367 с.

Селиванов И. А. Микосимбиотрофизм как форма консортивных связей в растительном покрове Советского Союза. М. : Наука, 1981. 231 с.

Татаренко И. В. Орхидные России : жизненные формы, биология, вопросы охраны. М. : Агрус, 1996. 206 с.

Татаренко И. В. Микориза орхидных (Orchidaceae) Приморского края // Бот. журн. 1995. Т. 80, № 8. С. 64 – 72.

Татаренко И. В., Варывдина И. В. Экспериментальное изучение микоризы и морфогенеза побегов *Dactylorhiza fuchsii* (Orchidaceae) в зависимости от интенсивности фотосинтеза // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2006. Т. 111, вып. 4. С. 46 – 51.

Федченко Е. А., Боме Н. А., Колоколова Н. Н. Изучение микоризы *Platanthera bifolia* (L.) Rich. в лесных сообществах Тюменской области // Успехи современного естествознания. 2008. № 6. С. 130 – 131.

Arditti J. Aspect of orchid physiology // Advances in Bot. Research. 1979. Vol. 7. P. 421 – 465.

Brundrett M. C. Coevolution of roots and mycorrhizas of land plants // New Phytologist. 2002. Vol. 154. P. 275 – 304.

Burgeff H. Mycorrhiza of orchids // The orchids – a scientific survey / ed. C. L. Withner. N. Y. : Ronald Press, 1959. P. 361 – 395.

Cameron D. D., Leake J. R., Read D. J. Mutualistic mycorrhiza in orchids : evidence from plant-fungus carbon and nitrogen transfers in the green-leaved terrestrial orchid *Goodyera repens* // New Phytologist. 2006. Vol. 171. P. 405 – 416.

Currah R. S., Smreciu E. A., Hambleton S. Mycorrhizae and mycorrhizal fungi of boreal species of *Platanthera* and *Coeloglossum* (Orchidaceae) // Canadian J. of Botany. 1990. Vol. 68. P. 1171 – 1181.

## ДИНАМИКА РАЗВИТИЯ МИКОСИМБИОНТА

Gebauer G., Meyer M.  $^{15}\text{N}$  and  $^{13}\text{C}$  natural abundance of autotrophic and mycoheterotrophic orchids provides insight into nitrogen and carbon gain from fungal association // *New Phytologist*. 2003. Vol. 160. P. 209 – 216.

Hadley G. Orchid mycorrhiza // *Orchid biology – reviews and perspectives* / ed. J. Arditti. N.Y. : Cornell Univ. Press, 1982. Vol. 2. P. 83 – 118.

Látr A., Čuřiková M., Baláž M., Jurčák J. Mycorrhizas of *Cephalanthera longifolia* and *Dactylorhiza majalis*, two terrestrial orchids // *Ann. Bot. Fennici*. 2008. Vol. 45. P. 281 – 289.

Phillips R. D., Barrett M. D., Dixon K. W., Hopper S. D. Do mycorrhizal symbioses cause rarity in orchids? // *J. of Ecology*. 2011. Vol. 99. P. 858 – 869.

Radhika K. P., Rodrigues B. F. Orchid mycorrhizal colonization in *Rhyncostylis retusa* (L.) Blume // *Mycorrhiza News*. 2007. Vol. 19, № 3. P. 22 – 23.

Rasmussen H. N. Terrestrial orchids from seed to mycotrophic plant. Cambridge : Cambridge University Press, 1995. 444 p.

Rasmussen H. N. Recent developments in the study of orchid mycorrhiza // *Plant and Soil*. 2002. Vol. 244. P. 149 – 163.

Rasmussen H. N., Rasmussen F. N. Orchid mycorrhiza : implications of a mycophagous life style // *Oikos*. 2009. Vol. 118. P. 334 – 345.

Rasmussen H. N., Whigham D. F. Phenology of roots and mycorrhizas in orchid species differing in phototrophic strategy // *New Phytologist*. 2002. Vol. 154. P. 797 – 807.

Vakhrameeva M. G., Tatarenko I. V., Varlygina T. I., Torosyan G. K., Zagulskii M. N. Orchids of Russia and adjacent countries (within the borders of the former USSR). Konigstein : A.R.G. Gantner Verlag K.G., 2008. 690 p.

Williamson B., Hadley G. Penetration and infection of orchid protocorms by *Thanatephorus cucumeris* and other *Rhizoctonia* isolates // *Phytopathology*. 1970. Vol. 60, № 9. P. 1092 – 1096.

**ГНЕЗДОВАНИЕ ПЕНОЧКИ-ВЕСНИЧКИ  
(*PHYLLOSCOPUS TROCHILUS* LINNAEUS, 1758) (SYLVIIDAE, AVES)  
В ЕСТЕСТВЕННЫХ И УРБАНИЗИРОВАННЫХ МЕСТООБИТАНИЯХ  
КАРЕЛИИ**

**М. В. Матанцева, С. А. Симонов, Н. В. Лапшин**

*Институт биологии Карельского научного центра РАН  
Россия, 185910, Петрозаводск, Пушкинская, 11  
E-mail: mariamatantseva@gmail.com*

Поступила в редакцию 26.12.13 г.

**Гнездование пеночки-веснички (*Phylloscopus trochilus* Linnaeus, 1758) (Sylviidae, Aves) в естественных и урбанизированных местообитаниях Карелии.** – Матанцева М. В., Симонов С. А., Лапшин Н. В. – Исследование проведено в рамках проекта по изучению эколого-этологических адаптаций птиц, типичных для природных местообитаний, к урбанизированной среде. Цель работы – сравнительный анализ особенностей гнездования пеночки-веснички (модельный вид) в естественных и урбанизированных местообитаниях Карелии. Обнаружено, что сроки гнездования, предпочитаемые станции, места и способы расположения гнезд, характеристики кладок и специфика репродуктивных взаимоотношений весничек в лесу и в городе достоверно не различались, дистанция вспугивания птицы с гнезда в городе была ниже, а интенсивность звуковых сигналов тревоги выше, чем в лесу. Приводятся гипотезы, объясняющие полученные результаты.

*Ключевые слова:* пеночка-весничка, гнездовая экология, поведение, естественные и урбанизированные местообитания.

**Nesting of the willow warbler (*Phylloscopus trochilus* Linnaeus, 1758) (Sylviidae, Aves) in natural and urban habitats of Karelia.** – Matantseva M. V., Simonov S. A., and Lapshin N. V. – Our study was carried out within the framework of the “Ecological and behavioural adaptations of birds typical for natural habitats and the urban environment” project. The Willow Warbler was chosen as a model object in this investigation aimed to provide comparative analysis of the bird breeding behavior in natural and urban areas of Karelia. The breeding dates, preferable biotopes and nest sites, as well as the clutch characteristics and reproductive relations of Willow Warblers were found out to be similar in various conditions, whereas their flight distances were shorter and the alarm call intensity was higher in urban habitats than in forest ones. Possible explanations for the obtained results are given.

*Key words:* Willow Warbler, breeding ecology, behavior, natural and urban habitats.

## **ВВЕДЕНИЕ**

Антропогенное преобразование экосистем на протяжении многих лет считают глубокой научной проблемой, требующей всестороннего изучения, в том числе и в аспекте существования животных (Гладков, 1958; Ильичев, Фомин, 1988; Living Planet Report, 2010 и др.). Изучение антропогенно трансформированных экосистем оказалось перспективным направлением исследований и потому, что в связи с большим разнообразием формирующихся в них условий и высокой степенью доступности для исследователя такие системы предоставляют широкие возможности для изучения различных эколого-популяционных параметров и выяснения взаимо-

## ГНЕЗДОВАНИЕ ПЕНОЧКИ-ВЕСНИЧКИ

связей между ними (Пасхальный, 2004). Довольно часто в таких работах в качестве модельных объектов выступают птицы (Владышевский, 1975; Цыбулин, 1985; Клаустнитцер, 1990; Коровин, 2004; Houck, Cody, 2000 и др.). Во многих подобных исследованиях основное внимание уделено видовому составу и общей экологической характеристике птиц в городах и других трансформированных местообитаниях. Специальные публикации содержат конкретные описания реакций птиц на антропогенные воздействия в целом (Галушин, 1982; Козлов, 1988; Gracznuk, 1982; Houck, Cody, 2000; Fernández-Juricic, 2004; Butler et al., 2010; Minor, Urban, 2010 и др.) и непосредственно на присутствие человека и его активность в частности (Юргенсон, 1962; Владышевский, 2004; Cooke, 1980; Burger, Gochfeld, 1991; Fernández-Juricic et al., 2004; Blumstein, 2005 и др.). Несомненно, что многообразие условий, с которыми птицы сталкиваются в измененных человеком местообитаниях, и многообразие ответов на них требуют дальнейших исследований.

Особенно актуальными мы считаем работы, направленные на анализ закономерностей обитания диких птиц в искусственно созданных стациях, отличающихся от типичных для них естественных местообитаний; изучение адаптаций к разным формам трансформации среды; исследование реакций птиц на конкретные факторы антропогенной нагрузки. При этом важен сравнительный анализ особенностей экологии, поведения, физиологии и других проявлений жизнедеятельности птиц в антропогенно трансформированных и естественных (выступающих в качестве контроля) биотопах. Поскольку первой реакцией на изменение среды у таких высокоорганизованных животных, как птицы, как правило, является изменение поведения (Северцов, 1922; Хайнд, 1975; Мак-Фарленд, 1988 и др.), именно поведенческая, точнее эколого-этологическая, специфика обитания птиц в разных условиях особенно привлекает наше внимание в настоящее время.

Данное исследование проведено в рамках проекта по изучению эколого-этологических адаптаций птиц, типичных для природных местообитаний, к урбанизированной среде на примере пеночки-веснички (*Phylloscopus trochilus* Linnaeus, 1758) – представителя видов, обычных для естественных биотопов и при этом способных населять даже крупные города (Птицы городов России, 2012).

Цель работы – сравнительный анализ особенностей гнездования пеночки-веснички в естественных и урбанизированных местообитаниях Карелии. В каждом типе местообитаний было необходимо получить данные об особенностях выбора мест гнездования, способах построения и расположения гнезд, сроках гнездования и его особенностях, степени устойчивости птиц к антропогенному прессу и степени укрытости и доступности гнезд для человека и хищников.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Выявление места и роли эколого-этологических адаптаций в системе адаптаций птиц возможно только на основе стационарных многоплановых исследований с применением разнообразных методов. Поскольку основные задачи работы сводились к изучению поведения птиц, их реализация была возможна лишь при наблюдениях за индивидуально опознаваемыми особями. В связи с этим проводили отлов и мечение птиц номерными алюминиевыми и цветными пластиковыми

кольцами в индивидуальных комбинациях. В ходе работы регистрировали различные аспекты поведения, касающиеся гнездования, проводили поиск гнезд и наблюдения за ними.

При изучении выбора мест гнездования характеризовали биотопы, гнездовые микростанции и непосредственное окружение каждого гнезда, а также проводили анализ способа расположения и фиксации гнезда на субстрате. Указывали экспозицию летков, степень маскировки гнезд (в неровностях микрорельефа и растительности), степень надежности крепления постройки к субстрату и т. д. Оценку степени открытости и доступности гнезд проводили по следующим параметрам: 1) глубина расположения гнезда в пологе растительности (расстояние от внешней границы полога растительности, в котором находится гнездо, до гнезда); 2) индекс открытости гнезда его окружением (характеризует, насколько гнездо укрыто (не просматривается со стороны) растительностью, микрорельефом и т. п.; оценивается визуально – за 100 % мы принимаем площадь поверхности сферы радиусом 2 м, центром которой является гнездо); 3) индекс доступности гнезда (по шкале от 0 до 5 по мере возрастания доступности от полной невозможности достать гнездо до его полной открытости) для человека и хищников.

В качестве параметра, характеризующего степень устойчивости птиц к присутствию человека, была выбрана интенсивность звуковых сигналов тревоги у гнезда. При приближении наблюдателя регистрировали все проявления беспокойства, которые в результате были представлены в виде условно выделенных уровней активности: 1 – отсутствие слышимых проявлений беспокойства; 2 – наличие редких сигналов тревоги; 3 – регулярная тревога при приближении наблюдателя; 4 – очень активное беспокойство.

При статистической обработке ряды исходных данных проверяли на форму распределения тестом Колмогорова – Смирнова, на равенство дисперсий – *F*-тестом. При нормальном распределении данных в двух независимых выборках и равных дисперсиях сравнение средних величин признаков проводили с помощью двухвыборочного *t*-критерия для независимых выборок. При необходимости использовали его непараметрический аналог – *U*-критерий Манна – Уитни. Оценку связи и зависимости между величинами проводили, используя ранговую корреляцию Спирмена, независимую от формы распределения и мало чувствительную к выбросам. При проверке статистических гипотез использовали 5%-ный уровень значимости. Статистический анализ был проведен в программах Microsoft® Excel, SPSS и StatGraphics.

Исследования пеночек-весничек в урбанизированной среде были проведены в 2012 – 2013 гг. в г. Петрозаводске, в естественных местообитаниях – в 2007 – 2009 гг. в лесах Приладожья. Контролируемые участки в пределах урбанизированной среды были заложены в местах, обладающих различными характеристиками: в парковой зоне и в зоне многоэтажной жилой застройки в центральных районах города, а также в активно посещаемой людьми рекреационной зоне и в зоне частной застройки и огородов на городской периферии. Участки исследований в пределах естественных местообитаний входили в полосу обширных массивов смешанных лесов, редко посещаемых человеком, на юго-восточном побережье Ла-

## ГНЕЗДОВАНИЕ ПЕНОЧКИ-ВЕСНИЧКИ

дожского озера, в Олонецком районе Карелии. Подробная характеристика контролируемых здесь биотопов представлена в одной из наших прежних публикаций (Матанцева, Симонов, 2012).

В статью вошли данные по 56 гнездам, обнаруженным и прослеженным в указанные сезоны.

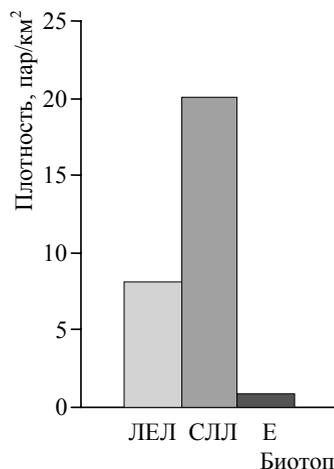
### РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

*Выбор мест гнездования.* Многолетние данные по биотопическому распределению весничек в Карелии приведены во многих работах (Зимин и др., 1976, 1993; Сазонов, 1997; Лапшин, 2001), поэтому мы не будем подробно останавливаться на этом вопросе. Наши данные, полученные в 2007 – 2013 гг., представлены на рис. 1 и 2. Отметим, что локальная плотность гнездования весничек в зелёных зонах города могла быть довольно высокой, что, по-видимому, связано как с концентрацией птиц в пригодных для их обитания участках в пределах высоко мозаичной среды, так и с большей доступностью кормов в урбанизированном ландшафте.

Пеночка-весничка предпочитает светлые микростации, поэтому, в частности, в условиях Приладожья, она редка в ельниках и доминирует в светлых сосново-лиственных лесах (ранговая корреляция Спирмена: положительная корреляция плотности гнездования с наличием сосны и берёзы в верхнем ярусе леса:  $r = 0.241$ ,  $p = 0.034$  и  $r = 0.264$ ,  $p = 0.022$  соответственно). Причем более охотно весничка заселяет приопушечные станции (являющиеся наиболее светлыми в лесу), что подтверждает данные о ее светолюбивости (Птушенко, 1954; Мартынов, 1973; Gotzman, 1965; Jabłoński, 1969 и др.).

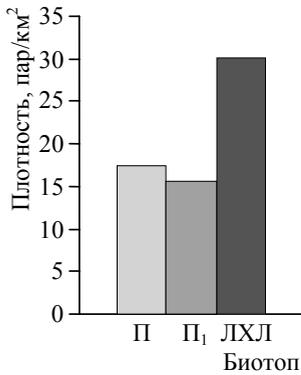
Подобное предпочтение окраинных местообитаний отмечено и в городе. При этом птицы избегали сплошных массивов лесонасаждений и однородной парковой растительности. Обычно они гнездились по периферии зеленых зон, выбирая микростации с выраженным кустарниковым ярусом, под пологом которого гнезда оказывались хорошо замаскированы. При соблюдении этих условий спектр мест их гнездования распространялся от высоко урбанизированных территорий во дворах многоэтажных жилых зданий до сохранившихся выделов лесных биотопов в местах, мало посещаемых человеком.

Наблюдаемые нами способы расположения гнезд весничек отражены в табл. 1 и 2. Чаще всего они гнездятся на поверхности земли, реже (обычно в сырых местах) – на кочках и корнях упавших деревьев. В 2012 г. также на сыром участке было найдено гнездо, размещенное в иве на высоте около 0.5 м. Разнообразие способов расположения гнезд в урбанизированной среде (индекс Шеннона – 2.80) не



**Рис. 1.** Биотопическое распределение и плотность гнездования весничек в Приладожье: ЛЕЛ – листовинно-еловые леса, СЛЛ – сосново-лиственные леса, Е – еловые леса

превышало таковое в сплошных массивах леса (2.55): сравнение индексов Шеннона по *t*-критерию:  $t = 0.02$ ,  $t_{\text{табл}} = 2.00$ ,  $p > 0.05$ .



**Рис. 2.** Биотопическое распределение и плотность гнездования весничек в Петрозаводске: П – полоса древесно-кустарниковой растительности с выраженным травянистым ярусом в промышленной зоне города; П₁ – полоса древесно-кустарниковой растительности с выраженным травянистым ярусом в жилом районе города; ЛХЛ – лиственно-хвойный лес на периферии города

При анализе ориентации летков в гнездах относительно сторон света не было выявлено определенных закономерностей (рис. 3). В частности, было бы логично предположить, что на побережье Ладожского озера, где обычны бризы, птицы будут располагать гнезда «от ветра», направляя леток на север или юг. Однако многие гнезда, даже находящиеся на самом берегу, в нескольких десятках метров от воды, были ориентированы летком на запад, т. е. по направлению к ветру, дующему с озера (в том числе и на склонах прибрежных валов, идущих параллельно берегу). В большинстве случаев и в лесу, и в городе было очевидно, что ориентацию гнезда определяло его ближайшее окружение, например, экспозиция склона или неровности субстрата.

*Сроки гнездования.* И в Приладожье, и в Петрозаводске в годы исследований более 75 % весничек начинали откладку яиц в последней декаде мая – первой декаде июня (рис. 4). Эти сроки обычны для начала гнездования весничек в данном регионе (Лапшин, 2001). Самая ранняя кладка (18 мая) была отмечена в Приладожье. Начало гнездостроения обычно приходилось на середину мая. Значительная растянутость сроков размножения и наличие поздних кладок преимущественно связаны с повторным гнездованием после гибели гнезда или выводка и в меньшей степени – с более поздним прилетом части особей. Бициклию у птиц этого вида в Карелии не регистрировали (Лапшин, 2001).

более поздним прилетом части особей. Бициклию у птиц этого вида в Карелии не регистрировали (Лапшин, 2001).

**Таблица 1**

Места и способы расположения гнезд веснички в Приладожье

Субстрат	Способ расположения	Способ маскирования	<i>n</i>
1	2	3	4
На земле	В неровностях субстрата	Среди сучьев валежника или среди корней и/или под листовым опадом	4
		В зарослях кустарничковой и/или травянистой растительности и/или во мху	7
	На ровной поверхности	Под еловой лапой или под прикрытием крупной ветви лиственного дерева	9
		В зарослях травянистой и/или кустарничковой растительности	2
	На склоне (частично углублено в склон)	Под еловой лапой или под прикрытием крупной ветви лиственного дерева	1
		В зарослях травянистой и/или кустарничковой растительности	1

## ГНЕЗДОВАНИЕ ПЕНОЧКИ-ВЕСНИЧКИ

**Окончание табл. 1**

1	2	3	4
Стенка дренажной канавы / окопа		В толще мха + в зарослях травянистой и/или кустарничковой растительности + может быть «прикрыто» еловой лапой	1
Замшелая кочка (обычно мохово-черничная – бывшая прикорневая часть, реже – замшелый ствол упавшего дерева)	В верхней части кочки, под слоем мха – полностью заглублено в кочку, как в нору	«Покрывало» из мха, полностью скрывающее гнездо	7
Выворотень	В земляной части выворотня, в нише высоко над землей	Среди корней выворотня	1

*Характеристика кладок.* Кладки веснички в сезоны исследований в Приладожье в среднем включали  $6.15 \pm 0.12$  ( $n = 34$ ) яиц, в Петрозаводске –  $6.32 \pm 0.19$  ( $n = 22$ ). Минимальный размер кладки составил 4 яйца (завершенная поздняя кладка), максимальный – 8. Сходные данные получены и в других точках Северо-Запада России (Божко, 1958; Паевский, 1991; Лапшин, 2001). Окраска яиц веснички на разных участках исследований соответствовала характерной для вида в пределах индивидуальной изменчивости (Птушенко, 1954; Simms, 1985; Snow, Perrins, 1998).

**Таблица 2**

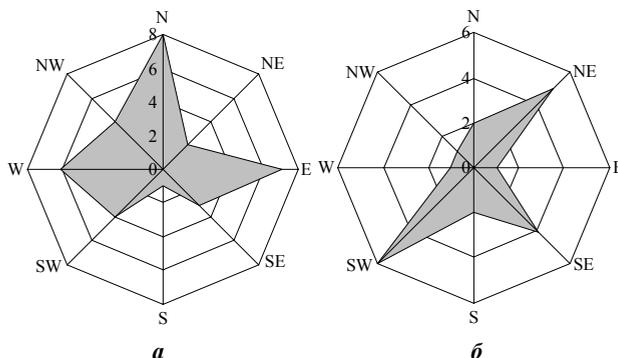
Места и способы расположения гнезд веснички в Петрозаводске

Субстрат	Способ расположения	Способ маскирования	<i>n</i>
На земле	На склоне (частично углублено в склон)	В зарослях травянистой и/или кустарничковой растительности и под листовым опадом	2
	На ровной поверхности		10
	В неровностях субстрата		3
		В зарослях травянистой растительности и валежнике	1
Стенка дренажной канавы / крутой склон	На склоне (частично углублено в склон)		1
На краю обрыва	На краю мелиоративной канавы	Среди сучьев валежника или среди корней и под листовым опадом	2
	На самом краю скалы		1
В иве	В розетке стволиков	Замаскировано листьями и ветвями растения-субстрата	1

*Степень укрытости и доступности гнезд.* Статистически подтвержденных различий в степени укрытости гнезд пеночек в лесу и в городе по выбранным параметрам не выявлено (тест Манна – Уитни: по всем параметрам  $p > 0.05$ ). Допустимо, что отсутствие однозначных ответов на поставленные вопросы может быть обусловлено недостаточным объемом выборок по каждому из параметров. На настоящий момент, согласно полученным данным, основные параметры гнездо-

строения весничек оказались высоко стереотипными, не различающимися в разных условиях.

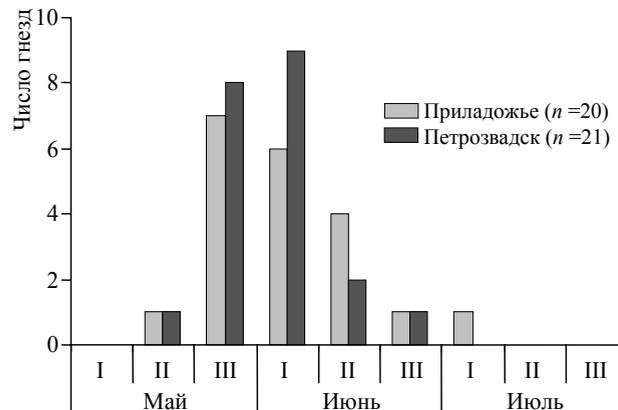
*Степень устойчивости к антропогенному прессу.* В целом веснички в гнездовой период отличаются скрытым поведением, направленным на то, чтобы не выдать место расположения гнезда. Однако при нахождении в гнезде птенцов накануне вылета они могут проявлять открытую визуальную демонстрацию тревоги. Такое происходило на всех участках исследований. Обычно в случаях визуального



**Рис. 3.** Соотношение гнезд с различной ориентацией летков, % (указано *n*): *a* – Приладожье; *б* – Петрозаводск

проявления беспокойства наблюдали и повышенную звуковую активность, начинавшуюся сразу же, как птицы замечали наблюдателя, даже если он находился еще далеко от гнезда.

При этом была выявлена более высокая степень проявления звуковых сигналов беспокойства весничек в городе по сравнению в лесом (тест Манна – Уитни:  $W_{33,45} = 588.5$ ;  $p = 0.026$ ). Птицы, гнездящиеся в местах, часто посещаемых людьми, более открыто проявляли беспокойство, чем населяющие труднодоступные для человека леса. Возможно, это связано с тем, что люди обычно не обращают внимания на тихие сигналы беспокойства птеночек и не ищут гнезда, ориентируясь на них.



**Рис. 4.** Сроки начала гнездования (дата откладки первого яйца)

Птеночки в условиях шумного города не являются механизмом защиты потомства птеночек от человека, а другие возможные разорители гнезд в городах, вероятно, ориентируются не столько при помощи слуха, сколько при помощи зрения и обоняния. В отличие от этого, в лесу беспокойство птиц более заметно, и хищники могут реагировать именно на него. Поэтому птицы в лесу ведут себя осторожнее. В городах в этом нет необходимости, а на общем фоне более активного беспокойства птиц со стороны внешней среды, они перманентно могут быть более «растре-

## ГНЕЗДОВАНИЕ ПЕНОЧКИ-ВЕСНИЧКИ

воженными». Отметим, что на данный момент это лишь предположение, нуждающееся в дальнейшей проверке.

Еще одним параметром оценки устойчивости птиц к антропогенному прессу является *дистанция вспугивания особи, находящейся в гнезде, при приближении к гнезду наблюдателя*. Анализ данных подтвердил наше предположение о том, что в городе птицы подпускают человека ближе, чем в лесу (тест Манна – Уитни:  $W_{24,36} = 636.5$ ;  $p = 0.006$ ). По-видимому, это связано с большей терпимостью городских птиц к человеку ввиду его постоянного присутствия, к тому же, как правило, не представляющему угрозы для гнезд.

*Репродуктивные взаимоотношения.* Обычно веснички формируют социально моногамные пары, однако полигиния для них не исключена (Лапшин, 1975, 1983; Паевский, 1991; Naartman, 1969; Neergaard, Arvidson, 1995 и др.). Применение методов молекулярно-генетического анализа в Карелии позволило выявить высокую долю «скрытой» полигинии у этих птиц, ведущей к появлению экстрапарного потомства (Лапшин и др., 2007; Lapshin et al., 2013). Явная полигамия, когда один самец одновременно образовывал пары с двумя самками, в годы исследований дважды была зарегистрирована в Приладожье и один раз в Петрозаводске. Во всех трех случаях полигамия наблюдалась при высокой локальной плотности поселений птиц. В лесу птицы концентрировались в наиболее предпочитаемых микростациях (гнездование в которых отмечалось ежегодно), а в городе – в сравнительно изолированной зеленой зоне, окруженной промышленной и жилой застройкой.

*Успешность размножения, причины гибели гнезд.* Успешность размножения весничек в сезоны исследований оказалась довольно высокой: 73.3% в Приладожье и 83.1% в Петрозаводске (рассчитана как отношение числа вылетевших из гнезд птенцов к числу отложенных яиц). В табл. 3 представлены причины гибели потомства, основная из которых – хищничество разных животных. В Приладожье один из главных разорителей – обыкновенная гадюка. Кроме того, гнезда разоряли серые вороны и мелкие куньи. Одно гнездо в лесу в зоне, посещаемой людьми, разорили собаки. Некоторые кладки погибали из-за повреждения скорлупы наземными улитками и слизнями. Часть гнезд птицы бросали после того, как в гнездо подкладывала яйцо кукушка. В городе гнезда могли разорять серые вороны, кошки, собаки и грызуны.

**Таблица 3**  
Причины гибели потомства пеночки-веснички в сезоны исследований

Причины гибели	Приладожье		Петрозаводск	
	<i>n</i>	%	<i>n</i>	%
1	2	3	4	5
Число проконтролированных яиц	191		142	
Неоплодотворенные яйца и эмбриональная смертность	7	3.7	2	1.4
Брошено после откладки в гнездо яйца кукушкой	8	4.2	0	0
Брошено после того, как на кладку заполз слизень	7	3.7	0	0
Гнездо разорено хищниками	11	5.8	0	0
Всего	33	17.3	2	1.4
Число проконтролированных птенцов	158		140	
Птенец отставал в развитии	1	0.6	0	0

Окончание табл. 3

1	2	3	4	5
Гнездо разорено хищниками	17	10.8	15	10.7
Брошено после нападения на гнездо муравьев	0	0	7	5.0
Всего	18	11.4	22	15.7
Общее число потомков	191		142	
Неоплодотворенные яйца и эмбриональная смертность	7	3.7	2	1.4
Брошено после откладки в гнездо яйца кукушкой	8	4.2	0	0
Брошено после того, как на кладку заполз слизень	7	3.7	0	0
Птенец отставал в развитии	1	0.5	0	0
Гнездо разорено хищниками	28	14.7	15	10.6
Брошено после нападения на гнездо муравьев	0	0	7	4.9
Всего	51	26.7	24	16.9

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате исследований обнаружено, что сроки гнездования, предпочитаемые станции, места и способы расположения гнезд, характеристики кладок и специфика репродуктивных взаимоотношений весничек в лесу и в городе оказались сходными, что, по-видимому, определяется жесткими видовыми стереотипами. При этом в разных типах местообитаний отмечены значимые различия по параметрам, характеризующим степень устойчивости птиц к антропогенному прессу. Дистанция вспугивания птицы с гнезда в городе оказалась ниже, а интенсивность звуковых сигналов тревоги выше, чем в лесу, что связано с особенностями обитания пеночек в различных условиях среды и приспособлениями к ним. В городе веснички проявляют большую терпимость к человеку, подпуская его ближе к гнездам, чем в лесу. Очевидно, такая толерантность необходима особям, населяющим урбанизированные территории с постоянным присутствием людей, которые к тому же обычно не представляют опасности. Лабильность поведения птиц, позволяющая им проявлять такую толерантность, в свою очередь, обеспечивает им возможность гнездования даже в городах. С другой стороны, веснички в лесу ведут себя более скрытно и осторожно, чем в городе, что, очевидно, направлено на сохранение гнезд в таких условиях, когда беспокойное поведение может привлечь их разорителей.

Таким образом, весничка является видом, способным населять как естественные природные местообитания, так и высоко урбанизированную среду, сохраняя определенные стереотипы гнездования, но проявляя высокую степень лабильности в выборе местообитаний с различной антропогенной нагрузкой и изменяя свое поведение в зависимости от условий обитания. В заключение следует отметить, что при создании в городах зеленых зон, отвечающих основным требованиям птиц этого вида к местам гнездования с высокой степенью надежности, можно ожидать их заселения весничкой даже в высоко урбанизированной среде.

*Данные в условиях города получены при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 12-04-31872\_мол\_а).*

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Божко С. И.* Материалы по размножению и питанию пеночек (*Phylloscopus*) в пригородных парках Ленинграда // Вестн. Ленингр. ун-та. 1958. Т. 15, вып. 3. С. 81 – 92.

## ГНЕЗДОВАНИЕ ПЕНОЧКИ-ВЕСНИЧКИ

Владышевский Д. В. Птицы в антропогенном ландшафте. Новосибирск : Наука. Сиб. отд-ние, 1975. 200 с.

Владышевский А. Д. Значение фактора беспокойства для диких птиц и млекопитающих : дис. ... канд. биол. наук. Красноярск, 2004. 230 с.

Галушин В. М. Адаптации хищных птиц к современным антропогенным воздействиям // Зоол. журнал. 1982. Т. 61, вып. 7. С. 1088 – 1095.

Гладков Н. А. О географической изменчивости численности видов и численности особей // Проблемы зоогеографии суши. Львов : Изд-во Львовск. ун-та, 1958. С. 17 – 21.

Зимин В. Б., Лапшин Н. В., Анненков В. Г. Влияние различных способов осветления листовенно-хвойных молодняков на орнитофауну // Воздействие 2,4-Д на биогеоценозы листовенно-сосновых молодняков. Петрозаводск : Изд-во Карельск. фил. АН СССР, 1976. С. 138 – 147.

Зимин В. Б., Сазонов С. В., Лапшин Н. В., Хохлова Т. Ю., Артемьев А. В., Анненков В. Г., Яковлева М. В. Орнитофауна Карелии / Карельский науч. центр РАН. Петрозаводск, 1993. 220 с.

Ильчев В. Д., Фомин В. Е. Орнитофауна и изменение среды (на примере Южно-Уральского региона). М. : Наука, 1988. 248 с.

Клаустнитцер Б. Экология городской фауны. М. : Мир, 1990. 248 с.

Козлов Н. А. Птицы Новосибирска (пространственно-временная организация населения) / отв. ред. Ю. С. Равкин. Новосибирск : Наука. Сиб. отд-ние, 1988. 158 с.

Коровин В. А. Птицы в агроландшафтах Урала. Екатеринбург : Изд-во Урал. ун-та, 2004. 504 с.

Лапшин Н. В. К вопросу о полигинии у некоторых воробьиных птиц южной Карелии // II Всесоюз. конф. молодых ученых по вопросам сравнительной морфологии и экологии животных. М. : Наука, 1975. С. 168 – 169.

Лапшин Н. В. Факультативная полигиния у веснички *Phylloscopus trochilus* (L.) в условиях таежного Северо-запада РСФСР // Фауна и экология птиц и млекопитающих Северо-запада СССР / Карельский филиал АН СССР. Петрозаводск, 1983. С. 34 – 41.

Лапшин Н. В. Изучение годовых циклов дальних трансконтинентальных мигрантов Палеарктики (на примере пеночек рода *Phylloscopus* Карелии) // Достижения и проблемы орнитологии Северной Евразии на рубеже веков : тр. междунар. конф. «Актуальные проблемы изучения и охраны птиц Восточной Европы и Северной Азии» / под ред. Е. Н. Курочкина, И. И. Рахимова. Казань : МАГАРИФ, 2001. С. 394 – 412.

Лапшин Н. В., Топчиева Л. В., Малышева И. Е., Токарева Н. П. Исследование механизмов функционирования периферийных популяций дальних трансконтинентальных мигрантов на примере воробьиных птиц Северной Европы // Биологія ХХІ століття : теорія, практика, викладання : матеріали міжнародної наукової конференції. Київ : Фітосоціоцентр, 2007. С. 433 – 435.

Мак-Фарленд Д. Поведение животных : психобиология, этология и эволюция / пер. с англ. М. : Мир, 1988. 520 с.

Мартынов Е. Н. Шкала светолюбия лесных воробьиных птиц // Лесоводство, лесные культуры и почвоведение. Л. : Изд-во Ленингр. ун-та, 1973. Вып. 1. С. 72 – 75.

Матанцева М. В., Симонов С. А. Особенности территориального поведения славков (*Sylvia*) на северной периферии ареала (южная Карелия) // Экология. 2012. № 3. С. 204 – 209.

Паевский В. А. Биология гнездования пеночки-веснички (*Phylloscopus trochilus*) на Куршской косе Балтийского моря // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1991. Т. 239. С. 108 – 114.

Пасхальный С. П. Север, птицы, люди. Екатеринбург : Изд-во Урал. гос. ун-та, 2004. 334 с.

Птушенко Е. С. Семейство славковые Sylviidae // Птицы Советского Союза. М. : Сов. наука, 1954. Т. 6. С. 142 – 398.

Птицы городов России / отв. ред. В. М. Храбрый. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2012. 513 с.

Сазонов С. В. Орнитофауна заповедников и национальных парков северной тайги Восточной Фенноскандии и ее зоогеографический анализ / Карельский науч. центр РАН. Петрозаводск, 1997. 116 с.

Северцов А. Н. Общие вопросы эволюции. Эволюция и психика. Собрание сочинений. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1922. Т. 3. 530 с.

Хайнд Р. Поведение животных. Синтез этологии и сравнительной психологии. М. : Мир, 1975. 855 с.

Цыбулин С. М. Птицы диффузного города (на примере Новосибирского Академгородка). Новосибирск : Наука. Сиб. отд-ние, 1985. 169 с.

Юргенсон П. Б. Роль фактора беспокойства в экологии зверей и птиц // Зоол. журн. 1962. Т. 73, вып. 7. С. 1056 – 1060.

Arvidson B. A., Neergaard R. Mate choice in the Willow Warbler – A field experiment // Behav. Ecol. Sociobiol. 1991. Vol. 29. P. 225 – 229.

Blumstein D. T., Fernández-Juricic E., Zollner P. A., Garity S. C. Inter-specific variation in avian responses to human Disturbance // J. of Applied Ecology. 2005. Vol. 42. P. 943 – 953.

Burger J., Gochfeld M. Human distance and birds : tolerance and response distances of resident and migrant species in India // Environmental Conservation. 1991. Vol. 18. P. 158 – 165.

Butler S. J., Boccaccio L., Gregory R. D., Voříšek P., Norris K. Quantifying the impact of land-use change to European farmland bird populations // Agriculture, Ecosystems and Environment. 2010. Vol. 137. P. 348 – 357.

Cooke A. S. Observations on how close certain passerine species will tolerate an approaching human in rural and suburban areas // Biol. Conservation. 1980. Vol. 18. P. 85 – 88.

Fernández-Juricic E. Spatial and temporal analysis of the distribution of forest specialists in an urban-fragmented landscape (Madrid, Spain) – Implications for local and regional bird conservation // Landscape and Urban Planning. 2004. Vol. 69. P. 17 – 32.

Fernández-Juricic E., Vaca R., Schroeder N. Spatial and temporal responses of forest birds to human approaches in a protected area and implications for two management strategies // Biological Conservation. 2004. Vol. 117, № 4. P. 407 – 416.

Gotzman I. Pszyczynek do snajmosce biologije legowej gatunkow z zodraju *Phylloscopus* boie // Notatki ornitol. 1965. Т. 6, № 3 – 4. S. 46 – 55.

Graczyk R. Ecological and ethological aspects of synantropization of birds // Mem. Zool. 1982. № 37. P. 79 – 91.

Haartman L. von. The nesting habits of Finnish birds. 1. Passeriformes // Commentat. Biol. Soc. Sci. Fennica. 1969. Vol. 32. P. 1 – 178.

Houck M. C., Cody M. J. Wild in the City // Portland, Oregon : Oregon Historical Society Press, 2000. 427 p.

Jabłoński B. Zagadnienie oswietlenia gniazd ptakow na przykladzie gatunkow rodzaju *Phylloscopus* boie // Ekol. polska. 1969. Т. 15, № 1. S. 45 – 53.

Lapshin N. V., Topchieva L. V., Matantseva M. V., Simonov S. A., Malysheva I. E., Kancerova N. P. Ecological features of migrating Passerines (analysis with molecular biology techniques involved // Biol. Bull. 2013. Vol. 40, № 10. P. 815 – 822.

Living Planet Report / Global Footprint Network. 2010. 118 p. URL: [http://www.footprint-network.org/en/index.php/GFN/page/2010\\_living\\_planet\\_report/](http://www.footprint-network.org/en/index.php/GFN/page/2010_living_planet_report/) (дата обращения: 20.11.2013).

Minor E., Urban D. Forest bird communities across a gradient of urban development // Urban Ecosyst. 2010. Vol. 13. P. 51 – 71.

Neergaard R., Arvidson B.A. Polygyny in the Willow Warbler *Phylloscopus trochilus* in Swedish Lapland // Ibis. 1995. Vol. 137. P. 64 – 69.

Simms E. British Warblers. London : Collins, 1985. 432 p.

Snow D., Perrins C. M. The Birds of the Western Palearctic. Vol. 2. Passerines. Oxford ; New York : Oxford University Press, 1998. P. 1009 – 1694.

УДК 582.28(470.316-751.2)

## АККУМУЛЯЦИЯ ТЯЖЕЛЫХ МЕТАЛЛОВ ГРИБАМИ НА ТЕРРИТОРИИ НАЦИОНАЛЬНОГО ПАРКА «ПЛЕЩЕЕВО ОЗЕРО»

А. Н. Пельгунов, Л. А. Пельгунова

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

Поступила в редакцию 03.06.13 г.

**Аккумуляция тяжелых металлов грибами на территории Национального парка «Плещеево озеро».** – Пельгунов А. Н., Пельгунова Л. А. – Приводятся сведения о накоплении тяжелых металлов 4 видами грибов. Всего найдено 11 элементов. Наибольшее число металлов найдено у *Boletus edulis*, а наибольшее накопление отдельных элементов отмечено у *Paxillus involutus*. Небольшое количество металлов и их незначительная концентрация в грибах говорят о слабом антропогенном загрязнении данной местности.

*Ключевые слова:* тяжелые металлы, грибы, Национальный парк «Плещеево озеро».

**Heavy metal accumulation by fungi in the National Park «Lake Pleshcheyevo».** – Pelgunov A. N. and Pelgunova L. A. – The paper provides information of the accumulation of heavy metals by 4 fungi species. 11 elements were found in total. The greatest number of metals was found in *Boletus edulis*, and the highest accumulation of individual elements was noted in *Paxillus involutus*. The small amount of metals and their low concentration in the fungi speak of insignificant anthropogenic pollution of the area.

*Key words:* fungi, heavy metals, National Park «Pleshcheyevo lake».

### ВВЕДЕНИЕ

В современный период окружающая среда и биосфера Земли под воздействием хозяйственной деятельности человека испытывают огромную многофакторную нагрузку, которая особенно возросла с середины 50-х гг. прошлого столетия, когда практически повсеместно в мире резко увеличились темпы индустриализации. В результате хозяйственной деятельности человека в биологические системы попадает значительное количество токсических веществ, наиболее опасными из которых для биосферы являются ионы тяжелых металлов. Список металлов, потенциально опасных даже в следовых количествах, очень большой (от лития до плутония). Количество, при котором некоторые тяжелые металлы становятся потенциально опасными для окружающей среды, зависит не только от степени загрязнения ими гидросферы или атмосферы, но и от химических особенностей металла и от деталей его биохимического цикла.

Среди живых организмов, населяющих экосистемы суши, базидиальные макромицеты обладают большой активной биоабсорбцией тяжелых металлов, тем самым включая их в биогеохимические циклы (Иванов и др., 2008). Грибы могут аккумулировать тяжелые металлы во много раз больше, чем в используемом субстрате. Причем разные виды грибов имеют свою специфику в накоплении тяжелых

металлов и мышьяка. Проведенные исследования показали, что эта специфика определяется биологическими особенностями видов грибов и условиями их произрастания (Щеглов, Цветнова, 2002). Высокая абсорбция тяжелых металлов делает грибы хорошими биоиндикаторами загрязнения ими обследуемой территории.

Национальный парк «Плещеево озеро» расположен в 130 км от Москвы в Переславском районе Ярославской области, практически в центре «Золотого кольца». Данный водоем и окружающие его леса являются историко-культурным достоянием России. Несмотря на то, что Национальный парк находится в густонаселенном месте, проведенные нами работы по изучению химического состава воды в озере и содержания тяжелых металлов в рыбах (Пельгунов, 2003), показали, что данное озеро незначительно загрязнено в результате антропогенного воздействия.

Цель данной работы – изучение загрязнения тяжелыми металлами наземных экосистем.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объект исследования – грибы (Царство грибы: Fungi; Basidiomycetes). Для анализа были взяты следующие виды грибов:

- 1) Белый гриб (*Boletus edulis*) – относится к симбиотрофам;
- 2) Подосиновик красноголовый (*Leccinum aurantiacum*) – относится к симбиотрофам;
- 3) Масленок обыкновенный (*Snillus luteus*) – относится к симбиотрофам;
- 4) Свинушка тонкая (*Paxillus involutus*) – относится к сапрофитам (на подстилке).

Все пробы грибов собирались на территории Национального парка «Плещеево озеро» в августе 2003 г., не ближе 3 – 4 км от шоссе дорог, в радиусе 3 – 5 км к западу от Плещеева озера. Лес смешанный, преобладает сосна, ель, местами осины, березы, в болотинах ивняк. Почва в основном дерново-подзолистая, встречаются болотные почвы. Бралась обобщенные пробы от 1.4 до 1.9 кг каждого вида. Пробы высушивали в сушильном шкафу при температуре 90 – 100°C до воздушно-сухой массы и измельчались.

### Анализ содержания тяжелых металлов

*Рентгенофлуоресцентная спектроскопия.* Применение данного метода позволяет проводить быстрый одновременный анализ как главных, так и следовых элементов. Абсолютная чувствительность данного метода очень высока – в среднем  $10^{-10}$  %. В то же время для проведения анализа не требуется сложной пробоподготовки: для биологических проб, например, достаточно простого высушивания. Возможно проведение неразрушающего анализа.

Образцы исследовались на спектрометре S2 PICOFOX (производитель Bruker AXS, Германия). Указанный прибор имеет генератор рентгеновского излучения, преобразуемого в однородное с помощью Ni/C многослойного монохроматора. Основное отличие от традиционного РФА метода – это использование монохроматического излучения и оптики для полного отражения. Основное преимущество

## АККУМУЛЯЦИЯ ТЯЖЕЛЫХ МЕТАЛЛОВ ГРИБАМИ

TXRF метода – это отсутствие эффекта памяти, что позволяет проводить определение таких непроводящих элементов, как сера и фосфор.

*Опτικο-эмиссионная масс-спектрометрия.* Определение некоторых химических элементов, обнаружение которых невозможно методом, указанным выше по конструктивным причинам, проводилось с помощью оптико-эмиссионной масс-спектрометрии.

Работы проводились на ИСП спектрометре VISTA PRO с системой лазерной абляции SOLIS-500 (производитель Verian, Швейцария).

Установка позволяет проводить быстрое одновременное определение 75 элементов в пробе на уровне концентраций от десятых долей ppb ( $\mu\text{g/l}$ ) до процента.

Для данного оборудования пробы предварительно растворялись в азотной кислоте ОСЧ на микроволновой установке высокого давления MARS (США) и далее анализировались как растворы.

### РЕЗУЛЬТАТЫ

Собранные и обработанные грибы исследовались на содержание следующих элементов (всего 24) – калий (K), кальций (Ca), титан (Ti), ванадий (V), хром (Cr), марганец (Mn), железо (Fe), кобальт (Co), никель (Ni), медь (Cu), цинк (Zn), мышьяк (As), рубидий (Rb), стронций (Sr), иттрий (Y), молибден (Mo), кадмий (Cd), олово (Sn), сурьма (Sb), вольфрам (W), осмий (Os), ртуть (Hg), свинец (Pb), висмут (Bi).

Результаты исследований представлены в таблице. Всего у обследованных видов грибов было обнаружено 11 элементов. Два из них относятся к элементам, на которые установлены ПДК (Санитарные правила и нормы, 2002). Это ртуть – 0.05 мг/кг сырой массы (с.м.) и свинец – 0.5 мг/кг с.м. Оба эти элемента были обнаружены только в белых грибах. Авторы пересчитали на сырой вес грибов количество найденных у них тяжелых металлов. Белый гриб содержит ртуть в количестве 0.02 мг/кг с.м., что значительно ниже ПДК, и свинец – 0.5 мг/кг, что не превышает ПДК. По количеству зарегистрированных элементов грибы располагаются следующим образом: белый гриб – 11 элементов; свинушка тонкая – 7; подосиновик красноголовый – 6; масленок – 5. Есть разница и в накоплении различных элементов. Так, белый гриб накапливает больше других грибов кальций (Ca), рубидий (Rb). Свинушка тонкая – калий (K), железо (Fe), цинк (Zn), стронций (Sr). Подосиновик красноголовый – медь (Cu). Масленок обыкновенный накапливает наименьшее число элементов, и их содержание в нем имеет средние значения.

Содержание тяжелых металлов в пробах шляпочных грибов,  
мг/кг воздушно-сухой массы

Элемент	<i>Boletus edulis</i> (Белый гриб)	<i>Leccinum aurantiacum</i> (Подосиновик красноголовый)	<i>Suillus luteus</i> (Масленок обыкновенный)	<i>Paxillus involutus</i> (Свинушка тонкая)
1	2	3	4	5
Калий (K) $\pm 4.6\%$	313.5	342.7	324.09	394.5
Кальций (Ca) $\pm 4.2\%$	4.15	1.98	2.92	3.54

## Окончание таблицы

1	2	3	4	5
Хром (Cr) $\pm 5.3\%$	0.06	–	–	–
Железо (Fe) $\pm 3.8\%$	0.33	1.21	0.45	2.03
Никель (Ni) $\pm 6.1\%$	0.02	–	–	–
Медь (Cu) $\pm 6.7\%$	0.053	0.063	–	0.016
Цинк (Zn) $\pm 5.3\%$	1.14	0.77	1.40	2.30
Рубидий (Rb) $\pm 8.1\%$	0.05	0.02	0.04	0.03
Стронций (Sr) $\pm 6.9\%$	0.007	–	–	0.04
Ртуть (Hg) $\pm 7.5\%$	0.002	–	–	–
Свинец (Pb) $\pm 4.9\%$	0.05	–	–	–

Необходимо отметить, что это ранжирование грибов по количеству и массе накопления тяжелых металлов относится только к данной территории. В других районах могут быть другие виды металлов и иное их количество в субстрате, что скажется на накоплении тяжелых металлов разными видами грибов.

## ОБСУЖДЕНИЕ

Сильная вариабельность содержания тяжелых металлов в плодовых телах базидиальных макромицетов отчасти может быть объяснена эколого-трофическими особенностями и таксономической принадлежностью отдельных видов (Иванов и др., 2008), а определяющим фактором накопления тяжелых металлов в плодовых телах грибов является не тип леса, а степень загрязнения лесных местообитаний (Чураков и др., 2004).

У высших грибов наблюдается избирательность в накоплении металлов из почвы, хотя строгой корреляции между концентрацией в грибах и почве не обнаружено. Содержание тяжелых металлов в плодовом теле грибов варьирует в широких пределах. По сравнению с почвой в грибах обнаруживают в 30 – 500 раз больше таких металлов, как ртуть, кадмий, свинец и некоторые другие. По накоплению тяжелых металлов грибы относятся к макроконцентраторам, высокие значения концентрации элементов характерны для видов родов *Agaricus* > *Boletus* > *Lactarius* (Горельшев, Калининко, 2003).

По данным Т. Л. Егошиной с соавторами, концентрация железа в плодовых телах большинства видов трубчатых грибов выше, чем в плодовых телах пластинчатых грибов (Егошина и др., 2004). В нашем случае, наоборот, значительно больше накапливает железа (так же, как и цинка) свинушка тонкая, чем три вида трубчатых грибов.

В настоящее время, несмотря на большое количество работ по данной теме, не выделены виды грибов, которые могли бы служить универсальным биоиндикатором загрязнения местности тяжелыми металлами. Но, тем не менее, А. И. Щеглов и О. Б. Цветнова (2002) считают, что (в первом приближении) лучшими биоиндикаторами тяжелых металлов являются горькушка (*Lactarius rufus*) и желчный гриб (*Tylopilus felleus*).

Поэтому для сравнения разных территорий необходимо брать одинаковые виды грибов, а для характеристики обследуемого района – несколько видов, которые

## АККУМУЛЯЦИЯ ТЯЖЕЛЫХ МЕТАЛЛОВ ГРИБАМИ

достаточно хорошо покажут, насколько данный район загрязнен тяжелыми металлами. При этом надо учитывать, что сапротрофные базидиомицеты больше накапливают свинец, цинк, мышьяк; ксилотрофные макромицеты – железо, марганец, хром; симбиотрофы – кобальт (Иванов и др., 2008).

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Национальный парк «Плещеево озеро» находится в центре «Золотого кольца» России, достаточно густо заселенной территории. На берегу озера расположен город Переславль-Залесский с населением более чем 40 тыс. жителей. В городе имеется несколько крупных производств, в том числе филиал фирмы «Кодак». Вокруг озера располагаются многочисленные населенные пункты. Проведенные нами ранее исследования качества воды озера по нормативам ВОЗ показали, что вода в данном водоеме отвечает всем требованиям, предъявляемым к качеству питьевой воды (без какой-либо обработки) и Плещеево озеро является уникальным экологически чистым водоемом. Анализ содержания тяжелых металлов в рыбе минимально и не превышает ПДК ни по одному показателю (Пельгунов, 2003). Следовательно, эти водные экосистемы могут служить при различных биологических исследованиях точкой отсчета (нормой).

Данная работа также подтверждает, что наземные экосистемы Национального парка подвержены минимальному антропогенному загрязнению и могут быть использованы в биологических исследованиях как «норма» – отправная точка для исследования влияния антропогенного загрязнения на наземные экосистемы.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Горельшев Д. В., Калинин А. Н.* Возможность использования грибов в качестве биоиндикаторов тяжёлых металлов // Естественные науки и экология. 2003. Вып. 7. С. 197 – 199.
- Егошина Т. Л., Скопин А. Е., Шулятьева Н. А.* Особенности аккумуляции тяжелых металлов дикорастущими видами ягод и грибов // Пищевые ресурсы дикой природы и экологическая безопасность населения : материалы междунар. конф. / ВНИИОЗ им. проф. Б. М. Житкова РАСХН. Киров, 2004. С. 128 – 131.
- Иванов А. И., Костычев А. А., Скобанев А. В.* Аккумуляция тяжелых металлов и мышьяка базидиомами макромицетов различных эколого-трофических и таксономических групп // Поволж. экол. журн. 2008. № 3. С. 190 – 199.
- Пельгунов А. Н.* Некоторые аспекты экологии Плещеева озера («Золотое Кольцо») // Экологические системы и приборы. 2003. № 12. С. 21 – 23.
- Санитарные правила и нормы (СанПиН) 2.3.2. 1078 – 01. М. : Минздрав России, 2002.
- Чураков Б. П., Зырянова У. П., Пантелеев С. В., Морозова Н. В.* Тяжелые металлы в представителях различных эволюционных групп грибов // Микология и фитопатология. 2004. Т. 38, вып. 2. С. 68 – 77.
- Щеглов А. И., Цветнова О. Б.* Грибы – биоиндикаторы техногенного загрязнения // Природа. 2002. № 11. С. 39 – 46.

УДК 574.586(28)

## ОСОБЕННОСТИ СУКЦЕССИЙ ЗООПЕРИФИТОНА В БОБРОВЫХ ПРУДАХ МАЛОЙ РЕКИ

И. А. Скальская

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

Поступила в редакцию 19.11.12 г.

**Особенности сукцессий зооперифитона в бобровых прудах малой реки.** – Скальская И. А. – В верховьях малой р. Латка (приток Рыбинского водохранилища) в первый год после появления бобровой плотины при увеличении глубин и снижении скоростей течения наблюдалось расширение видового разнообразия зооперифитона и усиление развития сукцессионных процессов за счет возрастания обилия личинок хирономид возраста I. В бобровом пруду, зараставшем кубышкой жёлтой, сукцессии зооценозов в сильной мере зависели от обилия вегетирующих и отмирающих растений. В вегетационный период с обильным развитием кубышки богатство формирующихся сообществ снижалось и возрастало на следующий год при ее слабом развитии и интенсивном разложении старых растений. Непосредственно ниже одной из бобровых плотин при нестабильном уровне воды и режиме течений на итоги сезонных сукцессий зооценозов негативное влияние оказывали моллюски, которые могли почти полностью очищать субстраты от обрастаний.

*Ключевые слова:* малая река, бобровые пруды, зооперифитон, сукцессия.

**Zooperyphyton succession features in beaver ponds of a small river.** – Skal'skaya I. A. – This zooperiphyton study, conducted in the upper reaches of a small river (the Latka River, a tributary of the Rybinsk Reservoir) during the first year after construction of a beaver dam, shows that, as depth increases and current decreases, the specific zooperiphyton diversity increases and the succession processes are intensified due to the increasing abundance of chironomid larva of age I. In a candock-overgrown beaver pond, the zoocenosis successions depended to a large extent on the abundance of vegetating and dying plants. During the vegetation period, with the abundant growth of candock, the richness of the developing communities decreased but increased in the following year as the candock development declined and old plants intensively decomposed. Right below one of the beaver dams, at an unstable water level and flow regime, the results of the seasonal zoocenosis successions were negatively affected by mollusks which could almost completely have cleaned the substrates out of periphyton.

*Key words:* small river, beaver ponds, zooperiphyton, succession.

### ВВЕДЕНИЕ

Проблема изучения сукцессионных процессов в различных экосистемах весьма сложна и недостаточно разработана. В водной биогеоценологии она усугубляется большим разнообразием и многокомпанентностью биотопических группировок гидробионтов, ограниченностью визуальных наблюдений, трудностями в организации синхронных наблюдений на водоёме с привлечением необходимого числа профильных специалистов.

В масштабе десятилетий, столетий и более структурные изменения в различных биотопических группировках организмов, связанные с развитием всей биоты,

## ОСОБЕННОСТИ СУКЦЕССИЙ ЗООПЕРИФИТОНА В БОБРОВЫХ ПРУДАХ

реализуются в ходе сезонных и годовых сукцессий, т.е. природа пребывает в состоянии эволюционной и экологической адаптации (Бигон и др., 1989). В связи с этим, для установления общих закономерностей формирования структуры сообществ в качестве единицы сравнительной биогеоценологии целесообразно использовать элементарную, возобновляющуюся ежегодно, сезонную (или годовую) сукцессию в единстве со средой обитания (Скальская и др., 2003).

Наименее исследованы сукцессионные процессы различных группировок беспозвоночных в малых реках, в частности крайне мало данных о процессах формирования структуры зооценозов перифитона в бобровых прудах.

Цель работы – изучить особенности сезонных сукцессий зооперифитона в бобровых прудах малой р. Латка (приток Рыбинского водохранилища), выявить основные факторы, оказывающие влияние на формирование структуры зооценозов в разные годы.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

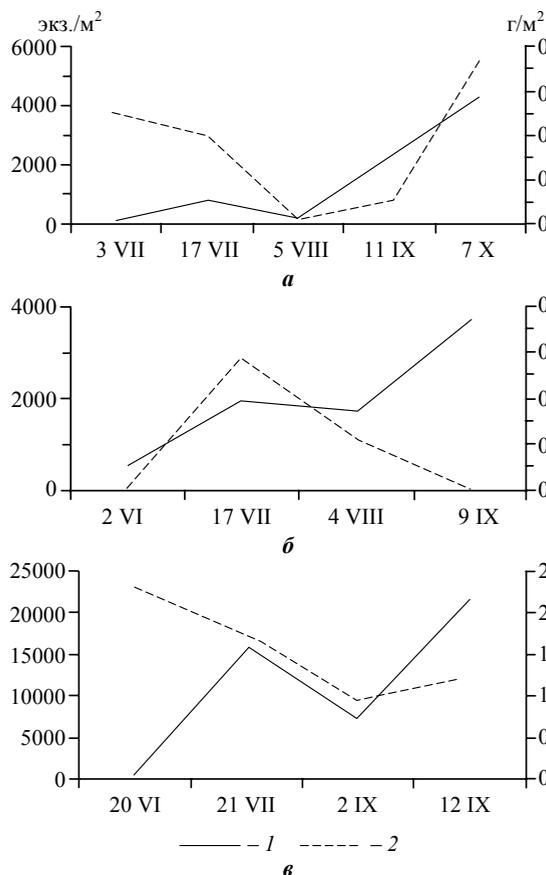
Пробы зооперифитона собирали в 2003 – 2005 гг. на пяти станциях р. Латка с помощью метода искусственных субстратов (деревянных брусьев), а также с естественных биотопов (затопленной древесины и камней). Применение метода искусственных субстратов в данном случае позволило рассматривать его как полужекспериментальное исследование непосредственно в новых, появившихся в водотоке, зоогенных прудах. Для анализа сукцессионных процессов использовали материалы, полученные с искусственных субстратов на трех станциях – в верхнем течении реки (ст. 3), в бобровом пруду, расположенном выше стоков сыроваренного завода (ст. 4), и на станции, находившейся ниже самой высокой бобровой плотины (ст. 6). Карта-схема водотока, а также подробная методика установки субстратов и последующего сбора и обработки полученных материалов для водохранилищ, озер и малых рек стандартизированы и опубликованы ранее (Скальская, 2002; Экосистема малой реки..., 2007). Всего собрано 96 количественных проб.

### РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Многолетние исследования, проведенные на малой р. Латка, которая в течение многих лет загрязнялась стоками сыроваренного завода, а с 2000-х гг. заселялась бобрами, показали сложную картину сезонных изменений структуры зооперифитона на различных участках реки.

**Верховье реки (ст. 3).** До появления бобровой плотины основные экологические факторы на этой станции относились к числу ингибирующих сукцессионные процессы, среди которых – небольшие глубины, ограничивающие жизненное пространство для беспозвоночных, сравнительно низкий прогрев воды, слабое развитие фитообрастаний и недостаток пищевых ресурсов. В 2003 г. величины численности и биомассы были низкими и в течение сезона не превышали соответственно 5000 экз./м<sup>2</sup> и 0.8 г/м<sup>2</sup> (рис. 1) без явных лидеров, кроме расселительных стадий личинок хирономид возраста I, которые иногда составляли до 79% общей численности зооперифитона. Молодь личинок ручейников, подёнок и веснянок не играла заметной роли в зооценозах. В сентябре в категории субдоминантов по численно-

сти отмечены личинки хирономид *Diamesa* sp. (17.6%), в октябре – *Paratanytarsus confusus* Palmen, 1960 (9.2%). По биомассе эпизодически доминировали немногочисленные крупные личинки ручейников, моллюски и личинки подёнок. В начале



**Рис. 1.** Численность и биомасса зооперифитона на ст. 3 р. Латка в 2003 г. (а), 2004 г. (б), 2005 г. (в): 1 – численность, 2 – биомасса

сти зооперифитона (21700 экз./м²). Эти показатели значительно превосходили аналогичные результаты за предыдущие годы. По-прежнему сохранялось доминирование за личинками хирономид возраста I, за счет которых в основном и произошло увеличение общей численности, причем их доля возросла до максимальных величин – 93.3%. Подобные изменения не привели к существенному повышению величин биомассы. В середине октября основную ее долю составляли личинки хирономид *Polypedilum exsectum* (Kieffer, 1916) (46.8%), личинки хирономид возраста I (17.8%), *Tanytarsus verralli* Goetghebuer, 1928 (13.8%) и личинки ручейни-

октября зарегистрировано максимальное число видов – 14.

В 2004 г. эпизодическое увеличение глубин и скоростей течения за счет дождевых паводков не изменило общего хода сукцессионных процессов. Число видов и величины общей численности зооценозов оставались сходными с таковыми в прошлом вегетационном сезоне с лидирующими позициями личинок хирономид возраста I (до 71%). Наблюдалось существенное увеличение показателей биомассы сообщества, связанное с появлением в июле немногочисленных крупных личинок ручейников *Chaetopteryx* gr. *villosa* Fabricius, 1798, в августе – *Potamophylax latipennis* (Curtis, 1834), которые составили соответственно 97.2 и 58.7% от общих показателей.

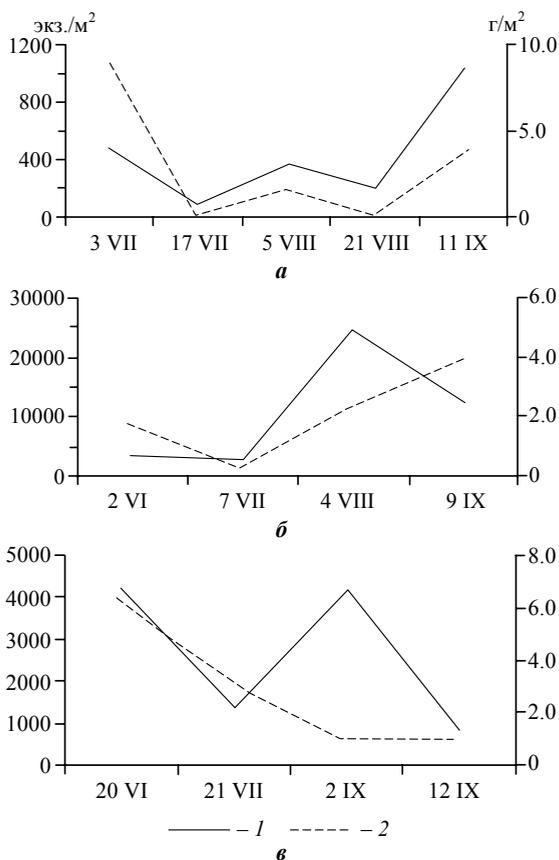
В 2005 г. радикальное изменение гидрологической ситуации на этой станции за счет появления новых бобровых плотин и, как результат, устойчивого увеличения водности способствовало расширению в осенний период видового богатства (19 таксонов) и численно-

## ОСОБЕННОСТИ СУКЦЕССИЙ ЗООПЕРИФИТОНА В БОБРОВЫХ ПРУДАХ

ков *Lyse phaeopa* (Stephens, 1836) (10.6%). Следовательно, увеличение водности на данном этапе изменения гидрологического режима способствовало расширению видового богатства зооценоза и обилия расселительных личинок хирономид, но еще не привело к значительному улучшению трофических условий для беспозвоночных. В дальнейшем при сохранении высокого уровня воды экологическая ситуация может измениться и привести к усложнению сукцессионных процессов.

**Бобровый пруд, располагающийся выше стоков сыроваренного завода (ст. 4).** В течение 2003 – 2004 гг. глубина станции оставалась довольно стабильной и колебалась от 90 до 120 см. Грунт представлен двумя слоями: сверху серый ил с многочисленными отмирающими и вегетирующими растениями, а под ним – черный. Течение фактически отсутствовало. Пруд хорошо прогревался. В 2003 г. температура воды здесь на 3 – 4°C была выше, чем на фоновой станции. В 2004 г. разница в прогреве между ними сократилась, в основном из-за менее благоприятных погодных условий. Осенью станция была затоплена вследствие подпора, созданного новой бобровой плотиной. В 2005 г. местоположение точки отбора проб перенесли примерно на 15 – 20 м ниже по течению реки, и она оказалась в зоне, ранее загрязнявшейся стоками завода.

Отличительная особенность данного участка водотока заключалась в обильном зарастании кубышкой желтой. Водные растения, как в течение жизни, так и после отмирания, участвуют в трофическом цикле всех звеньев пищевой цепи. С растениями в той или иной степени связаны многие группы беспозвоночных. Наличие водных растений, слабая проточность в значительной мере определили видовой состав основных групп обрастателей, в составе которых личинки хирономид, моллюски, водяной ослик и др. В 2003 г. плотные заросли кубышки не способствовали развитию обрастаний (рис. 2), а, скорее всего,



**Рис. 2.** Численность и биомасса зооперифитона на ст. 4 р. Латка в 2003 г. (а), 2004 г. (б) и 2005 г. (в): 1 – численность, 2 – биомасса

подавляли этот процесс, возможно, за счет прижизненных выделений фитонцидов, ингибирующих беспозвоночных, а также и неблагоприятного кислородного режима в придонных слоях. Личинки хирономид возраста I имели крайне низкую численность, которая не превышала 360 экз./м<sup>2</sup> (26.5%). В течение сезона постоянно доминирующей группы беспозвоночных не зарегистрировано. Летом в бедных зооценозах на всех горизонтах могли доминировать моллюски – молодь планорбид, *Acroloxus lacustris* (Linnaeus, 1758), *Physa fontinalis* (Linnaeus, 1758), на долю которых приходилось до 58.8% численности и 90.3% биомассы (соответственно 540 экз./м<sup>2</sup> и 1.1 г/м<sup>2</sup>). Эпизодически заметную роль в зооценозе занимали водяные ослики, пиявки *Erpobdella octoculata* (Linnaeus, 1758), *Glossiphonia complanata* (Linnaeus, 1758) и крупные личинки ручейников *Phryganea bipunctata* Retzius, 1783. В течение сезона в зооценозах насчитывалось до 6 – 8 видов в пробах и лишь в сентябре их количество увеличилось до 14.

В начале июня 2004 г. разлагавшиеся листья и стебли кубышки жёлтой прошлого вегетационного сезона оказались в придонных слоях. Свежие вегетирующие растения развивались медленно и слабо, а в начале сентября отмирали. Изменение экологической ситуации существенно отразилось на обогащении видового состава сообществ на всех горизонтах, число видов в процессе формирования сообществ возрастало от 8 до 38. Интенсифицировались процессы размножения обрастателей, и в итоге численность зооценозов по сравнению с предыдущим сезоном возросла на порядок и более (см. рис. 2). Среди многочисленных групп беспозвоночных доминировали личинки хирономид. Их доля по численности с начала лета к осени снижалась с 87.9 до 54.9%, причем основной вклад в общую численность вносили личинки возраста I. Состав преобладающих видов личинок старших возрастных групп по численности в начале каждого месяца изменялся следующим образом: в июне доминанты не зарегистрированы; в июле преобладали *Chironomus* gr. *plumosus* (15.0%), *Cricotopus* gr. *sylvestris* (5.0%); в августе – *Tanytarsus verralli* (9.2%), *Paratanytarsus confusus* (4.8), в сентябре – *Ablabesmyia* gr. *monilis* (Linnaeus, 1758) (11.1%), *Chironomus* f.l. *plumosus* (10.3%). Осенью в состав лидирующих групп по численности входили олигохеты, главным образом *Dero obtusa* d'Udekem, 1855 (32.5%). Крупные беспозвоночные – моллюски, личинки ручейников, пиявки, хотя и присутствовали в зооценозе, но играли второстепенную роль, поэтому увеличения биомассы по сравнению с прошлым сезоном не наблюдалось.

В 2005 г. изменение расположения этой станции отразилось на структуре формирующихся зооценозов. Иные условия обитания привели к соответствующей перегруппировке состава зооценоза, подтверждающей ранее высказанное положение о высокой мозаичности структуры формирующихся сообществ по всей длине реки (Скальская, 2007). В этой зоне, несмотря на прекращение сброса сточных вод сыроваренного завода, донные накопления органических веществ продолжали оказывать влияние на гидробионтов. В течение всего сезона доминировали личинки хирономид с высоким разнообразием р. *Chironomus*, среди которых в июне по численности преобладали *Chironomus pseudothummi* Strenzke (27.4%), *Ch. melanotus* Keyl (11.8%) и *Ch. piger* Strenzke (10.4%), в июле – *Ch. parathummi* Keyl (22.2%), в начале сентября – *Ch. pseudothummi* (23.8%), в середине октября –

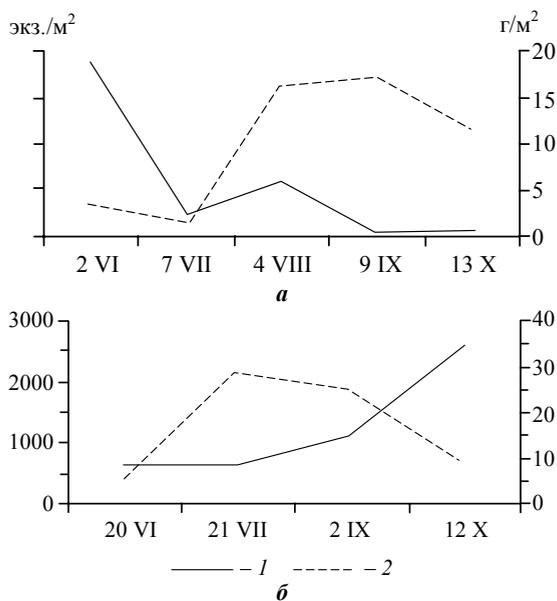
## ОСОБЕННОСТИ СУКЦЕССИЙ ЗООПЕРИФИТОНА В БОБРОВЫХ ПРУДАХ

*Ch. pseudothummi* (44.1%) и *Ch. parathummi* (23.5%). Несмотря на присутствие этих личинок хирономид, которые служат показателями сапробиотических условий, невысокие количественные уровни их обилия позволяют сделать вывод о наличии «следов» прошлых перегрузок органическими веществами этого участка реки.

**Бобровый пруд, располагавшийся ниже стоков сыроваренного завода (ст. 6).** Станция находилась примерно в 1.0 км от места выпуска стоков завода и ниже самой высокой бобровой плотины, которая иногда разрушалась дорожными работами. Для этого участка свойствен переменный режим течения от 0 до 20 – 30 см/с, который зависел от состояния вышерасположенной бобровой плотины и появления новой нижерасположенной. В соответствии с этим глубина станции изменялась в пределах от 22 до 70 см. Растительность отсутствовала, грунт – песчаный ил.

Этот участок реки находился под воздействием в значительной степени разбавленных стоков и подвергшихся очистке за счет жизнедеятельности сапробиотических беспозвоночных, развивавшихся в вышерасположенной сильно загрязненной зоне. В начале июня 2004 г. сформировался богатый и разнообразный зооценоз с высокой численностью (18800 экз./м<sup>2</sup>) и биомассой (3.3 г/м<sup>2</sup>), включавший личинок хирономид, олигохет, нематод, личинок ручейников и личинок подёнок, из которых на долю первых двух групп приходилось 96.9% численности и 11.9% биомассы (рис. 3). Личинки хирономид возраста I составляли 69.3% численности и в последующий период их роль снизилась. Крупные, но немногочисленные личинки ручейников *Limnephilus decipiens* (Kolenati, 1848) и личинки подёнок *Cloen dipterum* (Linnaeus, 1758) составляли 87.9% биомассы. Через месяц происходило резкое снижение численности зооперифитона, которая при некотором увеличении в августе в осенний период оказалась минимальной. Динамика биомассы имела противоположную тенденцию. С появлением в начале июля единичных экземпляров *Anisus contortus* (Linnaeus, 1758) и *A. acronicus* (Ferussac, 1807) начинался период доминирования моллюсков по биомассе.

В августе отмечено наибольшее видовое богатство зооперифитона, включавшее 26 видов. Лидером среди моллюсков были *Planorbis planorbis* (Linnaeus,



**Рис. 3.** Численность и биомасса зооперифитона на ст. 6 р. Латка в 2004 г. (а) и 2005 г. (б): 1 – численность, 2 – биомасса

1758), а в целом на долю этой группы беспозвоночных приходилось 5.2% численности и 76.5% биомассы. Одновременно высоким разнообразием отличались личинки хирономид. Среди представителей р. *Chironomus* доминировали *Chironomus parathummi*, *Ch. piger* и младшие возрастные группы, вместе составлявшие 61.2% численности и 19.8% биомассы. Среди других представителей личинок хирономид заметен вклад в общую численность *Cricotopus* gr. *sylvestris* (13.4%), остальные малочисленны.

К началу сентября крупные моллюски *Limnaea stagnalis* (Linnaeus, 1758) и *Planorbis planorbis* почти полностью очистили субстраты от мелких беспозвоночных. Число видов, с учетом моллюсков, снизилось до 5. В октябре отмечено увеличение числа видов до 9 и появление на субстратах личинок хирономид и олигохет.

В 2005 г. загрязнение реки стоками сыроваренного завода прекратилось, что способствовало улучшению экологической ситуации в водотоке и выпадению из состава зооперифитона личинок р. *Chironomus*. Лидирующей группой по биомассе оставались моллюски. Эпизодически они доминировали и по численности. К числу лидеров относились *Planorbis planorbis*, *Physa fontinalis* (Linnaeus, 1758), *Limnaea lagotis* (Schranck, 1803). В летне-осенний период по мере снижения прессы на мелких беспозвоночных со стороны крупных моллюсков происходило постепенное увеличение видового богатства зооперифитона с 8 видов в конце июня до 22 в середине октября. К этому времени доминирующей по численности группой беспозвоночных стали личинки хирономид (74.3%), с максимальной долей личинок возраста I (51.3%).

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В малой р. Латка структурные изменения в зооценозах тесно связаны с гидрологическими и гидрохимическими особенностями водотока, важнейшие из которых – глубина (объем жизненного пространства для гидробионтов), скорость течения, наличие мелких прибрежных рефугиальных участков, зарастаемость, антропогенное и зоогенное загрязнение, а также обеспеченность пищей гидробионтов. При наличии на ее протяжении бобровых прудов даже при нестабильном уровненом режиме идут мелкомасштабные (или локальные) сукцессии. Сукцессионные процессы в реке могут прерываться дождевыми паводками и в это время происходит частичное разрушение сформированных сообществ и обновление, промывка биотопов, на которых будут возникать новые структуры. Ограниченный объем жизненного пространства для беспозвоночных, высокая динамичность среды в р. Латка сопровождалась формированием эфемерных сообществ, включавших короткоцикловые виды с высоким потенциалом возобновления новых структур за счет отрождения молодежи, поэтому относительной стабилизации в сообществах не наблюдалось.

В верховьях реки в естественных условиях водотока к числу факторов, сдерживавших развитие зооценозов перифитона, относились маловодность, недостаточная обеспеченность пищей гидробионтов. На первых этапах увеличения объемов воды в результате появления бобровых плотин происходило расширение ви-

## ОСОБЕННОСТИ СУКЦЕССИЙ ЗООПЕРИФИТОНА В БОБРОВЫХ ПРУДАХ

догового богатства беспозвоночных и возрастание численности личинок хирономид возраста I, но величины биомассы оставались низкими.

В бобровом пруду (ст. 4), зарастающем кубышкой жёлтой, ход сезонной динамики и структура формирующихся сообществ были тесно связаны с обилием вегетирующих и отмирающих растений. В годы, благоприятные для их активной вегетации, процессы формирования зооперифитона подавлялись и, наоборот, при снижении плотности зарослей и отмирании массы растений предыдущего вегетационного сезона формировались разнообразные и богатые зооценозы.

На участке реки, расположенном ниже бобровой плотины (ст. 6) с нестабильным уровнем воды, режимом течений и антропогенной нагрузкой формировались различные структуры зооценозов, соответствовавшие уровню загрязнения. Ход сукцессий могли нарушать брюхоногие моллюски, способные к почти полному уничтожению развивавшихся на субстратах обрастаний. Снижение пресса всеядных беспозвоночных в осенний период приводило к увеличению видового богатства и доминированию в зооперифитоне личинок хирономид.

Автор благодарен заведующему лабораторией экологии водных беспозвоночных Института биологии внутренних вод РАН, доктору биологических наук А. В. Крылову – организатору и руководителю гидробиологических исследований на р. Латка. Без его поддержки и конкретной помощи в проведении методически трудоемких работ, требующих больших физических усилий по установлению искусственных субстратов и последующих сборов проб, выполнение намеченной программы стало бы невозможным. Автор признателен всем сотрудникам, принимавшим участие в исследовании экологии реки, в том числе, ныне покойному, высокопрофессиональному специалисту по бентосу, кандидату биологических наук А. И. Баканову, радость общения с которым помогала в работе.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Бигон М., Харпер Д., Таунсенд К.* Экология. Особи, популяции и сообщества. М. : Мир, 1989. Т. 1. 667 с.

*Скальская И. А.* Зооперифитон водоемов бассейна Верхней Волги / Ин-т биологии внутренних вод РАН. Рыбинск, 2002. 256 с.

*Скальская И. А.* Зооперифитон реки в 1996, 2003 – 2004 гг. Сравнение таксономического состава зооперифитона и зообентоса // Экосистема малой реки в изменяющихся условиях среды. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2007. С. 216 – 239.

*Скальская И. А., Баканов А. И., Флеров Б. А.* Концептуальные и методические проблемы совместного изучения зооперифитона и зообентоса // Биология внутренних вод. 2003. № 4. С. 3 – 9.

Экосистема малой реки в изменяющихся условиях среды. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2007. 368 с.

УДК 598.244.1(470.57+470.55)

**ПРОСТРАНСТВЕННАЯ СТРУКТУРА МОНОВИДОВОЙ КОЛОНИИ  
СЕРЫХ ЦАПЕЛЬ (ARDEIDAE, AVES)  
В ЗАПАДНОМ ПРЕДГОРЬЕ СРЕДНЕГО УРАЛА**

**И. П. Чухарева, Н. Е. Артемьев, Н. В. Вобищевич, Р. П. Грачёв**

*Южно-Уральский государственный университет  
Россия, 454080, Челябинск, просп. Ленина, 76  
E-mail: ornis12007@yandex.ru*

Поступила в редакцию 17.04.13 г.

**Пространственная структура моновидовой колонии серых цапель (Ardeidae, Aves) в западном предгорье Среднего Урала.** – Чухарева И. П., Артемьев Н. Е., Вобищевич Н. В., Грачёв Р. П. – Исследования проводились в моновидовых колониях серых цапель (*Ardea cinerea* Linnaeus, 1758) на берегу р. Уфа в г. Нязепетровске Челябинской области в 2009 – 2011 гг. Гнезда серых цапель и их хищников были закартированы с помощью GPS и рулетки в черте г. Нязепетровска, расположенного в горнолесном районе западного склона Среднего Урала. Серые цапли поселяются в кронах древесной растительности, представленной елью, сосной и лиственницей, в прибрежной зоне наиболее мелководного участка реки. В первую очередь серые цапли занимают старые сухие лиственницы. На фоне оттенков серого цвета древесины лиственницы серая цапля наименее заметна. В условиях дефицита старых лиственниц птицы вынуждены селиться на елях и соснах. Наиболее многочисленные группы гнезд одного дерева образованы на лиственницах, а наиболее компактные группировки колонии – на соснах.

*Ключевые слова:* *Ardea cinerea*, структура колонии, Челябинская область.

**Spatial structure of a monospecific colony of gray herons (Ardeidae, Aves) in the western foothills of the Middle Urals.** – Chukhareva I. P., Artemiev N. E., Vobishchevich N. V., and Grachev R. P. – Surveys were conducted in a monospecific colony of gray herons (*Ardea cinerea* Linnaeus, 1758) on the Ufa River beach within the precincts of the Nyazepetrovsk town in the Chelyabinsk region in 2009 – 2011. The nests of gray herons and their predators (Black Kite, Peregrine Falcon) were mapped by means of GPS and a tape-line. Gray herons were settled down on the tops of spruces, pines and larches in the riverside of the most shallow parts. In the first place, gray herons occupied old dried larches. Gray herons were least visible to the naked eye against the background of gray shades of a larch wood. The most numerous groups of nests on one tree were formed on leaves, and the most compact groups in the colony were on pines.

*Key words:* *Ardea cinerea*, colony structure, Chelyabinsk region.

## **ВВЕДЕНИЕ**

Серые цапли (*Ardea cinerea* Linnaeus, 1758) поселяются на богатых древесной и кустарниковой растительностью побережьях мелководных водоёмов или среди надводной растительности обильно заросших водоёмов (рек, озёр, болот). Они образуют моновидовые колонии (Саловаров, Кузнецова, 2006; Abe et al., 2006) или поливидовые колонии с другими видами птиц (Ганзак, 1974; Kim et al., 1998; Zydellis et al., 2002; Ramo, 2003; Kim, Коо, 2009). Серые цапли в район будущей гнездовой территории прилетают рано и заселяют колонию постепенно. На ход формирования пространственно-этологической структуры колонии оказывают влия-

## ПРОСТРАНСТВЕННАЯ СТРУКТУРА МОНОВИДОВОЙ КОЛОНИИ

ние разные группы экологических факторов окружающей среды: абиотические (наличие пригодной гнездовой территории, температура, осадки, ветер), биотические (растительность, хищники, кормовая база), антропогенный (вырубка деревьев и кустарников, сжигание тростника, посещение территории колонии человеком). В настоящее время в литературе освещены вопросы взаимосвязи роста численности цапель в колонии от площади потенциальной гнездовой территории (Саловаров, Кузнецова, 2006), сокращения численности птиц при сокращении мест добычи корма (Глушенков, 1985), изучения трофической ниши (Рощевский и др., 2009), изучения ооологического материала (Kim, Коо, 2009), влияния температуры и осадков на смертность птенцов (Ганзак, 1974), влияния обогащения почвы азотсодержащими компонентами, образующимися в результате гнездования серых цапель, на рост и развитие близлежащих сосудистых растений и вертикальную структуру фитоценоза (Żółkoś, Meissner, 2008). Актуально изучение закономерностей образования структуры колонии с сопоставлением особенностей формирования социальных взаимоотношений между птицами и приоритетов выбора растительности и рельефа местности в пространственном распределении особей. Геоинформационные системы позволяют наиболее полно оценить механизм формирования пространственной структуры колонии. В сочетании с современными цифровыми технологиями они способствуют уменьшению эффекта присутствия человека при изучении гнездовой жизни птиц, так как позволяют собрать значения биологических характеристик гнездования (даже в условиях отсутствия птицы в районе ее гнездового участка в момент картирования) и по привязке к координатам местоположения объектов оценивать особенности взаимодействия организмов и механизм формирования структуры колонии в пространстве, в несколько раз сократив время пребывания исследователя в колонии, время сбора данных, и заменив прямые наблюдения за птицами сравнительным анализом биологических характеристик гнездования. При этом удастся собрать большой объем фактического материала, максимально сохранив естественные условия заселения территории и гнездования птиц.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В период 2009 – 2010 гг. сбор первичных данных о численности, распространении и сроках гнездования серой цапли осуществлялся с помощью опроса населения, проживающего в черте г. Нязепетровска. Исследовательскую работу проводили в 2011 г. на территории моновидовой колонии серой цапли (37 гнезд) в районе горнолесного участка, на берегу в 18 – 28 м от русла р. Уфа, в черте г. Нязепетровска, 56°02' с.ш., 59°35' в.д.

Колония серой цапли посещалась 4 раза в течение сезона. Гнезда всех найденных видов птиц картировались при помощи GPS-навигатора 12XL и рулетки. Рулетку использовали в случае, когда расстояние между соседними гнездами не достигало 2 м, а также для измерения высоты расположения гнезд от земли. В ходе картирования колонии отмечались следующие характеристики: стадия сезона размножения, вид дерева, на котором расположено гнездо, место расположения гнезда на дереве (у ствола, на ветке), число яиц в кладке, окраска яиц, фотографиро-

вался гнездовой материал. Гнезда по их координатам или измеренным расстояниям наносились на оцифрованные карты в программе MapInfo Professional 5.5. Программа MapInfo – это геоинформационная система, которая дает возможность на основе имеющихся координат создавать схематичное изображение взаимного расположения точек на плоскости и вычислить площадь рассматриваемой фигуры (площадь колонии). В ходе преобразования атрибутивной информации в географическую после создания системы идентификаторов точек на плоскости, выбора необходимой проекции, масштаба, системы графического изображения объектов на плоскости были определены границы области рассмотрения (границы гнездового поселения). Границей гнездового поселения принято считать ломаную линию, проведенную по периферии колонии на расстоянии от краевых гнезд, равном дистанции от данного гнезда до его ближайшего соседа (Харитонов, 2007). Инструментарий программы MapInfo Professional 5.5 позволяет вычислять площадь выделенной области рассмотрения. Величина площади колонии необходима для осуществления в дальнейшем самого математического анализа в программе Colon-map. Математические характеристики пространственного распределения – плотность гнездования и тип распределения гнезд, т.е. отличие распределений гнезд от распределения Пуассона, – получены при помощи компьютерной программы «Карта колонии» («Colonmap») (Харитонов, 1999). Тип распределения определялся методом «ближайшего соседа» (Clark, Evans, 1954). Случайное распределение гнезд означает, что птицы в данном месте селятся независимо друг от друга. Отклонение от случайного распределения в сторону равномерного указывает на конкуренцию или антагонизм. Групповое распределение указывает на стремление организмов селиться ближе друг к другу. Таким образом, тип пространственного распределения (математический) является индикатором характера взаимодействий (биологических) между объектами (Харитонов, 2007). Дополнительная статистическая обработка данных проводилась при помощи программы StatGraf-5.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

*История колонии серых цапель.* На территории Челябинской области серые цапли образуют моновидовые колонии. Одна из таких колоний была сформирована в 2009 г. на берегу р. Уфа в черте г. Нязепетровска, расположенного в экологически чистом горнолесном районе западного склона Среднего Урала. В течение трех лет (2009 – 2011 гг.) численность серых цапель на данном участке возросла от 8 до 37 гнездящихся пар.

*Особенности биологии гнездования серых цапель.* Первое скопление серых цапель на месте будущего гнездового поселения составляло 8 – 10 особей, расположившихся на лиственницах и соснах вдоль береговой линии. При этом самцы серой цапли занимают будущие гнездовые участки, а самки занимают вершины самых высоких деревьев, которые используют в качестве смотровых площадок, мест отдыха и участков демонстрации брачного поведения.

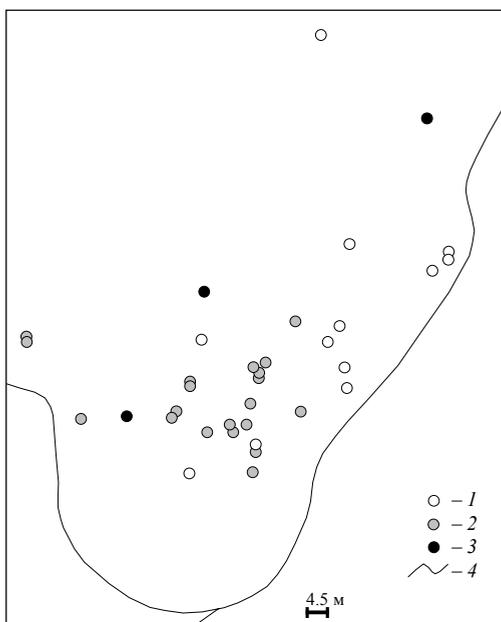
Серые цапли поселяются в кронах древесной растительности, представленной елью, сосной и лиственницей, в прибрежной зоне наиболее мелководного участка реки (рис. 1).

## ПРОСТРАНСТВЕННАЯ СТРУКТУРА МОНОВИДОВОЙ КОЛОНИИ

В первую очередь серые цапли занимают старые сухие лиственницы. К этому виду деревьев они часто возвращаются вплоть до начала строительства собственного гнезда. На фоне лиственницы серая цапля наименее заметна. При появлении первых сигналов опасности они встают, принимая вытянутую вертикальную позу. В случаях расположения гнезда у ствола лиственницы сочетание этой позы с покровительственной окраской оперения серой цапли позволяет наиболее эффективно скрыть ей свое тело на фоне деревьев (рис. 2).

В условиях дефицита старых лиственниц птицы вынуждены селиться на елях и соснах. В конце апреля 2011 г. 3 гнезда серых цапель были построены на одной лиственнице и 1 гнездо – на другой лиственнице. К начальному этапу формирования кладок (22.05.2011 г.) были заселены 3 лиственницы (среди которых 5 одиночных гнезд), 8 сосен (среди которых 8 одиночных гнезд) и 1 ель. Предпочтение лиственницы всем другим деревьям заметно на протяжении всего предгнездового периода по преобладающей численности скопления птиц на лиственницах по сравнению со скоплениями на соснах и елях (табл. 1).

Заселяя лиственницы, цапли могут образовывать группу, насчитывающую до 3 – 4 гнездящихся пар. При этом среднее минимальное расстояние между гнездами, расположенными на одной и той же лиственнице, на краю и периферии составляло  $7.34 \pm 1.70$  м ( $n = 5$ ), а минимальное расстояние – 4.83 м. В центре колонии было только одно гнездо на лиственнице, остальные 9 гнезд – на соснах (из них только 2 гнезда расположены на одном дереве). Минимальное расстояние между ближайшими гнездами, расположенными на одной и той же сосне, в центре колонии – 4.25 м ( $n = 2$ ). Большая часть одиночных гнезд построены на соснах (8 из 14 гнезд). 20 июня в колонии гнездами серых цапель были заняты 11 лиственниц (среди которых 5 одиночных гнезд), 14 сосен (среди которых 8 одиночных гнезд) и 3 ели (все гнезда одиночные). Первые птицы строят гнезда, располагая их у ствола дерева, а наиболее поздно прилетевшие серые цапли – на ветвях вокруг гнездового участка первых заселившихся цапель (рис. 3, табл. 2) более половины гнезд располагались у ствола дерева.



**Рис. 1.** Гнезда серых цапель (*Ardea cinerea*), расположенные на разных видах деревьев в пределах моновидовой колонии в черте г. Нязепетровска (2011 г.): 1 – гнездо серой цапли, расположенное на лиственнице; 2 – гнездо серой цапли, расположенное на сосне; 3 – гнездо серой цапли, расположенное на ели; 4 – береговая линия

20 июня 2011 г. среднее минимальное расстояние между гнездами, расположенными на одной и той же лиственнице, на краю и периферии сократилось за счет заселения участков между ранее построенными гнездами, минимальное расстояние составило 1.42 м.



**Рис. 2.** Маскировка серой цапли (*Ardea cinerea*), обеспечиваемая вертикальной позой в сочетании с покровительственной окраской оперения птицы

В центре колонии новые пары гнезд на лиственнице не строили. Среднее минимальное расстояние между ближайшими гнездами, расположенными на одной и той же сосне, в центре колонии также сократилось. Интересен тот факт, что на соснах серые цапли строят меньше гнезд на одном дереве, но их гнезда расположены ближе по отношению друг к другу, чем на лиственницах.

При поселении серых цапель на соснах наблюдается больший контраст между окраской ствола дерева и окраской оперения серой цапли, чем на лиственницах. Поэтому птицы селятся на соснах преимущественно у ствола дерева, чтобы быть менее заметными. Расположение серой цапли, контрастной фону сосны, на краю ветки на значительном удалении от ствола дерева делает птицу более доступной для обнаружения парящим хищником, нежели маскировка за ветвями этого дерева у ствола. Кроме того, покровительственная окраска оперения серой цапли позволяет большему числу птиц гнездиться на одной лиственнице на более удаленном расстоянии друг от друга

(по сравнению с расположением гнезд на сосне, см. табл. 2), а не заселять соседние деревья. Это способствует снижению агрессии птиц по отношению к ближайшим соседям и образованию групп гнезд на одном дереве.

На сосне серые цапли максимально «жмутся» к стволу, поэтому число потенциальных мест гнездования сокращается. При попытках цапель гнездиться на удалении от ствола они подвергаются нападениям со стороны чёрного коршуна и сапсана. Заметив цаплю на ветке сосны, дневные хищные птицы парят над этим участком. Как правило, в такой ситуации серые цапли находятся на выбранном участке лишь несколько ми-

**Таблица 1**

Численности скопления серых цапель (*Ardea cinerea*) на разных видах древесной растительности в предгнездовой и гнездовой периоды

Вид древесной растительности, на которой обитают серые цапли	Численность серых цапель, пар		
	24.04.2011	22.05.2011	20.06.2011
Лиственница	4	6	14
Сосна	–	9	20
Ель	–	1	3

## ПРОСТРАНСТВЕННАЯ СТРУКТУРА МОНОВИДОВОЙ КОЛОНИИ

нут. Это приводит к вынужденному более близкому подселению цапель друг к другу для обеспечения большей защиты гнездового участка. При этом цапли уменьшают дистанцию, при которой возможно их гнездование: в начале периода гнездования (22 мая) минимальная дистанция между ближайшими гнездами равна 4.25 м, ближе к концу периода гнездования (20 июня) – 0.78 м. Различия недостоверны (сравнение по статистическому тесту Манн – Уитни (Mann – Whitney):  $N_1 = 2$ ,  $N_2 = 6$ ,  $Z = -1.75$ ,  $P = 0.08$ ).



**Рис. 3.** Скопление гнезд серых цапель (*Ardea cinerea*) на лиственнице:  $\odot$  – место расположения гнезда серой цапли на дереве

**Таблица 2**

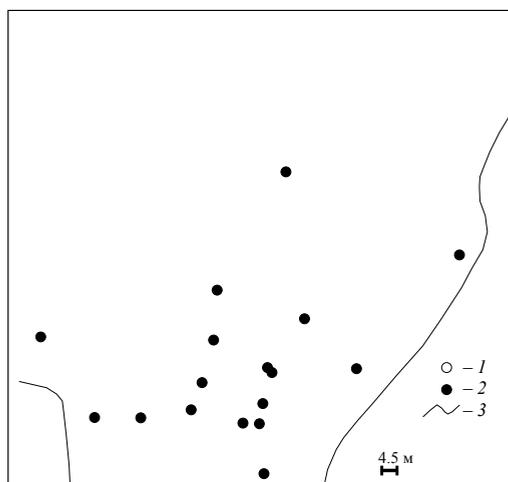
Количество гнезд серых цапель (*Ardea cinerea*) на различных видах деревьев в колонии в окрестностях г. Нязепетровска 20.06.2011 г.

Вид дерева	Местоположение в колонии, кол-во гнезд	Среднее минимальное расстояние между ближайшими гнездами на одном дереве, м	Кол-во гнезд у ствола + кол-во гнезд на ветвях дерева	Кол-во деревьев
Ель	На краю и периферии, 3	–	3+0	3
	В центре	–	0	0
Лиственница	На краю и периферии, 13	4.19±0.73	6+7	5
	В центре, 1	–	1+0	1
Сосна	На краю и периферии, 5	0.78±0.07	4+1	4
	В центре, 15	1.92±0.41	10+5	10

На протяжении всего периода гнездования серые цапли в первую очередь строят гнезда у ствола. При заселении лиственницы возможны подселения 3 – 4 гнезд на одно и то же дерево. На соснах цапли осуществляют подселение реже, не более одного нового гнезда к уже построенному на этом же дереве. При этом в случаях гнездования на уже заселенных деревьях были обнаружены новые гнезда в нескольких метрах над старыми. По данным А. С. Боголюбова с соавторами (2006), гнездо серая цапля располагает на высоте 16 – 26 м и более от земли на

крупных деревьях. По полученным нами данным, гнезда колонии располагались на лиственницах на средней высоте  $12.84 \pm 0.55$  м, на соснах – на средней высоте  $18.15 \pm 1.29$  м. Однако лиственницы в пределах гнездовой территории выше сосен, а верхние гнезда на лиственнице были построены на высоте до 15.26 м, а на сосне – на высоте до 19.62 м. Так как птицы предпочитают строить гнезда, в первую очередь, у ствола дерева, то на некоторых деревьях отмечено по 2 – 4 гнезда, среди которых 2 расположены у ствола на разной высоте от земли.

*Пространственное распределение гнезд, динамика заселения колонии и конкуренция.* В процессе формирования пространственно-этологической структуры моновидовой колонии серых цапель размеры территории гнездового поселения уменьшаются, а площадь территории гнездового поселения позже прилетевших птиц меньше, чем площадь первых поселившихся птиц ( $S$  территории гнездового



**Рис. 4.** Моновидовая колония серых цапель (*Ardea cinerea*) в черте г. Нязепетровска (2011 г.): 1 – первые прилетевшие серые цапли, 2 – позднее прилетевшие серые цапли, 3 – береговая линия

поселения =  $10260 \text{ м}^2$ ,  $S$  гнездовой территории позже прилетевших птиц =  $8893 \text{ м}^2$ ,  $S$  первых гнездящихся птиц =  $12350 \text{ м}^2$ ). Плотность поселения первых гнездящихся птиц, наоборот, меньше, чем позже гнездящихся птиц: плотность первых гнездящихся пар равна  $0.15$  гнезд на  $100 \text{ м}^2$ , плотность позже гнездящихся равна  $0.18$  гнезд на  $100 \text{ м}^2$ . Заселение гнездовой территории серыми цаплями происходит в три этапа (рис. 4).

1. Поселение птиц прежде всего начинается вдоль береговой линии. Серые цапли на данном этапе предпочитают заселять лиственницы. Протяженность территории гнездового поселения, занятой первыми прилетевшими серыми цаплями, при появлении новых пред-

ставителей колонии в дальнейшем не увеличивается вдоль береговой линии.

2. В дальнейшем происходит увеличение ширины поселения, а длина остается практически неизменной. При этом новые поселенцы заселяют как соседние участки (ветки) на деревьях, уже содержащих гнезда цапель, так и свободные от гнезд деревья. Наряду с уплотнением гнездовых поселений на лиственницах многие серые цапли начинают строить гнезда на соснах. Происходит смещение биологического центра колонии от первичного центра, образованного в основном на лиственницах, к гнездовой части колонии, образованной на соснах.

3. При наличии большого числа потенциально пригодных для гнездования, но свободных от построек деревьев поздно прилетевшие птицы селятся преимущественно ближе к построенным гнездам, предпочитая находиться в группе. Поэтому

## ПРОСТРАНСТВЕННАЯ СТРУКТУРА МОНОВИДОВОЙ КОЛОНИИ

при увеличении числа гнезд в той или иной части колонии, занимающих конкретный вид растительности, возрастает количество гнезд на одном дереве. Число гнезд, окружающих ствол дерева, преобладает над числом гнезд, расположенных непосредственно у его ствола (см. табл. 1). Среди позже прилетевших серых цапель 50% птиц строят гнезда на деревьях, не занятых другими гнездами: 30% на удаленном расстоянии от гнезд периферии и 20% рядом с заселенными деревьями (на конце длинной ветки дерева или на соседнем дереве). Таким образом, 70% позже прилетевших серых цапель строят гнезда по соседству с уже сформированными гнездовыми участками, а 30% гнездятся в отдалении от ранее поселившихся птиц.

В целом для гнезд серых цапель на территории колонии характерен случайный тип распределения в пространстве (коэффициент Кларка – Эванса  $R = 0.84$ ,  $P = 0.08$ ). У серых цапель наблюдается тенденция селиться группами. Каждая птица занимает прежде всего место у ствола дерева. Тем не менее в процессе формирования пространственно-этологической структуры моновидовой колонии отмечается привлечение птиц к уже заселенным участкам: площадь колонии к концу периода гнездования уменьшается, плотность птиц в колонии увеличивается (от 1.54 до 3.41 гнезд на 1000 м<sup>2</sup>), на лиственницах и некоторых соснах серые цапли образуют группы гнезд. Это указывает на колониальный тип поселения.

В период массового вылупления птенцов (в конце мая 2011 г.) моновидовая колония серых цапель насчитывала 37 гнезд, среди которых 20 гнезд построены на соснах, 14 гнезд – на лиственницах и 3 гнезда – на елях. Несмотря на то, что серые цапли больше гнезд строят на лиственницах, они образуют более компактные поселения на соснах (см. табл. 2). Среднее минимальное расстояние между ближайшими гнездами на соснах достоверно меньше, чем среднее минимальное расстояние на лиственницах (табл. 3). Вероятно, в ситуации выбора гнездового участка серые цапли предпочитают занять место прежде всего у ствола дерева, нежели поселиться ближе к уже гнездящимся. Отсутствие потенциальных гнездовых участков у ствола на лиственницах приводит к постепенному освоению сосен. Поэтому к концу периода гнездования на соснах количество гнезд преобладает по сравнению с другими занятыми видами древесной растительности. Однако стремление гнездиться в группе приводит к тому, что птицы селятся на наиболее близкорасположенных друг к другу соснах. Таким образом, наиболее многочисленные группы гнезд одного дерева образованы на лиственницах, а наиболее компактные группировки колонии – на соснах.

Гнездо серой цапли имеет вид перевернутого конуса или может быть чашеобразной формы. На протяжении всего периода гнездования цапли подстраивают свои гнезда, используя ветки того дерева, на котором расположено гнездо. Чем меньше времени птица находится на гнездовом участке и соответственно меньше времени затрачивает на строительство гнезда, тем более плоским и рыхлым будет ее гнездо. Серые цапли прилетевшие позже, занимают соседние гнездовые участки по отношению к уже заселенным, образуя более плотное колониальное поселение. Поэтому в таких наиболее многочисленных скоплениях больше процент «небрежно» построенных гнезд. Сформированная кладка серой цапли состоит из 4 – 5 яиц голубого цвета. Период насиживания яиц у разных гнездящихся пар в пределах

одной колонии составляет от 28 до 32 суток. После вылупления птенцы находятся в гнезде под защитой и опекой родителей. В это время птенцов кормят полупереваренной пищей, позднее отрывают в гнездо почти сырую рыбу и другой корм животного происхождения, а молодые собирают пищу по гнезду (Ганзак, 1974). Колония серых цапель располагается вблизи Нязепетровского водохранилища и р. Уфы, в которых кормовая база представлена щукой, карпом, плотвой, окунем и судаком. В период образования перьевого покрова птенцов в гнездах на земле у деревьев были обнаружены среди веток целые окуни. Через семь недель хорошо оперенные птенцы покидают гнездо. После вылета птенцов цапли собираются в стаи и неподвижно стоят на мелководье, ожидая рыбу (Ганзак, 1974).

Таблица 3

Средние минимальные расстояния для гнезд серых цапель (*Ardea cinerea*), построенных на лиственницах, елях и соснах

Вид дерева	Число пар расстояний	Среднее минимальное расстояние до гнезда на том же виде дерева, м	Среднее минимальное расстояние до гнезда, расположенного на другом виде дерева, м	Достоверность различий (Z Mann – Whitney, P)
Ель	2	39.24	12.71±0.29	-1.22 P = 0.22
Лиственница, n = 12	12	14.77±4.67	20.97±3.77	1.47 P = 0.14
Сосна, n = 20	20	4.82±1.36	13.84±1.79	3.94 P = 0.00008

*Взаимоотношения серых цапель с хищниками.* В период формирования пар место обитания серых цапель часто посещали чёрные коршуны (*Milvus migrans* Boddaert, 1783), сапсаны (*Falco peregrinus* Tunstall, 1771) и куницы (*Martes Pinel*, 1792). Со стороны Нязепетровского водохранилища, ближайшая граница которого расположена в 3.91 км от гнездовой территории цапель, прилетали чёрные коршуны. На расстоянии 2.22 км от колонии серых цапель из года в год гнездилась пара сапсанов в небольшом углублении верхней части скалы, которая располагается на одном из берегов у самого края воды заболоченного участка р. Уфа (в окрестностях пос. Серный ключ). Перед углублением в скале находится выступ трапециевидной формы, который взрослые сапсаны используют как присаду, позволяющую высматривать потенциальных жертв на удаленном расстоянии. В 20 м от гнездового участка сапсанов находится площадка, используемая для измельчения добычи (размер 0.5 × 1.3 м<sup>2</sup>), расположенная на вершине выступа скалы. Участок покрыт 1.5 – 3-сантиметровым слоем почвы, заросшей мхом и обильно осыпанной хвоей. В период формирования кладки сапсанов и цапель (22 мая 2011 г.) на данном участке были найдены косточки, длина которых не превышала 20 см, и кусок полиэтилена. В период, когда птенцы серых цапель выходят из гнезд, в гнездах сапсана самка кормила своих птенцов мясом, отрывая куски от тушки жертвы. На гнездовом участке были найдены тушки жертв. Длина куса обезглавленной тушки составляла около 10 см, а длина серых перьев жертвы – около 17 – 20 см. По данным

## ПРОСТРАНСТВЕННАЯ СТРУКТУРА МОНОВИДОВОЙ КОЛОНИИ

В. К. Рябицева (2001), основная добыча сапсана – птицы мелких и средних размеров (жулики, воробьиные, утки, куропатки). Возможно, сапсаны питались молодыми серыми цаплями.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Серые цапли поселяются в кронах елей, сосен и лиственниц, расположенных в прибрежной зоне наиболее мелководного участка реки. В первую очередь серые цапли занимают старые сухие лиственницы, на фоне которых они становятся наименее заметными. В случаях расположения гнезда у ствола лиственницы сочетание вытянутой вертикальной позы с покровительственной окраской оперения серой цапли позволяет наиболее эффективно скрыть ей свое тело на фоне деревьев. В условиях дефицита старых лиственниц птицы вынуждены селиться на елях и соснах. Первые птицы строят гнезда, располагая их у ствола дерева, а наиболее поздно прилетевшие серые цапли – на ветвях вокруг гнездового участка первых заселившихся цапель. Большая часть гнезд в колонии цапель расположена на соснах у ствола дерева. При поселении серых цапель на соснах наблюдается контраст между окраской ствола дерева и окраской оперения серой цапли более явно выражен, чем на лиственницах. Поэтому птицы селятся на соснах преимущественно у ствола дерева, чтобы быть менее заметными. Кроме того, покровительственная окраска оперения серой цапли позволяет птицам на лиственницах гнездиться на более удаленном расстоянии друг от друга. Это способствует снижению агрессии птиц по отношению к ближайшим соседям и образованию групп гнезд на одном дереве. На сосне серые цапли максимально жмутся к стволу, поэтому число потенциальных мест гнездования сокращается. При попытках цапель гнездиться на удалении от ствола они подвергаются нападением со стороны чёрного коршуна и сапсана. Это приводит к вынужденному более близкому подселению цапель друг к другу для обеспечения большей защиты гнездового участка. При этом цапли сохраняют дистанцию, при которой возможно их гнездование. В случаях гнездования на уже заселенных деревьях были обнаружены новые гнезда в нескольких метрах над старыми.

В процессе формирования пространственно-этологической структуры моновидовой колонии серых цапель птицы прежде всего строят гнезда вдоль береговой линии. В дальнейшем происходит увеличение ширины поселения при неизменной длине. При этом новые поселенцы заселяют как соседние участки (ветки) на деревьях, уже содержащих гнезда цапель, так и свободные от гнезд деревья. Происходит смещение биологического центра колонии от первичного центра, образованного в основном на лиственницах, к гнездовой части колонии, образованной на соснах. При наличии большого числа потенциально пригодных для гнездования, но свободных от построек деревьев поздно прилетевшие птицы селятся преимущественно ближе к построенным гнездам, предпочитая находиться в группе. Поэтому при увеличении числа гнезд в той или иной части колонии, занимающих конкретный вид растительности, возрастает количество гнезд на одном дереве. Число гнезд, окружающих ствол дерева, преобладает над числом гнезд, расположенных непосредственно у его ствола. Несмотря на то, что серые цапли больше

гнезд строят на лиственницах, они образуют более компактные поселения на соснах. Вероятно, в ситуации выбора гнездового участка серые цапли предпочитают занять место прежде всего у ствола дерева, нежели поселиться ближе к уже гнездящимся. Таким образом, наиболее многочисленные группы гнезд одного дерева образованы на лиственницах, а наиболее компактные группировки колонии – на соснах.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Боголюбов А. С., Жданова О. В., Кравченко М. В. Определитель птиц и птичьих гнезд средней полосы России [Электрон. ресурс]. Электрон. текст, граф., зв. дан. М. : Экосистема, 2006. 1 электрон. опт. диск (CD-ROM): зв., цв. Систем. Требования : Window XP Service Pack 2 (SP 2); Video 8 Mb; 2x CD-ROM дисковод; 16-бит зв. карта; мышь. Загл. с диска.
- Ганзак Я. Иллюстрированная энциклопедия птиц. Прага : Артия, 1974. С. 56 – 58.
- Глушников О. В. К вопросу о существовании Шомиковской колонии серых цапель // Тез. докл. к Республиканской науч.-практ. конф. молодых ученых и специалистов Чувашской АССР. Чебоксары, 1985. С. 47 – 49.
- Роцевский Ю. К., Ягодкин С. А., Файзулин А. И. Анализ качественной и количественной компоненты трофической ниши околоводных птиц в районе Сусканского залива (Самарская область) // Изв. Самар. науч. центра РАН. 2009. Т. 11, № 1. С. 105 – 109.
- Рябицев В. К. Птицы Урала, Приуралья и Западной Сибири. Справочник-определитель. Екатеринбург : Изд-во Уральск. гос. ун-та, 2001. 137 с.
- Саловаров В. О., Кузнецова Д. В. Формирование и современное состояние колоний серой цапли на Братском водохранилище // Бюл. Восточно-Сибирского науч. центра СО РАН. 2006. № 2. Динамика экосистем Верхнего Приангарья. С. 145 – 147.
- Харитонов С. П. Компьютерная программа «Карта колонии», исполняемый файл – colonmap.exe. М., 1999.
- Харитонов С. П. Изучение пространственного распределения гнезд в колонии // Методы и теоретические аспекты исследования морских птиц : материалы V Всерос. шк. по морской биологии. Ростов н/Д : Изд-во ЮНЦ РАН, 2007. С. 83 – 97.
- Abe G., Ikeda T., Tatsuzawa Shirow. Differences in habitat use of the native raccoon dog (*Nyctereutes procyonoides albus*) and the invasive alien raccoon (*Procyon lotor*) in the Nopporo Natural Forest Park, Hokkaido, Japan // Assessment and Control of Biological Invasion Risks. Kyoto : SHOUKADON Book Sellers, 2006. P. 117 – 121.
- Clark P. J., Evans F. C. Distance to the nearest neighbour as a measure of spatial relationships in populations // Ecology. 1954. Vol. 35, № 4. P. 445 – 453.
- Kim J.S., Lee D.P., Koo T.-H. Breeding ecology of the Black-crowned Night Heron *Nycticorax nycticorax* // Korean J. Ornithol. 1998. Vol. 5. P. 35 – 46.
- Kim J., Koo T.-H. Nest Site Characteristics and Reproductive Parameters of Grey Herons *Ardea cinerea* in Korea // Zoological Studies. 2009. Vol. 48, № 5. P. 657 – 664.
- Ramo C. Extra-pair copulations of Grey herons nesting at high densities // Ardea. 1993. Vol. 81, № 2. P. 115 – 120.
- Zolkoš K., Meissner W. The effect of gray heron (*Ardea cinerea* L.) colony on the surrounding vegetation and the biometrical features of three undergrowth species // Polish J. of Ecology. 2008. Vol. 56, № 1. P. 65 – 74.
- Zydelis R., Grazulevicius G., Zarankaitė J., Meëionis R., Maëiulis M. Expansion of the cormorant (*Phalacrocorax carbo sinensis*) population in Western Lithuania // Acta Zoologica Lituanica. 2002. Vol. 12, № 3. P. 283 – 287.