



СОДЕРЖАНИЕ

Вишняков А. Н., Давыдова Н. С., Стравинскене Е. С., Григорьев Ю. С. Биодоступность ионов меди в водах различного происхождения	123
Головина М. В., Опаев А. С. Гнездовая биология и социальная организация восточносибирского черноголового чекана – <i>Saxicola (torquatus) stepnegeri</i> (Parrot, 1908) (Muscicapidae, Aves)	131
Гордиенко Т. А., Вавилов Д. Н., Суходольская Р. А. Влияние рекреации на сообщества почвенной мезофауны лесопарковой зоны г. Казани	144
Ермолаева Н. И., Зарубина Е. Ю., Двуреченская С. Я. Суточная динамика гидрохимических показателей и зоопланктона в литорали Новосибирского водохранилища	155
Ермохин М. В., Табачишин В. Г., Иванов Г. А. Фенологические изменения зимовки чесночницы обыкновенной – <i>Pelobates fuscus</i> (Pelobatidae, Amphibia) в условиях трансформации климата на севере Нижнего Поволжья	167
Жуйкова Т. В., Гордеева В. А., Безель В. С., Костина Л. В., Ившина И. Б. Структурно-функциональное состояние почвенной микробиоты при химическом загрязнении среды	186
Ильяшенко Е. И. Критически значимые территории для серого журавля (<i>Grus grus</i> Linnaeus, 1758) (Gruidae, Aves)	199
Кашин А. С., Петрова Н. А., Шилова И. В. Особенности экологической стратегии <i>Tulipa gesneriana</i> L. (Liliaceae, Liliopsida)	209
Садькова Г. А., Асадулаев З. М. Межпопуляционная изменчивость признаков генеративных органов <i>Juniperus polycarpus</i> C. Koch (Cupressaceae, Pinopsida) в Дагестане	222
Сиземская М. Л., Всеволодова-Перель Т. С. Дождевые черви (Lumbricidae, Annelida) как компонент искусственных лесных экосистем в полупустыне Северного Прикаспия	230
Тарахтий Э. А., Мухачева С. В. Система крови лесных полёвок (Cricetidae, Rodentia) в условиях промышленного загрязнения	240



CONTENTS

Vishnyakov A. N., Davydova N. S., Stravinskene E. S., and Grigoriev Yu. S. Copper ion bioavailability in waters of various origin	123
Golovina M. V. and Opaev A. S. Breeding biology and social organization of Eastern Siberian stonechat – <i>Saxicola (torquatus) stejnegeri</i> (Parrot, 1908) (Muscicapidae, Aves)	131
Gordienko T. A., Vavilov D. N., and Sukhodolskaya R. A. Recreation impact on soil macrofauna communities in the forest-park zone of Kazan city	144
Yermolaeva N. I., Zarubina E. Yu., and Dvurechenskaya S. Ya. Daily dynamics of hydrochemical characteristics and zooplankton in the littoral of the Novosibirsk reservoir	155
Yermokhin M. V., Tabachishin V. G., and Ivanov G. A. Phenological changes of the wintering of <i>Pelobates fuscus</i> (Pelobatidae, Amphibia) in the climate transformation conditions of the northern Lower-Volga region	167
Zhuikova T. V., Gordeeva V.A., Bezel' V. S., Kostina L. V., and Ivshina I. B. Structural-functional state of the soil microbiota in chemically polluted environment	186
Ilyashenko E. I. Critically important areas for the common crane (<i>Grus grus</i> Linnaeus, 1758) (Gruidae, Aves)	199
Kashin A. S., Petrova N. A., and Shilova I. V. Some features of the environmental strategy of <i>Tulipa gesneriana</i> L. (Liliaceae, Liliopsida)	209
Sadykova G. A. and Asadulaev Z. M. Interpopulation variability of signs of the generative organs of <i>Juniperus polycarpus</i> C. Koch (Cupressaceae, Pinopsida) in Dagestan	222
Sizemskaya M. L. and Vsevolodova-Perel T. S. Earthworms (Lumbricidae, Annelida) as a component of artificial forest ecosystems in the Northern Caspian semi-desert	230
Tarakhtii E. A. and Mukhacheva S. V. Blood system of voles under (Cricetidae, Rodentia) industrial pollution	240

УДК 504.064

БИОДОСТУПНОСТЬ ИОНОВ МЕДИ В ВОДАХ РАЗЛИЧНОГО ПРОИСХОЖДЕНИЯ

А. Н. Вишняков, Н. С. Давыдова, Е. С. Стравинскене, Ю. С. Григорьев

*Сибирский федеральный университет
Россия, 660041, Красноярск, просп. Свободный, 79
E-mail: gr2897@gmail.com*

Поступила в редакцию 30.06.15 г.

Биодоступность ионов меди в водах различного происхождения. – Вишняков А. Н., Давыдова Н. С., Стравинскене Е. С., Григорьев Ю. С. – Исследован характер действия ионов меди на тест-культуру водоросли хлорелла в природной (реки Енисей и Кача), сточной и водопроводной водах (г. Красноярск). Установлено, что токсичность меди в пробах этих вод может значительно снижаться. Степень понижения токсичности, которая значительно различалась у исследуемых проб вод, может быть вызвана связыванием потенциально токсичных веществ компонентами тестируемых вод. Для природных вод связующая способность и биодоступность в них токсикантов были неодинаковы в разные сезоны года.

Ключевые слова: *Chlorella vulgaris*, замедленная флуоресценция хлорофилла, биодоступность тяжёлых металлов, биотестирование, природные и сточные воды.

Copper ion bioavailability in waters of various origin. – Vishnyakov A. N., Davydova N. S., Stravinskene E. S., and Grigoriev Yu. S. – The toxic effect of copper ions upon a test culture of alga *Chlorella* in natural (the Yenisei and Kacha rivers), waste and tap water (the Krasnoyarsk city) was estimated. It has been found that the copper toxicity in samples of these waters can greatly reduce. This toxicity reduction, which differed highly in the samples examined, could be caused by binding of potential toxic substances by some compounds in the waters. In natural water, the binding capacity and bioavailability of toxicants vary through seasons.

Key words: *Chlorella vulgaris*, delayed chlorophyll fluorescence, bioavailability of heavy metals, bioassay, natural and waste water.

DOI: 10.18500/1684-7318-2016-2-123-130

ВВЕДЕНИЕ

В результате антропогенного воздействия в природную среду поступает большое количество отходов, содержащих различные формы соединений тяжёлых металлов, являющихся токсичными для большинства живых организмов. Металлы поступают в атмосферу в составе аэрозольных и газообразных соединений дыма, в виде пыли (Ильин, 1989). Почвы и растительность являются биогеохимическим барьером на пути миграции элементов от источника выбросов в атмосферу и осадения на поверхность суши до водного объекта, однако в конечном итоге основная часть их все же оказывается в водоёмах и водотоках. Вместе с тем значительно большее количество металлов попадает в водные объекты непосредственно в составе прямых сбросов (Моисеенко и др., 2006). Главная опасность тяжёлых металлов состоит в том, что в отличие от органических токсикантов, которые в различ-

ной степени разлагаются в природных водах, ионы тяжёлых металлов сохраняются в неизменном виде (Сафонова, 1989).

Среди мероприятий по охране и контролю за состоянием окружающей среды важное значение имеют биологические исследования, связанные с проведением экологического мониторинга. Успешное проведение экологического мониторинга должно позволить спрогнозировать изменение характеристик отдельных звеньев экологической системы. Принципиальное значение при этом имеет получение экспресс-информации о состоянии организмов в результате различных внешних воздействий (Рубин, 2003).

В настоящее время экологический мониторинг включает в себя два основных направления. Первое из них представляет физико-химический анализ объектов окружающей среды, который связан с системой установления ПДК химических веществ. Второе направление, которое в настоящее время активно развивается, заключается в контроле окружающей среды с помощью биологических организмов. Оно в свою очередь включает две группы методов: биоиндикация и биотестирование.

Биологические методы позволяют получить интегральную оценку воздействия загрязняющих веществ на живые организмы и установить начальные проявления их влияния на экосистемы. Биотестирование – это один из приемов исследования в токсикологии, который используется для установления характера действия токсикантов на тест-организмы в лабораторных условиях. Наряду с исследованием токсичности тяжёлых металлов для различных гидробионтов в последнее время большое внимание уделяется таким аспектам, как миграция и трансформация форм существования этих металлов в среде (Линник, Набиванец, 1986). Становится все более очевидным тот факт, что одних только данных о концентрации металлов в воде не достаточно, чтобы спрогнозировать их токсическое воздействие на организмы (Исидоров, 1999). При использовании одного и того же тест-организма токсический эффект разных проб с одинаковым содержанием металлов может существенно отличаться (Холин, 2001). Важной причиной, определяющей токсичность металлов в природных водах, является содержание в них органического вещества (Григорьев и др., 2005; Mercier, 2001; Janssen et al., 2003). В результате процессов комплексообразования или связывания с органическими веществами биодоступность тяжёлых металлов для фитопланктона может значительно снижаться. Наличие процессов связывания токсикантов в сточных водах также затрудняет оценку загрязнения стоков с помощью биотестов (Janssen et al., 2003).

Цель настоящей работы – исследование биодоступности тяжёлых металлов (на примере ионов меди) для одноклеточной водоросли *Chlorella vulgaris* Beijer в водах различного происхождения.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В качестве тест-объекта использовали термофильный штамм зелёной водоросли *Chlorella vulgaris*. Накопительную культуру водоросли выращивали в культиваторе КВ-05 в течение 20 – 26 часов при постоянной температуре 36°C, интенсивности света 60 Вт/м² и непрерывном перемешивании, обеспечивающем посту-

БИОДОСТУПНОСТЬ ИОНОВ МЕДИ В ВОДАХ РАЗЛИЧНОГО ПРОИСХОЖДЕНИЯ

пление углекислого газа из воздушной среды (0.03%). В качестве питательной среды использовали 10%-ную среду Тамия. Пересев культуры в свежую среду проводился 1 раз в сутки. При таких условиях выращенная культура была альгологически чистой и находилась в экспоненциальной стадии роста. Засев культуры производился с исходной оптической плотностью 0.010, измеряемой прибором ИПС-03 в кювете размером 2 см, при длине волны 560 нм.

Оценка физиологической активности тест-объекта производилась путем регистрации замедленной флуоресценции (ЗФ) хлорофилла на специализированном приборе Фотон-10 (Григорьев и др., 1996; Григорьев, Стравинскене, 2009). Из выращенной культуры суспензии клеток вносили в кюветы Фотона-10 в таких объемах, чтобы оптическая плотность суспензии в кюветах с 5 мл дистиллированной (контроль), природной или сточной (опыт) воды соответствовала 0.030. При этом концентрация среды Тамия в них не превышала 1%. Модельный токсикант в виде раствора $\text{CuSO}_4 \times 5\text{H}_2\text{O}$ вносили в концентрации 0.04 мг/дм³ в расчете на ион меди. Миллисекундную замедленную флуоресценцию регистрировали в красной области спектра (680 – 750 нм) при возбуждении импульсами синего света (длина волны 480 нм).

Суть флуоресцентного метода определения токсичности проб состоит в том, что замедленная флуоресценция (ЗФ) измеряется при двух интенсивностях возбуждающего света. В «режиме высокого света» интенсивность ЗФ представлена в основном быстрыми компонентами затухания, которые при токсическом воздействии значительно снижаются. В «режиме низкого света» в свечении доминируют медленные компоненты затухания ЗФ, интенсивность которых в присутствии токсикантов существенно возрастает. В результате отношение этих двух параметров (относительный показатель замедленной флуоресценции – ОПЗФ) снижается в десятки раз при неблагоприятном воздействии на растительный тест-организм. При этом длительность измерения состояния объекта не превышает нескольких секунд (Григорьев и др., 2013).

При исследовании токсичности и связующей способности воды р. Енисей пробы отбирались в 4 точках выше и ниже г. Красноярск с апреля по октябрь 2012 года. Первая станция для отбора проб находилась на 0.5 км ниже плотины Красноярской ГЭС, вторая станция – 20 км выше г. Красноярск, третья и четвертая станции – на 15 и 35 км ниже г. Красноярск. Изучение сточных вод проводилось на пробах, отобранных с первичных отстойников городских очистных сооружений, до их биологической очистки. Пробы воды из р. Енисей и малой р. Кача, протекающей по левобережной части г. Красноярск, отбирались в феврале – апреле 2013 г.

Оценку связующей способности тестируемых вод проводили путем регистрации изменения ОПЗФ водоросли в контрольной и опытных водах после добавления в них модельного токсиканта – ионов меди (0.04 мг Cu^{+2} /дм³). Для этого использовался 2-кратный ряд разбавлений опытных проб воды (от 100% до 0.39%). В качестве относительного показателя связующей способности вод (ОПССВ) была взята величина разбавления тестируемых проб воды, при которой ОПЗФ хлореллы в присутствии ионов меди соответствовал таковому в контрольной воде после вне-

сения модельного токсиканта. Чем больше величина данного показателя, тем выше в нем содержание компонентов, способных связывать потенциально токсичные вещества.

Расчет ОПССВ проводился по формуле:

$$\text{ОПССВ} = 10^{\lg R_6 - \frac{(\lg R_6 - \lg R_m) \times (I_k - I_m)}{I_6 - I_m}},$$

где R_6 – величина разбавления (большая), при которой ОПЗФ был ниже I_k ; R_m – величина разбавления (меньшая), при которой ОПЗФ был выше I_k ; I_6 и I_m – величины ОПЗФ, соответствующие этим разбавлениям;

$$I_k = (\text{ОПЗФ}_k - \text{ОПЗФ}_{k+\text{медь}}) / 2,$$

где ОПЗФ_k и $\text{ОПЗФ}_{k+\text{медь}}$ – величины относительного показателя замедленной флуоресценции водоросли хлорелла в контрольной воде до и после внесения ионов меди соответственно.

В качестве R_6 и R_m берется та пара наибольших разбавлений пробы воды, между которыми имеет место переход к более низкому значению ОПЗФ по сравнению с I_k .

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты экспериментов показали, что 100%-ная вода р. Енисей не вызывала снижения ОПЗФ культуры водоросли хлорелла. Отсутствие токсического эффекта может быть обусловлено как низким содержанием в пробах загрязнителей, так и тем, что потенциально токсичные вещества находятся в связанном состоянии, не доступном для тест-организма. В этой ситуации контролировать загрязнение вод методом биотестирования можно путем определения их токсичности до и после внесения модельного токсиканта. Если при добавлении внешнего токсиканта в нетоксичную пробу проявится его воздействие на тест-организм, то это означает, что она не содержит токсичные вещества. И наоборот, если внесенный токсикант не действует, то в этой пробе могут присутствовать опасные загрязнители, которые находятся в связанном состоянии с компонентами самой воды.

Для проверки последнего предположения была исследована связующая способность проб воды р. Енисей методом оценки снижения токсичности ионов Cu^{2+} в этих водах. Как видно из рис. 1, данный модельный токсикант при внесении в контрольную воду (1%-ная среда Тамия в дистиллированной воде) вызывает снижение величины ОПЗФ более чем в 10 раз. В природной воде действие той же концентрации вносимого токсиканта проявляется в гораздо меньшей степени. Степень ослабления действия ионов меди в природной воде можно установить путем ее разбавления. Тогда, чем большего разбавления дистиллятом требует тестируемая вода для проявления в полном объеме действия добавляемого токсиканта, тем больше в ней примесей, способных его связывать и переводить в недоступное для тест-организма состояние. Так, из рис. 1 видно, что для полного проявления токсического действия ионов меди в пробе р. Енисей, ее необходимо разбавить в 32 раза (3.12%).

Было также обнаружено, что связующая способность вод р. Енисей не одинакова в разные месяцы года. В апреле, мае и октябре она была невысокой (рис. 2),

БИОДОСТУПНОСТЬ ИОНОВ МЕДИ В ВОДАХ РАЗЛИЧНОГО ПРОИСХОЖДЕНИЯ

тогда как в летние месяцы способность снижать токсичность ионов меди у вод была существенно выше. Это согласуется с литературными данными, согласно которым наибольшее количество гумусовых соединений в водоёмы поступает летом. По этой причине максимум содержания в природных водах комплексов ТМ с гумусовыми веществами приходится на летне-осенний период, а зимой возрастает доля гидратированных форм (Линник, Набиванец, 1986). Известно также,

что концентрация органического углерода в водах подвержена сезонным колебаниям, которые обусловлены сменой гидрологического режима водных объектов и изменениями интенсивности биологических процессов (Smirnov, 2008).

Результаты, представленные на рис. 2, демонстрируют разную связывающую способность воды р. Енисей, взятой в одно и то же время, но на разных ее участках. Особенно большое снижение токсичности модельного токсиканта наблюдалось в пробах воды со станций 3 и 4, расположенных ниже г. Красноярска по течению реки. Это может свидетельствовать о поступлении в реку значительного количества городских стоков, содержащих комплексообразующие вещества.

Проведенные исследования с пробами воды разного происхождения показали (рис. 3), что медь оказывает в них различное токсическое действие на водоросль хлорелла.

В водопроводной воде внесимые ионы меди начинают оказывать заметное токсическое действие на хлореллу уже после двукратного разбавления тестируемой пробы дистиллированной водой.

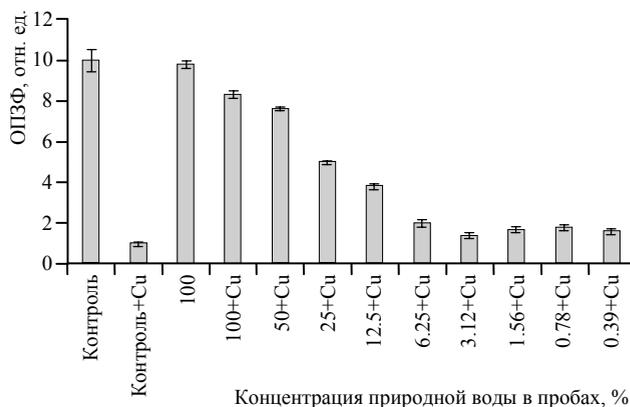


Рис. 1. Характер действия ионов меди (0.04 мг/дм^3) на относительный показатель замедленной флуоресценции (ОПЗФ) водоросли хлорелла в контрольной воде и пробах воды р. Енисей различного разбавления. Указано процентное содержание речной воды в тестируемых образцах после ее разбавления дистиллированной водой

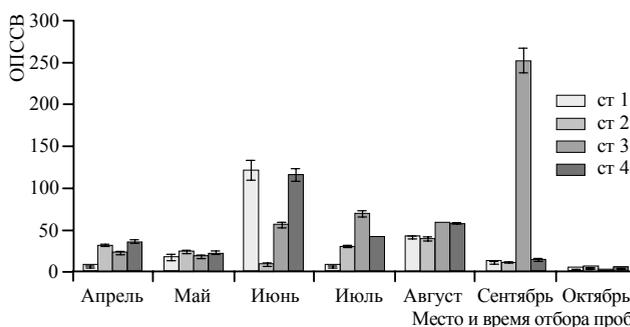


Рис. 2. Относительный показатель связывающей способности (ОПССВ) проб вод р. Енисей, отбираемых на 4 станциях с апреля по октябрь 2012 г.

При дальнейшем разбавлении водопроводной воды воздействие токсиканта на культуру водоросли возрастает. Это может свидетельствовать о том, что в водопроводной воде г. Красноярска содержание соединений, способных связывать ионы меди, сравнительно не велико. В пробах воды, взятых из р. Енисей, действие токсиканта проявлялось слабее (см. рис. 3). Пробы воды, взятые из р. Кача, также исходно не токсичные, снижали действие вносимых ионов меди в значительно большей степени, что указывает на присутствие в данном водотоке большого количества примесей, способных связывать потенциально токсичные вещества. В сточной воде, взятой на входе городских очистных сооружений и содержащих в своем составе хозяйственно-бытовые стоки, ионы меди проявляли свои токсические свойства только при очень большом разбавлении проб.

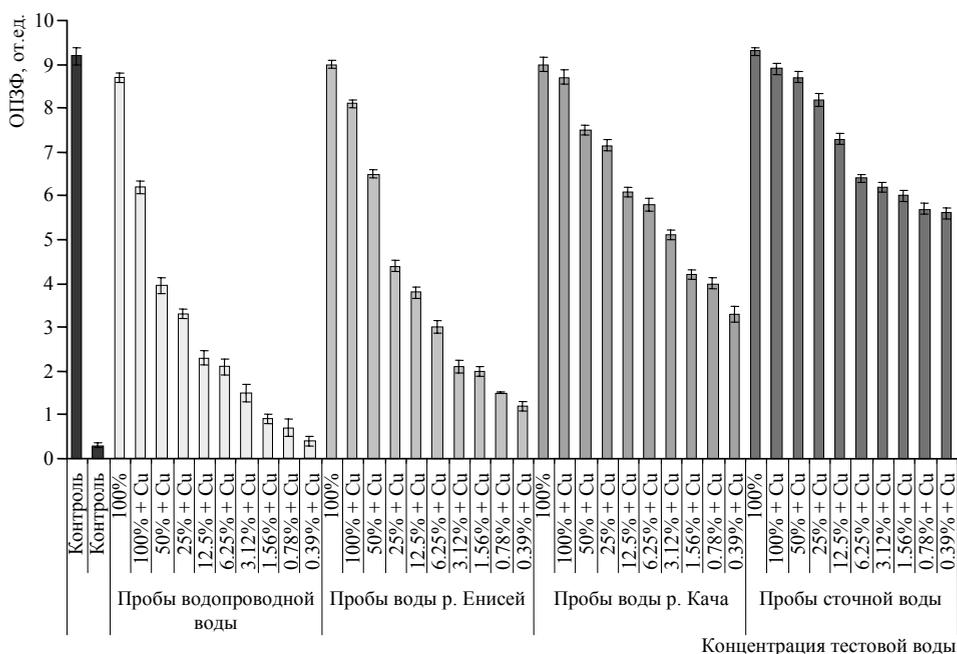


Рис. 3. Значения относительного показателя замедленной флуоресценции (ОПЗФ) в контрольной, водопроводной, речной и сточной водах. Концентрация вносимых ионов меди – 0.04 мг/дм^3

Таким образом, чем большего разбавления дистиллятом требует тестируемая вода для проявления в полном объеме действия добавляемого токсиканта, тем больше в ней содержится примесей, способных связывать и переводить его в недоступное для тест-организма состояние. На этой основе можно не только оперативно оценивать буферную ёмкость тестируемых вод, но и контролировать качество очистки сточных вод на городских очистных сооружениях.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Биодоступность ионов меди в водопроводной, природной и сточной водах для культуры водоросли хлорелла существенно различается. Водопроводная вода слабо связывает вносимый токсикант. Пробы воды р. Енисей и особенно более загрязненной р. Кача снижали токсичность ионов меди значительно сильнее. Это указывает на наличие в воде примесей природного и антропогенного происхождения, способных связывать присутствующие в ней токсиканты и переводить их в состояние, недоступное для живых организмов. В наибольшей степени данное явление характерно для многокомпонентных стоков, поступающих на городские очистные сооружения.

В биодоступности вод р. Енисей четко прослеживалась сезонная динамика. В летне-осенний период связывающая способность вод была выше, что может быть вызвано большим поступлением в водоёмы гумусовых соединений.

Методом регистрации замедленной флуоресценции водоросли хлорелла можно не только быстро оценивать токсичность и биодоступность загрязняющих веществ в тестируемых водах, но и оперативно контролировать качество очистки сточных вод.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Григорьев Ю. С., Стравинскене Е. С. Методика измерений относительного показателя замедленной флуоресценции культуры водоросли хлорелла (*Chlorella vulgaris* Beijer) для определения токсичности питьевых, пресных природных и сточных вод, водных вытяжек из грунтов, почв, осадков сточных вод, отходов производства и потребления. М., 2009. 37 с. ПНД 14.1:2:4.16-09 / Т 16.1:2.3:3.14-09.

Григорьев Ю. С., Фуряев Е. А., Андреев А. А. Способ определения содержания фитотоксических веществ / Патент № 2069851. Бюл. изобр. № 33 от 27.11.96.

Григорьев Ю. С., Бурмакин В. Н., Бондарев Н. С. Влияние связывания тяжелых металлов на результаты биотестирования токсичности природных и сточных вод // Вестн. Красноярского гос. ун-та. Сер. Естественные науки. 2005. № 5. С.125 – 128.

Ильин А. В. Биологические основы и методы культивирования корма беспозвоночных. М. : Наука, 1989. 145 с.

Исидоров В. А. Введение в химическую экотоксикологию : учеб. пособие. СПб. : Химиздат, 1999. 144 с.

Линник П. Н., Набиванец Б. И. Формы миграции металлов в пресных поверхностных водах. Л. : Гидрометеиздат, 1986. 241 с.

Моисеенко Т. И., Кудрявцева Л. П., Гашкина Н. А., Рассеянные элементы в поверхностных водах суши : Технофильность, биоаккумуляция и экотоксикология. М. : Наука, 2006. 261 с.

Рубин А. Б. Регуляция первичных процессов фотосинтеза // Успехи биологической химии. 2003. Т. 43. С. 225 – 256.

Сафонова Т. А. Поведение ртути и других тяжелых металлов в экосистемах : в 3 ч. Ч. 2. Процессы биоаккумуляции и экотоксикологии / Сиб. отд-ние АН СССР. Новосибирск, 1989. 154 с.

Холин Ю. В. Гумусовые кислоты как главные природные комплексообразующие вещества // UNIVERSITATES. Наука и просвещение (Харьков). 2001. № 4. С. 28 – 34.

А. Н. Вишняков, Н. С. Давыдова, Е. С. Стравинскене, Ю. С. Григорьев

Janssen C. R., Heijerick D. G., De Schamphelaere K. A. C., Allen H. E. Environmental risk assessment of metals : tools for incorporating bioavailability // *Environment International*. 2003. Vol. 28, № 8. P. 793 – 800.

Mercier F., Moulin V., Barré N., Casanova F., Toulhoat P. Study of the repartition of metallic trace elements in humic acids colloids : potentialities of nuclear microprobe and complementary techniques // *Analytica Chimica Acta*. 2001. Vol. 427, № 1. P. 101 – 110.

Smirnov M. P. The effect of horizontal and altitudinal zonality on the Concentrations and ratios of humic and fulvic acids in river waters // *Water Resources*. 2008. Vol. 35, № 4. P. 460 – 468.

УДК 591.551:598.282/299(574.5)

**ГНЕЗДОВАЯ БИОЛОГИЯ И СОЦИАЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ
ВОСТОЧНОСИБИРСКОГО ЧЕРНОГОЛОВОГО ЧЕКАНА –
SAXICOLA (TORQUATUS) STEJNEGERI (PARROT, 1908)
(MUSCICAPIDAE, AVES)**

М. В. Головина, А. С. Опаев

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

Поступила в редакцию 11.12.15 г.

Гнездовая биология и социальная организация восточносибирского черноголового чекана – *Saxicola (torquatus) stejnegeri* (Parrot, 1908) (Muscicapidae, Aves). – Головина М. В., Опаев А. С. – Гнездовая биология и пространственно-этологическая структура популяции восточносибирского черноголового чекана изучена в 2013 году в Хинганском заповеднике. Это территориальный моногамный вид, населяющий различные типы открытых местообитаний и устраивающий свои гнезда на земле. Восточносибирский черноголовый чекан относится к комплексу черноголовых чеканов, который включает 3 или 4 очень близких сестринских вида. Сопоставление полученных данных с материалами литературы по другому виду комплекса – европейскому черноголовому чекану – показало, что наибольшие различия между ними касаются особенностей пространственного поведения (размер территорий и плотность гнездования). Это подтверждает уже имеющиеся данные о том, что пространственная структура является одним из наиболее эволюционно лабильных признаков и различия между близкими видами здесь могут проявляться наиболее четко.

Ключевые слова: чеканы, гнездовая биология, пространственно-этологическая структура популяции, сестринские виды.

Breeding biology and social organization of Eastern Siberian stonechat – *Saxicola (torquatus) stejnegeri* (Parrot, 1908) (Muscicapidae, Aves). – Golovina M. V. and Opaev A. S. – The breeding biology and social organization of a population of the Eastern Siberian stonechat were studied in the Khingan State Nature Reserve (Amur region, Russia) in 2013. This is a territorial monogamy species, inhabiting various types of open areas and nesting on the ground. The Eastern Siberian stonechat belongs to the Common stonechat complex comprising 3 or 4 sibling species. Comparison of the data obtained with the literature data of another species from the complex (the European stonechat) have shown that most differences between them concern spatial structure (territory sizes and breeding density). This confirms early data that the spatial structure is a most evolutionary labile feature and the differences between sibling species could become apparent there most clearly.

Key words: stonechats, breeding biology, social organization, sibling species.

DOI: 10.18500/1684-7318-2016-2-131-143

ВВЕДЕНИЕ

Черноголовый чекан традиционно рассматривался как единый политипический вид, широко распространенный в Африке (включая Мадагаскар), Европе и Азии. С началом применения молекулярно-генетических методик единый вид был разделен на несколько. Одна из наиболее распространенных практик – это выделе-

ние в составе группы трех преимущественно аллопатрических видов. Это черноголовые чеканы африканский *S. torquatus* (Linnaeus, 1766), европейский *S. rubicola* (Linnaeus, 1766) и сибирский *S. maurus* (Pallas, 1773) (Wittmann et al., 1995). Более поздние исследования свидетельствуют в пользу разделения последней формы на два вида – чеканов западносибирского (собственно *S. maurus*) и восточносибирского *S. stejnegeri* (Zink et al., 2009). Более подробные сведения по систематике палеарктических черноголовых чеканов можно найти в обзоре Я. А. Редькина с соавторами (2015).

В этой связи несомненный интерес представляет сопоставление различных особенностей биологии и поведения разных форм комплекса. Ведь это позволит, в частности, реконструировать эволюцию группы и выявить направления ее диверсификации, что важно не только с точки зрения таксономии, но и в плане накопления данных по микроэволюции птиц. К сожалению, в настоящий момент такое сравнение в полной мере едва ли возможно – главным образом из-за неодинаковой изученности разных форм комплекса. Наиболее полные данные имеются по европейскому черноголовому чекану. А прочие формы изучены в значительной меньшей степени. В частности, восточносибирскому черноголовому чекану посвящены всего две специальные работы (Fujimaki, Shibnev, 1991; Fujimaki et al., 1994). Ряд данных по этому виду можно найти в региональных сводках (например: Нечаев, 1991; Панов, 1973). Поэтому мы посчитали возможным привести собранные нами материалы по биологии и поведению этого вида в отдельной статье. Кроме того, в заключение мы провели предварительное сопоставление с литературными материалами по другим видам. Это было сделано для того, чтобы выявить возможные параметры, наиболее сильно отличающиеся у разных форм, что позволит в дальнейшем специально обращать внимание на данные особенности.

Восточносибирский черноголовый чекан широко распространен в азиатской части нашей страны – от Таймыра и бассейна р. Лены до побережья Охотского и Японского морей. Населяет и все крупные острова в акватории последнего моря – Сахалин, Южные Курилы и Японские (Нечаев, Гамова, 2009). Мы изучали этот вид на территории Хинганского заповедника (Амурская область).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводились в период со 2 мая по 14 июня 2013 г. в Антоновском лесничестве Хинганского заповедника (Амурская область). Основные наблюдения проведены на контрольной площадке (20 га), где обитало 10 пар чеканов. У всех них найдены гнезда. Всего обнаружено 11 гнезд. У части гнезд измеряли: 1) наружный диаметр гнезда; 2) диаметр лотка; 3) глубину лотка. В некоторых случаях также промерены размеры ниши (или ямки), в которой было расположено гнездо: 1) диаметр входа в гнездо; 2) диаметр ямки (ниши); 3) глубина ямки (ниши). Промеры выполнены штангенциркулем с точностью до 1 мм. Максимальные длину и ширину всех найденных яиц измеряли штангенциркулем с точностью до 0.1 мм.

Находившиеся под наблюдением птицы были не мечены, поэтому их индивидуальная принадлежность условно определялась на основе локализации их встреч:

известно, что восточносибирский черноголовый чекан является территориальным моногамным видом (Fujimaki et al., 1994). Каждую встречу птиц мы наносили на схему нашей контрольной площадки, которая была составлена с помощью GPS-навигатора Garmin. Далее соединяли крайние точки регистраций и рассчитывали площадь полученного многоугольника в программе MapSource 5.00. Полученное значение мы считали размером участка данной пары. Площади территорий определены на основе 122.7 часов наблюдений на контрольной площадке. Дополнительно в предгнездовой период проведено 19.5 часов наблюдений. Для описания площадки мы определяли растительность по справочникам (Алексеев и др., 1971; Комаров, Клубукова-Алисова, 1931, 1932).

Для анализа гнездового поведения птиц проведена видеосъемка установленной у гнезда видеокамерой Sony DCR-SX63E. Видеосъемка проведена у четырех гнезд, всего 7 сеансов съемок длительность около 2 часов каждый (суммарно, таким образом, около 14 часов). При обработке видео мы регистрировали действия, которые совершали птицы (подробнее см. ниже). При необходимости видеозаписи переводили в формат «wav» в программе Adobe Audition 1.5. Анализ аудиофайлов проводили в программе Syrinx PC v. 2.6. При построении спектрограмм использовали длину преобразования Фурье, равную 256 точкам, и окно Хэмминга.

Мы закончили наши исследования, когда в большинстве гнезд были птенцы или яйца, а остальные были разорены на стадии насиживания ($n = 2$) или выкармливания птенцов ($n = 1$). Поэтому мы не имеем собственных данных об успехе размножения этого вида.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Биотопы и численность. В Хинганском заповеднике восточносибирский черноголовый чекан – обычная птица открытых травянистых, обычно увлажненных местообитаний (марей) (рис. 1). Это одна из самых многочисленных (наряду с дубровником *Ocyris aureolus* (Pallas, 1773)) птиц осоково-вейниковых лугов, являющихся типичной стацией равнинной территории заповедника (Антонов, Парилов, 2010). Основу травянистой растительности здесь составляют различные виды осок (*Carex* spp.) и вейник Лангсдорфа (*Calamagrostis langsdorfi*). А там, где посуше, к ним в том или ином количестве примешивается разнотравье. Важное требование чеканов к биотопам – это присутствие отдельных невысоких кустарников и/или деревьев, используемых птицами во время токования и при высматривании добычи. На лугах заповедника это преимущественно два вида ив (*Salix brachipoda*, *S. caprea*) и берёза плосколистная (*Betula platyphylla*).

Восточносибирские черноголовые чеканы селятся отдельными парами, но поблизости друг от друга. Поэтому в популяции можно выделить поселения, где плотность особенно велика. В одном из таких поселений располагалась наша контрольная площадка. Здесь на участке площадью 20 га гнездилось 10 пар чеканов (0.5 пары/га). На соседних участках плотность населения была меньше. По данным А. И. Антонова и М. В. Парилова (2010), в том же районе плотность гнездящихся птиц может достигать 20 – 27 особ. / км², т.е. 0.20 – 0.27 особ. / га.

Расстояние между ближайшими гнездами составило, по нашим данным, от 60 до 166 м (медиана 124 м, среднее 118 м, $n = 10$). В Японии (остров Хоккайдо) это значение варьировало на одном участке от 50 до 163 м (среднее 110 м), а на другом (субоптимальном) – от 50 до 321 м (среднее 179 м) (Fujimaki et al., 1994). Плотность гнезд в процитированном исследовании в Японии составила на этих двух площадках в разные годы 0.8 – 1.0 гнезд/га и 0.4 – 0.5 гнезда/га. А на нашей контрольной площадке в Хинганском заповеднике – 0.5 гнезд/га.

Прилет на места гнездования, занятие территорий и формирование пар.

Первые чеканы прилетают в заповедник в конце апреля – начале мая. В Приморье самцы черноголового чекана появляются, начиная со второй декады апреля (Панов, 1973).



a



б

Рис. 1. Местообитание восточносибирского черноголового чекана в Хинганском заповеднике в начале (май) периода гнездования (*a*), гнездо (*б*) в этот же период и кладка. Позже, в июне, подрастает трава и полностью маскирует заметные в мае кочки, под прикрытием которых располагаются гнезда

На острове Хоккайдо (Япония) прилет приходится на более ранние сроки – с середины апреля (Fujimaki et al., 1994). Более ранний прилет на Японские острова, по сравнению с теми же широтами на материковой части Дальнего Востока, характерен и для некоторых других воробьиных птиц – например, для восточной камышевки *Acrocephalus orientalis* (Temminck et Schlegel, 1847) (Опаев, 2010). В Хинганском заповеднике 2 мая 2013 г., в момент начала наших наблюдений, шел активный прилет, и большая часть будущих участков была свободна. Первыми прилетают самцы. Такие первопроходцы предпочитают занимать участки на обширных марях, избегая более мелких, окруженных березовыми рёлками. Последние участки, хотя подчас и могут потенциально вместить территории нескольких пар, являются субоптимальными местообитаниями и занимаются позже.

Отмечено явное тяготение прилетающих первыми

самцов другу к другу. Так, в период 2 – 4 мая из 5 отмеченных самцов 4 имели близких соседей: в одном месте рядом располагались участки двух самцов, а на удалении в 1 – 2 км держалась еще одна «пара» самцов. Наконец, пятый самец пел в пределах слышимости одной из указанных «пар». Для поведения самцов в это время характерны еще две особенности, с появлением самок наблюдающиеся много реже. Во-первых, это нестабильность границ участков. Из пяти самцов, первыми появившимися в поселении (2 – 4 мая), не менее двух через 1–2 дня исчезли со своих первоначальных участков. Кроме того, нестабильность может проявляться и в смещении центров социальной активности на протяжении подчас нескольких часов. Так, 2 мая мы наблюдали следующую ситуацию. Один из самцов опедал участок диаметром около 30 м. Через 30 мин наблюдений он сместил центр своей активности, который теперь стал располагаться в 30 – 40 м от границ его первоначального участка. Вскоре на первоначальном участке первого самца появился другой (второй) самец. Теперь пели оба самца, причем второй самец пел на бывшем участке первого.

Вторая особенность – это частые территориальные конфронтации соседей. За 19.5 часов наблюдений в период 2 – 13 мая мы отметили 7 таких случаев (с появлением гнезд частота территориальных конфликтов резко падает – см. ниже). Взаимодействия, о которых идет речь, обычно имеют характер беспорядочных погонь самцов друг за другом, чаще всего низко (около 0.5 – 1 м) над землей. Реже (1 случай из 7) короткие погони, подчас сопровождаемые дракой, происходят в кроне небольшого дерева. Создается впечатление, что описываемые конфронтации локализованы в определенных участках приграничного пространства (однако это не определенная точка, а скорее именно участок около 10 – 30 м в диаметре). Более того, нередко самцы специально «ищут» таких столкновений, прилетая в район, где до того у них был конфликт с соседом. А конфликты двух самцов могут привлекать и третьих птиц (особенно если конфликтующие в пылу погони приблизятся к посторонней территории), обитающих по соседству. В результате иногда (2 случая из 7) можно наблюдать взаимные погони трех самцов друг за другом.

Первая самка отмечена нами 6 мая. В последующие дни количество их постепенно увеличивалось. Поведение при формировании пары, по нашим фрагментарным наблюдениям, напоминает то, что описано выше для территориальных взаимодействий. В обоих случаях это либо (1) беспорядочные погони самца за самкой низко над землей, либо (2) короткие, но экспрессивные перелеты самца за самкой в кроне небольшого дерева. Поэтому, если птиц не удалось хорошо разглядеть, названные два типа взаимодействий можно перепутать. Позже, через несколько дней либо на следующий, когда самка остается на участке данного самца, взаимодействия партнеров становятся более мягкими. В это время самец уже не гоняется за пытающейся улететь от него самкой, а спокойно перелетает за ней, обычно избегая, однако, приближаться ближе 0.5 – 1 м.

Пространственно-этологическая структура в гнездовой период. Восточно-сибирский черноголовый чекан – моногамный территориальный вид. Случаев полигамии, а также холостых самцов, на нашей контрольной площадке (где обитало 10 пар) мы не отметили. Размер территории одной пары варьировал от 3700 до

9310 м², медиана 6750 м² ($n = 10$). Наиболее интенсивно используется и охраняется центральная часть участка. А периферии в некоторых случаях могут перекрываться у соседних пар – хотя в целом это не характерно и чеканы избегают нарушать границы. Поэтому в уже сформированном поселении, после появления гнезд, пограничные конфликты наблюдаются довольно редко. За 122.7 часа наблюдений в это время нам удалось отметить лишь 6 вторжений, приведших к территориальным конфронтациям, – т.е. на порядок меньше, чем при формировании поселения (см. выше). Во всех случаях в качестве нарушителей выступали самцы, предположительно с соседних территорий. Чаще всего ($n = 4$) самец-хозяин прогонял вторженца, стремительно летя за ним. В двух случаях из четырех в таких погонах коротко участвовала и самка, обитающая на данном участке. Наконец, в 2 других случаях (из 6) мы наблюдали демонстративный вариант территориального конфликта: самцы летели параллельно друг другу на расстоянии около 0.5 – 1.5 м особым полетом, когда крылья работают с большей частотой и меньшей, чем обычно, амплитудой, а хвост широко раскрыт. Интересно, что таких ритуализованных территориальных конфронтаций в период формирования поселения (когда конфликты вообще более часты) мы не наблюдали.

Гнезда и кладки, сроки и успех размножения. В Японии (остров Хоккайдо) первые гнезда находили уже в конце апреля, тогда же отмечены и первые яйца. А начало массовой яйцекладки приходилось на середину мая (Fujimaki et al., 1994). В Хинганском заповеднике это происходит несколько позже. Здесь первая самка была отмечена 6 мая 2013 г., а 13 мая мы впервые наблюдали самку (на другой территории) с гнездовым материалом. Первое гнездо с двумя яйцами было найдено нами 19 мая: т.е. откладка яиц в нем началась 18 мая.

В Японии часть пар успевает вырастить 2 выводка за сезон (Fujimaki et al., 1994). Аналогичными данными по Хинганскому заповеднику мы не располагаем.

Строит гнездо только самка (Fujimaki et al., 1994). Чеканы размещают свои гнезда на земле. Как уже говорилось, в Хинганском заповеднике эти птицы населяют преимущественно осоково-вейниковые луга с примесью разнотравья. Почва в таких биотопах почти сплошь покрыта кочками, образованными многолетними куртинами злаков или осок. Гнезда всегда связаны с такими кочками (см. рис. 1). При этом положение гнезда может варьировать: из 11 найденных нами гнезд 3 находились в верхней части кочки, 3 сбоку (на боковой «стенке»), а 4 – у основания. Почти обязательным условием являлось расположение гнезда в углублении («норке»), положение которой и определяло конкретную локализацию гнезда. В такой норке (глубиной 50 – 80 мм, $n = 2$) гнездо и так не очень заметно, а под прикрытием обильной травянистой растительности и вовсе становится очень трудно находимым. Лишь одно из 11 найденных гнезд располагалось не в углублении, а только под прикрытием растительности. В Приморье также отмечено гнездование в подобных «норках» – в этом случае чеканы гнездились близ входа в старые норки больших полёвок (*Microtus fortis* Büchner, 1889), располагавшихся на кочках (Fujimaki, Shibnev, 1991). Происхождение «норок», в которых размещались найденные нами гнезда, осталось неизвестным – но, скорее всего, по крайней мере часть из них были естественными углублениями.

Размеры гнезд, по нашим данным, таковы (даны средние \pm стандартное отклонение и, в скобках, разброс значений): наружный диаметр 73.0 ± 14.7 мм ($53.6 - 92.3$ мм, $n = 6$); диаметр лотка 50.8 ± 8.2 мм ($41.8 - 65.3$ мм, $n = 6$); глубина лотка 48.3 ± 2.9 мм ($45 - 50$ мм, $n = 3$). Основной материал гнезда – это сухие листья осок и тоненькие стебельки злаков, фрагменты сухих листьев других растений, а также волосы млекопитающих (обычные в районе исследований амурский барсук *Meles amurensis* Schrenck, 1859 и енотовидная собака *Nyctereutes procyonoides* (Gray, 1834)).

По нашим данным, полная кладка восточносибирского черноголового чекана состоит из 6 – 8 яиц, в среднем 6.8 ± 0.7 ($n = 7$). В Японии первые кладки содержали в среднем 6.3 яйца (Fujimaki et al., 1994). Основной фон яиц, по нашим данным, от голубого до почти белого. На тупом конце – налет в виде точек и небольших размытых пятен коричневого цвета (см. рис. 1). Размеры яиц в четырех измеренных кладках (приведены средние \pm стандартное отклонение и, в скобках, разброс значений): 17.6 ± 0.9 ($16.1 - 19.5$) \times 14.1 ± 0.6 ($16.1 - 19.5$) мм ($n = 21$).

В Японии слетки удачно вылетели из 92.3% гнезд. А суммарный успех размножения (отношение числа отложенных яиц к числу покинувших гнездо слетков) составил 67.3% для гнезд первого цикла размножения и 60.0% для второго (Fujimaki et al., 1994). В часть гнезд, наблюдавшихся в этом исследовании, подложила яйца обыкновенная кукушка *Cuculus canorus* Linnaeus, 1758. В Хинганском заповеднике паразитизма кукушки мы не наблюдали. Здесь одним из основных видов-воспитателей является толстоклювая камышевка *Phragmaticola aedon* (Pallas, 1776) (Квартальнов, Капитонова, 2015).

Поведение во время насиживания и выкармливания птенцов. Откладка яиц обычно происходит утром (Urquhart, 2002). В одном найденном нами гнезде в течение трех дней кладка каждый день увеличивалась на одно яйцо: т.е. самка откладывала по яйцу в день. Насиживает только самка. Сроки инкубации в Японии 12 – 14.5 дней, в среднем 13.6 дней (Fujimaki et al., 1994).

В первые 5 дней жизни птенцов самка обогревает их, сидя на гнезде. А кормит преимущественно самец. От дня 0 (день вылупления) ко дню 5 доля времени, проведенного самкой на гнезде, прогрессивно сокращается, а начиная с 5-го дня обогрев птенцов не отмечен вовсе (таблица). Постепенно увеличивая время отлучек от гнезда, самка также начинает кормить птенцов – вскоре наравне с самцом.

Взрослые птицы после того, как покормили птенца, примерно в 20% случаев съедали или выносили капсулу с пометом. По видеосъемкам пар № 4, 6 и 12 выяснено, что родители выносили капсулу того птенца, которого покормили при данном посещении гнезда (каждый раз кормят только одного птенца). В первые дни взрослые птицы съедали капсулу с пометом прямо на гнезде, а позже чаще выносили её из гнезда.

Любопытно поведение взрослых птиц при подлете к гнезду в первые 6 дней жизни птенцов. В это время взрослая птица, подлетев к гнезду, издает особый звук. Это короткая шумовая посылка длительность около 10 – 15 мс, ее частотный диапазон в области около 1 – 13 кГц. Такие посылки нередко бывают объединены в плотные серии из нескольких (2 – 4) звуков, обычно несколько разной длитель-

ности. Подлетев к гнезду, взрослая птица издает несколько одиночных посылок и/или плотных серий (рис. 2). В ответ птенцы открывают клювы, взрослая птица кормит одного из них, а затем отлетает. Такое поведение характерно для обоих родителей. При этом оно наблюдается и тогда, когда самец кормит птенцов, обогреваемых самкой, – т.е. самка находится в это время на гнезде. Такие же звуки наблюдаются и при подлете взрослой птицы к гнезду с одними лишь птенцами. Звуки используются тогда, когда птенцы еще слепые и не могут видеть взрослую птицу. Когда у них отрываются глаза, испускание звуков становится нехарактерным: с этого момента птенцы ориентируются на визуальные стимулы.

Некоторые показатели гнездового поведения восточносибирского черноголового чекана по данным видеосъемки четырех пар в зависимости от возраста птенцов в 2013 г.

Показатели	№ пары							
	4	6	10	12	6	4	12	
	Дата							
	3 июня	8 июня	5 июня	6 июня	11 июня	10 июня	10 июня	
Длительность видеосъемки, мин	148.4	131.1	130.5	91.2	121.5	89.2	100.6	
Возраст птенцов, дней	0	2	3	3	5	7	7	
Доля времени, в течение которого самка находилась в гнезде, %	72.0	59.1	40.9	26.7	0	0	0	
Количество кормлений птенцов самкой, в час	0	3.6	3.3	8.0	11.0	0	14.7	
Количество кормлений птенцов самцом, в час	0	6.8	4.0	8.0	27.5	20.0	19.4	
Количество кормлений птенцов самкой, при которых она издавала звуки, в час	0	0.5	3.3	1.5	0	0	0	
Количество кормлений птенцов самцом, при которых он издавал звуки, в час	0	4.1	4.0	14.0	0	4.7	0	

На примере двух пар (пара № 6, в момент съемок птенцам было около 5 дней, и пара № 12 – около 7 дней), по которым имеются репрезентативные данные, мы проверяли, существует ли у восточносибирских черноголовых чеканов предпочтительное кормление птенцов, находящихся в той или иной зоне гнезда. Гнездо условно делили на (1) четыре сектора и (2) два сектора (в последнем случае: дальше

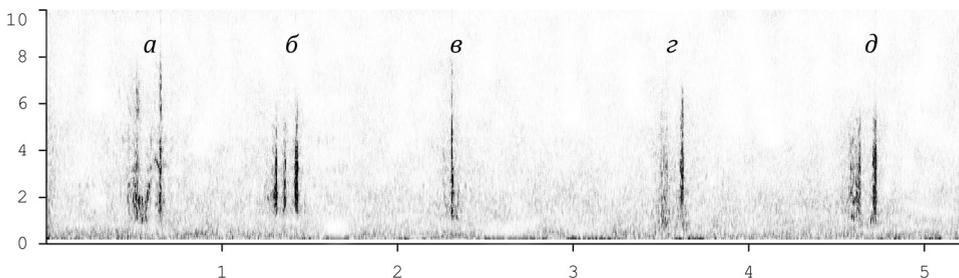


Рис. 2. Звуки самца, издаваемые при подлете к гнезду перед кормлением птенцов. Представлено 5 (а – д) таких вокализаций, записанных при разных подлетах к гнезду в один и тот же день (самец 4, 10 июня 2013 г.)

и ближе от входа в гнездо). Далее по материалам видеосъемки подсчитывали, сколько эпизодов кормления приходится на каждый из секторов гнезда (в каждый эпизод родители кормили лишь одного птенца). Полученное распределение сравнивали с равномерным при помощи критерия Хи-квадрат. Расчеты проводились как отдельно для самцов и самок, так и для всей пары в сумме. Немногочисленные эпизоды кормления, локализацию которых нельзя было отнести ни к одному из выделенных нами секторов (всего 8 из 96, т.е. 8.3%), из анализа исключали. Оказалось, что в большинстве случаев родители равномерно распределяют корм по гнезду при последовательных посещениях. Исключение составил самец из пары № 12, предпочитавший кормить птенцов, находящихся в правом ближнем (к входу) секторе. Однако даже у этой пары распределения всех наблюдавшихся кормлений по двум секторам (ближе и дальше от входа) не отличалось от равномерного. Таким образом, черноголовые чеканы в целом не имеют предпочтений в кормлении птенцов из той или иной части гнезда. Между тем из литературы известно, что у дуплогнездников может быть по-другому. Так, у мухоловки-пеструшки *Ficedula hypoleuca* (Pallas, 1764) родители преимущественно кормят птенцов, сидящих ближе всего к летку. А равномерное распределение корма между птенцами достигается движением их «по кругу», так что птенцы у летка постоянно меняются (Хаютин, Дмитриева, 1991). У чеканов же никаких перемещений птенцов в гнезде мы не наблюдали.

В Японии птенцы проводят в гнезде в среднем 13.4 дней. Они покидают гнездо, еще не умея летать, и проводят в его окрестностях, на земле, еще около 5 – 8 дней (Fujimaki et al., 1994).

Сравнение с другими палеарктическими формами черноголовых чеканов. Можно условно выделить три группы параметров (особенностей) восточносибирского черноголового чекана, о которых преимущественно шла речь в данной работе, и материалы по которым, касательно других видов, имеются в литературе. Это (1) биотопы, (2) гнезда и кладки, (3) пространственно-этологическая структура популяции (в том числе плотность гнездования). Ниже мы проведем краткое сопоставление этих групп параметров с аналогичными литературными данными по другим палеарктическим видам черноголовых чеканов.

Биотопы. Особенности биотопического размещения у разных видов выглядят схожими. Эти птицы встречаются на гнездовании в самых различных типах открытых местообитаний. Однако, судя по всему, обитание на влажных лугах в наибольшей степени характерно именно для формы *stejnegeri* – по крайней мере, на Дальнем Востоке России и в Японии (Панов, 1973; Антонов, Парилов, 2010; Fujimaki, Shibnev, 1991; Fujimaki et al., 1994; наши данные). Очевидно, это связано с большей увлажненностью этих мест – по сравнению с тем, что характерно для более западных областей Палеарктики. Так, влажные луга как гнездовая станция мало характерны для европейского черноголового чекана (Urquhart, 2002).

Гнезда и кладки. Основные особенности гнездовой биологии выглядят очень схожими. Это проявляется в размерах яиц и гнезд. Используя те литературные данные, в которые приведены промеры конкретных яиц, мы сравнили их с нашими

материалами. Для сравнения использованы данные по форме *S. maurus armenica* Stegmann, 1935 из Армении и по форме *S. r. rubicola* (Linnaeus, 1766) из Украины¹. Анализ показал отсутствие различий в длине и ширине яиц у разных форм (критерий Стьюдента, $p \gg 0.05$). Также очень сходна и окраска яиц. Так, по данным Н. Н. Балацкого (2001), окраска свежих яиц сибирского черноголового чекана бирюзовая, с рисунком из рыжевато-коричневых мелких крапинок или пятнышек (реже рисунок не выражен), а насиженные яйца имеют бледно-бирюзовую окраску. Это очень близко описанию яиц восточносибирского черноголового чекана, приведенному нами выше.

Особенности размещения гнезд и их размеры также сходны у разных форм. Но корректное сопоставление здесь трудно из-за значительной изменчивости этих показателей. Поэтому укажем только, что особенности расположения и устройства гнезда, описанные нами как характерные для восточносибирского черноголового чекана, встречаются и у других видов. Так, гнездо «в норке» (в оригинале: «под дерном») было найдено в Армении (Петросян С. О., Петросян О. С., 1997; форма *S. maurus armenica*) и имело размеры, сопоставимые с таковыми у восточносибирского черноголового чекана. Особенности строения и размещения гнезд европейского черноголового чекана, приведенные в работе (Fuller, Glue, 1977), также сходны с нашими материалами по *S. stejnegeri*.

Сходство в различных аспектах гнездовой биологии отмечали и другие авторы, сравнивая формы *S. stejnegeri* и *S. rubicola* (Fujimaki et al., 1994).

Пространственно-этологическая структура. Более различными (по сравнению с двумя рассмотренными выше группами параметров) выглядят особенности пространственно-этологической структуры. Все формы черноголовых чеканов в норме являются моногамными территориальными птицами: т.е. этологическая структура популяции сходна. А различия касаются некоторых особенностей структуры пространственной. Сопоставление здесь возможно только с европейским чеканом *S. rubicola*, так как по сибирской форме *S. maurus* данные фактически отсутствуют. В сравнении с восточносибирским черноголовым чеканом, для европейского характерно более крупные размеры территорий и меньшая плотность популяции. Интересно, что эта особенность свойственна обоим подвидам *S. rubicola*, описана во многих работах и, судя по всему, является нормой. Наиболее полные данные по номинативному подвиду имеются с территории Харьковской области Украины (Банник, 2001, 2003 а, б; Банник, Вергелес, 2001). Здесь размер участка составил в среднем 3.23 га (разброс значений 0.73 – 6.9 га, $n = 11$). Территории нескольких пар здесь часто соседствуют, но расстояние между близлежащими участками довольно велико (0.5 – 1 км), и соседи фактически не контактируют друг с другом. Плотность населения составила в среднем 5.7 особ. / км² и варьировала незначительно на разных площадках. Данные других авторов по номинативному подвиду таковы. В Нидерландах размер участков самцов варьиро-

¹ Размеры яиц в Армении (форма *maurus*): $18.1 \pm 0.8 \times 14.3 \pm 0.2$ мм ($n = 10$); на Украине (форма *rubicola*): $17.7 \pm 0.5 \times 14.2 \pm 0.3$ мм ($n = 21$) (рассчитано по: Петросян С. О., Петросян С. О., 1997; Селиверстов, 2007 соответственно). Приведены среднее \pm стандартное отклонение, в скобках дан разброс значений.

вал в пределах 1.0 – 4.8 га (Frankevoort, Hubatsch, 1966), а в Германии среднее значение составило около 2.9 га (Flinks, Pfeifer, 1993). Для Великобритании, где обитает другой подвид *S. r. hibernans* (Hartert, 1910), в литературе имеются такие оценки размеров территорий: 0.7 – 7 га, среднее 2.7 га (Johnson, 1971); 0.3 – 1.0 га, в среднем 0.79 га (Parrinder E. R., Parrinder E. D., 1945) и 0.8 – 4 га (Greig-Smith, 1979; цит. по: Urquhart, 2002). Таким образом, размер участка у европейского черноголового чекана обычно не менее 1 га, а чаще 2 – 3 га. А участки восточносибирского чекана в Амурской области и Японии меньше 1 га (см. выше).

Данные по восточносибирскому черноголовому чекану показывают, что этот вид часто селится с плотностью, превышающей таковую у *S. rubicola* в несколько раз. А размеры территорий отдельных пар, соответственно, в несколько раз меньше. Пока не ясно, имеются ли какие-либо различия в территориальном поведении между этими формами черноголовых чеканов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Предварительное сопоставление особенностей биотопического размещения, гнездовой биологии и пространственно-этологической структуры популяции разных форм черноголовых чеканов позволяет заключить, что наибольшие отличия выявляются в пространственной структуре. Речь идет о размерах территорий и плотности гнездования. Однако пространственная структура популяции может быть изменчива внутри вида – скажем, различаться в разных популяциях и/или в разные годы (как это показано, например, для туркестанской камышевки *Acrocephalus stentoreus* (Hemprich et Ehrenberg, 1833): Опаев, 2008). Поэтому для уточнения нашего заключения требуются дополнительные исследования. Но отметим, что наибольшие различия именно в особенностях территориальности (по сравнению с чертами гнездовой биологии и некоторыми другими) вообще характерны для близких видов воробьиных птиц. Например, это выявлено у некоторых камышек *Oenanthe* (Панов, 1978, 1999), камышевок *Acrocephalus* (Квартальнов, 2005; Опаев, 2008, 2010) и пардалотов *Pardalotus* (Woinarski, Bulman, 1985).

За помощь в организации и проведении полевых исследований мы благодарны сотрудникам Хинганского заповедника А. И. Антонову, М. С. Бабыкиной, Н. Н. Балану, В. А. Кастрикину и М. П. Парилкову, а также сотруднику МГУ им. М. В. Ломоносова П. В. Квартальнову. За помощь в подборе литературы мы признательны Т. В. Гамовой (Биолого-почвенный институт Дальневосточного отделения РАН).

Исследование выполнено при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 11-04-01302-а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алексеев Ю. Е., Вехов В. Н., Гапочка Г. П. Травянистые растения СССР. Справочник-определитель. М.: Мысль, 1971. Т. 1. 487 с.

Антонов А. И., Парилков М. В. Кадастр птиц Хинганского заповедника и Буреинско-Хинганской (Архаринской) низменности / Ин-т водных и экологических проблем Дальневосточного отд-ния РАН. Хабаровск, 2010. 104 с.

Балацкий Н. Н. Гнезда птиц юга Западно-Сибирской равнины. Новосибирск : Наука-центр, 2001. 132 с.

Баник М. В. Пространственная структура популяций лугового и черноголового чеканов в Харьковской области // Зоологічні дослідження в Україні на межі тисячоліть : тез. Всеукр. зоол. конф. Кривий Ріг : Вид-во «І.В.І.», 2001. С. 121 – 123.

Баник М. В. Взаимосвязь территориального поведения и пространственной структуры популяций лугового и черноголового чеканов в Харьковской области // Биоразнообразии и роль зооценоза в естественных и антропогенных экосистемах : материалы II междунар. науч. конф. Днепропетровск : Изд-во Днепропетр. нац. ун-та, 2003 а. С. 184 – 186.

Баник М. В. Пространственная структура популяций и поведение лугового и черноголового чеканов (Aves, Passeriformes: *Saxicola torquata*, *S. rubetra*) // Вісн. Дніпропетр. ун-ту. Біологія. Екологія. 2003 б. Вип. 11, т. 1. С. 136 – 142.

Баник М. В., Вергелес Ю. И. Численность и биотопическое распределение лугового и черноголового чеканов на территории северо-востока Украины // Актуальные проблемы изучения и охраны птиц Восточной Европы и Северной Азии : материалы междунар. XI орнитол. конф. Казань : Матбугат йорты, 2001. С. 67 – 69.

Квартальнов П. В. Структура сообщества камышевок юга России : автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2005. 24 с.

Квартальнов П. В., Капитонова Л. В. Паразитизм обыкновенной кукушки (*Cuculus canorus*, Cuculiformes, Cuculidae) на толстоклювой камышевке (*Phragmaticola aedon*, Passeriformes, Acrocephalidae) в Среднем Приамурье // Зоол. журн. 2015. Т. 94, № 12. С. 1 – 9.

Комаров В. Л., Клобукова-Алисова Е. Н. Определитель растений Дальневосточного края. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1931. Т. 1. 622 с.

Комаров В. Л., Клобукова-Алисова Е. Н. Определитель растений Дальневосточного края. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1932. Т. 2. 622 с.

Нечаев В. А. Птицы острова Сахалин. Владивосток : Изд-во ДВО АН СССР, 1991. 742 с.

Нечаев В. А., Гамова Т. В. Птицы Дальнего Востока России (аннотированный каталог). Владивосток : Дальнаука, 2009. 564 с.

Опаев А. С. Социальная организация и гнездовая биология туркестанской камышевки *Acrocephalus stentoreus* (Hemprich et Ehrenberg, 1833) // Поволж. экол. журн. 2008. № 4. С. 304 – 316.

Опаев А. С. Основные направления дивергенции криптических видов птиц (на примере комплекса «дроздовидная камышевка») : автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2010. 24 с.

Панов Е. Н. Птицы южного Приморья. Новосибирск : Наука. Сиб. отд-ние, 1973. 376 с.

Панов Е. Н. Механизмы коммуникации у птиц. М. : Наука, 1978. 306 с.

Панов Е. Н. Каменки Палеарктики. Экология, поведение, эволюция. М. : Т-во науч. изд. КМК, 1999. 342 с.

Петросян С. О., Петросян О. С. Орнитология и нидология птиц Армении. М. : ООО Газета «Архитектура», 1997. 155 с.

Редькин Я. А., Архипов В. Ю., Волков С. В., Мосалов А. А., Коблик Е. А. Вид или не вид? Спорные таксономические трактовки птиц Северной Евразии // XIV орнитол. конф. Северной Евразии. II. Доклады / Мензбирское орнитологическое о-во. Алматы, 2015. С. 104 – 138.

Селиверстов Н. М. Каталог орнитологической коллекции А. В. Носаченко / Черкасский обл. краеведческий музей. Черкассы, 2007. 144 с.

Хяютин С. Н., Дмитриева Л. П. Организация раннего видоспецифического поведения. М. : Наука, 1991. 232 с.

Johnson E. D. H. Observations on a resident population of Stonechats in Jersey // British Birds. 1971. Vol. 64, № 5. P. 201 – 213.

ГНЕЗДОВАЯ БИОЛОГИЯ И СОЦИАЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ

Flinks H., Preifer F. Vergleich der Habitatstrukturen ehemaliger und aktueller Schwarzkehlchen – (*Saxicola torquata*) – Brutplätze in einer agrarisch genutzten Landschaft // *Ökol. Vögel*. 1993. Bd. 15. S. 85 – 97.

Frankevoort W., Hubatsch H. Unsere Wiesenschmatzer. Aus dem Leben von Schwarz- und Braunkehlchen. Wittenberg ; Lutherstadt : A. Ziemsen Verlag, 1966. 97 s.

Fujimaki Y., Takamata M., Sato F. Breeding biology of the Stonechat in southeastern Hokkaido, Japan // *Research Bull. of Obihiro University*. 1994. Vol. 19. P. 37 – 46.

Fujimaki Y., Shibnev Y.B. 1991. Nesting site of Stonechats in a bog after a spring fire // *Jap. J. Ornithol.* 1991. Vol. 40. P. 33 – 35.

Fuller R. J., Glue D. E. The breeding biology of the Stonechat and Whinchat // *Bird Study*. 1977. Vol. 24. P. 215 – 228.

Greig-Smith P. W. The behavioural ecology of the Stonechat *Saxicola torquata* : Ph. D. thesis. Univ. of Sussex. Brighton, 1979. 240 p.

Parrinder E. R., Parrinder E. D. Some observations on Stonechats in North Cornwall // *British Birds*. 1945. Vol. 38. P. 362 – 369.

Urquhart E. Stonechats. A guide to the genus *Saxicola*. London : Christopher Helm, 2002. 320 p.

Wittmann U., Heidrich P., Wink M., Gwinner E. Speciation in the stonechat (*Saxicola torquata*) inferred from nucleotide sequences of the cytochrome-b gene // *J. of Zoological Systematics and Evolutionary Research*. 1995. Vol. 33, iss. 2. P. 116 – 122.

Woinarski J. C. Z., Bulman C. 1985. Ecology and breeding biology of the forty-spotted pardalote and other pardalotes on North Bruny Island // *Emu*. 1985. Vol. 85. P. 106 – 120.

Zink R. M., Pavlova A., Drovetski S., Wink M., Rohwer S. Taxonomic status and evolutionary history of the *Saxicola torquata* complex // *Molecular Phylogenetics Evolution*. 2009. Vol. 52, iss. 3. P. 769 – 773.

ВЛИЯНИЕ РЕКРЕАЦИИ НА СООБЩЕСТВА ПОЧВЕННОЙ МЕЗОФАУНЫ ЛЕСОПАРКОВОЙ ЗОНЫ г. КАЗАНИ

Т. А. Гордиенко, Д. Н. Вавилов, Р. А. Суходольская

*Институт проблем экологии и недропользования АН РТ
Россия, 420087, Казань, Даурская, 28
E-mail: eiseniata@gmail.com*

Поступила в редакцию 20.04.15 г.

Влияние рекреации на сообщества почвенной мезофауны лесопарковой зоны г. Казани. – Гордиенко Т. А., Вавилов Д. Н., Суходольская Р. А. – Для оценки состояния лесопарковой зоны г. Казани изучали население почвообитающих беспозвоночных в трех массивах широколиственных лесов с разной степенью рекреации. Численность мезофауны в лесопарках значительно выше по сравнению с пригородным лесом. Таксономический состав сообществ педобионтов в ряду смежных лет существенно не меняется, доминируют дождевые черви. Однако их численность подвержена сильным колебаниям по годам. Значительные изменения испытывает трофическая структура мезофауны в биотопе с наибольшей антропогенной нагрузкой, что показали результаты дискриминантного анализа и анализа главных компонент. Перестройки в структуре сообществ педобионтов, когда в разные годы основную нагрузку несут разные трофические группы, можно считать элементами адаптации мезофауны в лесопарках к антропогенному влиянию.

Ключевые слова: почвенная мезофауна, дождевые черви, трофические группы, лесопарковая зона, пригородная зона, многолетняя динамика численности, многомерная статистика.

Recreation impact on soil macrofauna communities in the forest-park zone of Kazan city. – Gordienko T. A., Vavilov D. N., and Sukhodolskaya R. A. – To evaluate the status of the forest-park zone of Kazan City, the soil invertebrate populations in three deciduous forest plots with various recreational degrees were studied. The macrofauna abundance in forest-parks was significantly higher in comparison with suburb forests. The taxonomic composition of the pedobiont communities did not change significantly within the period studied, with earthworms predominated. However, their abundance varied strongly from year to year. The trophic structure of the mesofauna in the biotope under the highest anthropogenic load is subject to significant changes, shown by PCA and discriminant analysis. The reorganizations in the pedobiont community structure, when different trophic groups carry the major load in different years, can be considered as elements of the mesofauna adaptation to the anthropogenic impact in forest-parks.

Key words: soil mesofauna, earthworms, trophic groups, forest-park zone, suburb forest, long-term abundance dynamics, multivariate statistics.

DOI: 10.18500/1684-7318-2016-2-144-154

ВВЕДЕНИЕ

Роль крупных почвообитающих беспозвоночных в круговороте веществ неоднократно подчеркивалась: их инженерная деятельность оказывает существенное влияние на процесс почвообразования (Самойлова и др., 2014; Стриганова, 2014; Vottinelli et al., 2010; Sapowicz et al., 2014). Трансформация биосферы человеком к настоящему времени достигает глобальных масштабов, затрагивая в той или иной мере почти все экосистемы, что в большинстве случаев приводит к структурно-функциональным изменениям сообществ и экосистем в целом (Вершинина, 2011).

ВЛИЯНИЕ РЕКРЕАЦИИ НА СООБЩЕСТВА ПОЧВЕННОЙ МЕЗОФАУНЫ

Почвообитающие беспозвоночные одними из первых реагируют на изменения окружающей среды, поэтому с их помощью удобно определять характер и степень антропогенного воздействия (McIntyre et al., 2001; Nahmani, Lavelle, 2002). Исследования, направленные на оценку состояния биотического компонента вблизи промышленных центров, как правило, охватывают небольшой промежуток времени (Середюк, 2008; Князев, 2014). В г. Казани подобные работы немногочисленны (Сабанцев и др., 2007; Александрова и др., 2008; Богданов, Хабибуллина, 2008).

В ходе адаптации к продолжительному антропогенному воздействию экосистемы меняют свой облик, что влечет за собой изменение биоразнообразия. Однако практически неизвестно насколько этот процесс одинаково происходит в разных регионах Земли (Niemelä et al., 2000). В недавнем Международном проекте (Globenet), направленном на оценку состояния почвенной мезофауны в градиенте «город – пригороды – естественные биотопы» в глобальном масштабе, основной акцент сделан на ряд ключевых групп (Niemelä et al., 2000; Penev et al., 2004, 2008). При этом популяционные параметры у представителей таких групп изучены очень слабо, в основном у напочвенных жуков – жужелиц, хотя в последнее время было показано, что внутривидовая изменчивость так называемых жизненно важных признаков (life-history traits) может накладывать отпечаток на реакцию сообществ на антропогенное воздействие (Суходольская, Еремеева, 2013; Суходольская, Савельев, 2014; Sukhodolskaya, 2014).

Цель настоящей работы – оценка состояния сообществ почвообитающих беспозвоночных под воздействием рекреации во временном аспекте на примере г. Казани.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Согласно физико-географическому районированию Среднего Поволжья (1964) исследуемая территория входит в состав лесостепной провинции Низменного Заволжья. Участки леса расположены в восточной части Казани и ее пригорода в суббореальной северной семигумидной ландшафтной зоне широколиственной ландшафтной подзоне Нижнемешинского возвышенного района со Среднерусско-волжскими широколиственными (липово-дубовыми) с елью неморально-травяными лесами на светло-серых лесных, дерново-подзолистых и серых лесных почвах (Ермолаев и др., 2007).

Исследования проводили в лесопарковой зоне и пригородах г. Казани в весенний период (конец мая – начало июня) в 2009 – 2014 гг. Обследовано три дубово-липовых лесных массива с разной степенью антропогенной нагрузки: лесопарк в восточной части города, примыкающий к ул. Дубравная («Участок 1», 55°44'04.21" с.ш., 49°13'15.72" в.д.); лесопарк в северо-восточной части города в окрестностях пос. Карьер («Участок 2», 55°50'02.14" с.ш., 49°12'37.01" в.д.); пригородный широколиственный лес, расположенный на северо-востоке от города в окрестностях д. Пановки Высокогорского муниципального района («Участок 3», в 12 км от города, 55°53'38.76" с.ш., 49°24'42.4" в.д.).

Исследуемые широколиственные леса относятся к ассоциации средневозрастных дубо-липняков лещиновых пролеснико-снытьево-волосистоосоковых (Шафигуллина и др., 2004; Гордиенко и др., 2011).

На участке 1 в древостое доминируют липа сердцевидная (*Tilia cordata* Mill.) и дуб черешчатый (*Quercus robur* L.), образующие I ярус. В меньшей степени представлены мелколиственные породы: берёза повислая (*Betula pendula* Roth.), осина (*Populus tremula* L.). Во II ярус входят клён остролистный (*Acer platanoides* L.), черемуха обыкновенная (*Padus avium* Mill.) и рябина обыкновенная (*Sorbus aucuparia* L.). Формула древостоя 6Лп2Д1Б1Ос, полнота 0.3. Некоторые экземпляры дуба достигают высоты 30 м, диаметра 80 см и возраста 200 лет, а липы – около 150 лет. В подлеске доминирует лещина обыкновенная (*Corylus avellana* L.), в состав кустарникового яруса входят бересклет бородавчатый (*Euonymus verrucosus* Scop.), клён американский (*Acer negundo*). В травостое доминируют осока волосистая (*Carex pilosa* Scop.), сныть обыкновенная (*Aegopodium podagraria* L.), пролесник многолетний (*Mercurialis perennis* L.). Сомкнутость травостоя высокая (70 – 100%).

На участке 2 I ярус древостоя представлен липой сердцевидной, дубом черешчатым, осинкой и берёзой повислой. Во II ярусе доминируют липа, клён платановидный, единично рябина обыкновенная. Формула древостоя 5Лп3Д1Ос1Кл+ +БР, сомкнутость 0.2. В состав подлеска входит лещина обыкновенная, бересклет бородавчатый, вяз шершавый (*Ulmus glabra* Huds.). В травостое доминируют сныть обыкновенная, осока волосистая и копытень европейский. Сомкнутость травостоя высокая (100%).

На участке 3 древостой в I ярусе представлен дубом черешчатым, липой сердцевидной и единично берёзой повислой. Во II ярус входят липа сердцевидная, клён платановидный, единично рябина обыкновенная. Формула древостоя 8Лп2Д+БОс, сомкнутость 0.2. Возраст древостоя около 100 лет. В кустарниковом ярусе доминирует лещина, местами она образует сомкнутый полог. Кроме лещины в кустарниковый ярус входят подрост клёна, вяза шершавого и рябины. Доминируют в травяном ярусе сныть обыкновенная, осока волосистая, пролесник многолетний. Постоянными видами травяного яруса, кроме уже названных доминантов, были копытень европейский, звездчатка жёстколистная (*Stellaria holostea* L.), медуница неясная, фиалка удивительная (*Viola mirabilis* L.), бор развесистый (*Milium effusum* L.). Сомкнутость травостоя колеблется от 40 до 70%.

Почвы исследуемых участков отнесены к дерново-подзолистым (участок 2) и серым лесным почвам (участки 1 и 3) (Александрова и др., 2008, 2011).

Степень рекреационной дигрессии растительного покрова в исследованных участках определяли для широколиственных лесов по методике Р. А. Карпионовой (1967), В. Д. Туровцева, В. С. Краснова (2004) и Т. Б. Матвеевой (2012) (табл. 1).

Стадии нарушенности лесов также оценивают путем определения процента деградированных участков или площади, занимаемой дорогами и тропами (дорожно-тропиночной сетью). Выделяют 5 основных стадий дигрессии лесных экосистем в результате рекреационной нагрузки (Шелухова, 1994; Туровцев, Краснов, 2004). Согласно этой методике была определена площадь тропиночной сети в исследуемых биотопах и степень их дигрессии (см. табл. 1).

ВЛИЯНИЕ РЕКРЕАЦИИ НА СООБЩЕСТВА ПОЧВЕННОЙ МЕЗОФАУНЫ

Таблица 1

Степень рекреационной нагрузки исследованных участков

Номер участка	Степень рекреационной дигрессии растительного покрова	Площадь дорожно-тропиночной сети, м ² /га	Стадия рекреационной дигрессии по площади тропинойной сети
1	IV	2321.2	3
2	III	1450.0	2-3
3	I	400.0	1

Учеты численности почвенных беспозвоночных вели стандартным почвенно-зоологическим методом: почвенные пробы площадью 25×25 см² на глубину 0 – 15 см по 10 проб в каждом биотопе. На участке 1 исследования проведены в 2010 г. и 2012 – 2014 гг. (4 сезона), на участке 2 – в 2009 – 2012 гг. и 2014 г. (5 сезонов), на участке 3 – в 2009 г. и 2011 – 2014 гг. (5 сезонов).

Изучали структуру и население почвенной мезофауны в биотопах с различной степенью рекреационной нагрузки. Почвенные беспозвоночные определены до крупных таксономических групп (семейство, отряд, класс), которых относили к той или иной трофогруппе согласно классификации С. Ю. Грюнталя (2011).

Статистическая обработка данных проведена в программном пакете Excel и Statistica 6.0. Используются методы описательной и многомерной статистики – дискриминантный и факторный (Principal Components and Classification) анализы, а также метод «подсчета голосов» («the vote counting method») (Wang, Bushman, 1999; Teder, Tammaru, 2005) и тест χ^2 -квадрат для подтверждения нулевой гипотезы о неизменяемости по годам структуры и численности трофических групп. С помощью сравнительного параметрического метода *t*-test независимых выборок сравнили вариационные ряды обилия педобионтов различных биотопов.

Значительность перестроек структуры сообществ в ряду смежных лет оценивали в ходе факторного анализа. Он состоял в том, что в каждом биотопе для каждого года оценивалась трофическая структура мезофауны методом главных компонент. Далее проводился ее попарный сравнительный анализ в ряду лет исследования для каждого биотопа в отдельности. Считали, что трофическая структура педобионтов изменяется в паре смежных лет, если факторные нагрузки каждой из них значительно варьировали по величине. Эти результаты обозначены как «+». Если факторные нагрузки не менялись, результат сравнения обозначался как «-». Далее использовали метод «подсчета голосов». Нулевая гипотеза (трофическая структура мезофауны от года к году в отдельных биотопах не меняется) отвергалась, если полученные в ходе этой процедуры значения были больше табличных значений χ^2 -квадрат.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Таксономическая структура почвенных беспозвоночных в исследованных биотопах представлена 23 группами из 7 классов и 12 отрядов. Доминировали дождевые черви Lumbricidae (на участках 1, 2 и 3 – 74.3, 71.4 и 61.5% соответственно), хищные многоножки Chilopoda (7.6, 9.5 и 26.4%) и насекомые Insecta (15.3,

14.3, 8.6%). Насекомые представлены главным образом личинками жесткокрылых Coleoptera (щелкуны Elateridae, долгоносики Curculionidae, жужелицы Carabidae) и двукрылых Diptera (табл. 2). Жуки в стадии имаго попадались единично. Таксономический состав мезофауны пригорода и лесопарковой зоны города отличается незначительно, в контроле (участок 3) в учетах отсутствуют представители некоторых таксонов – мокрицы Isopoda, мертвоеды Silphidae, листоеды Chrysomelidae, хрущи Melolonthinae.

Таблица 2

Численность почвенной мезофауны в лесопарковой зоне и пригородах г. Казани в 2009 – 2014 гг.

Таксоны	Трофические группы	Участок 1, n = 40		Участок 2, n = 50		Участок 3, n = 50	
		M	m	M	m	M	m
Lumbricidae	C	461.0	29.7	250.6	18.8	194.4	15.5
Mollusca	Ф	6.5	1.9	2.3	0.8	5.0	1.4
Isopoda	C	0.3	0.3	2.6	1.0	0.0	0.0
Araneae	X	5.0	1.1	6.3	1.4	3.4	1.1
Opiliones	X	1.8	0.7	0.3	0.3	0.1	0.1
Diplopoda	C	3.8	1.0	5.2	1.5	2.6	1.0
Geophilidae	X	20.0	2.8	24.7	2.7	41.4	3.8
Lithobiidae	X	26.8	2.6	8.6	2.1	41.9	4.4
Insecta (всего)	–	95.2	8.2	50.3	5.7	27.2	4.0
Dictyoptera	C	0.8	0.4	0.5	0.4	0.3	0.3
Dermaptera	Ф	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3
Heteroptera	Cm	4.3	1.2	3.5	1.5	4.3	1.4
Carabidae	X	12.8	2.7	5.4	1.2	5.4	1.6
Silphidae	C	0.0	0.0	0.3	0.3	0.0	0.0
Staphylinidae	X	4.5	1.1	5.3	1.2	8.2	2.2
Melolonthinae	Ф	26.3	4.4	3.3	2.1	0.0	0.0
Cantharidae	X	0.8	0.4	0.0	0.0	0.3	0.3
Elateridae	Cm	15.5	2.3	8.4	1.6	1.4	0.6
Leiodidae	C	0.5	0.4	0.0	0.0	0.3	0.3
Chrysomelidae	Ф	0.8	0.4	0.3	0.3	0.0	0.0
Curculionidae	Ф	18.0	5.0	10.6	2.6	2.2	0.8
Lepidoptera	Ф	2.8	0.8	4.5	2.2	1.6	0.6
Hymenoptera*	Ф	0.0	0.0	0.0	0.0	0.6	0.4
Diptera	Cm	3.0	0.9	3.0	1.0	1.9	0.6
Прочие насекомые	Cm	4.8	1.3	4.9	1.3	0.4	0.3
Всего мезофауны	–	620.4	34.1	350.9	22.1	316.0	19.5
Сапрофаги	–	466.4	29.6	259.2	18.7	197.6	15.6
Фитофаги	–	54.7	7.3	21.3	4.5	9.7	2.0
Хищники	–	71.7	4.9	50.6	5.1	100.7	7.2
Смешанная группа	–	27.6	1.7	19.8	2.1	8.0	1.5

Примечание. C – сапрофаги, Ф – фитофаги, X – хищники, Cm – группа со смешанным типом питания; M – численность, экз./м², m – стандартная ошибка; * – в состав перепончатокрылых не вошли муравьи.

ВЛИЯНИЕ РЕКРЕАЦИИ НА СООБЩЕСТВА ПОЧВЕННОЙ МЕЗОФАУНЫ

Общая численность мезофауны сильно варьирует как по биотопам (в 1.8 – 2 раза), так и в многолетнем аспекте (кратность изменений на участке 1 составила 2.6 раза, на участке 2 – 1.4 раза, на участке 3 – 0.5 раза) (рис. 1). На участке 2 численность педобионтов сравнима с таковой на участке 3, а на участке 1 она значительно выше. Отмечена тенденция увеличения обилия мезофауны в градиенте рекреации. Параметрическим методом подтверждены статистически значимые различия численности мезофауны участка 1 от участков 2 и 3 ($t = 6.74$ и $t = 8.3$, при $p < 0.001$).

Были отслежены изменения численности отдельных трофических групп во временном аспекте в каждом из исследованных биотопов. На участках 1 и 2 преобладают сапрофаги, соответственно 75.2 и 73.9%, на участке 3 их доля ниже (62.5%) Хищники на первых двух участках были малочисленны (11.6 – 14.4%). На участке 3 их доля значительно выше (31.9%). Для всех исследованных биотопов характерны значительные межгодовые колебания численности трофических групп мезофауны (рис. 2).

Дискриминантный анализ показал, что численность трофических групп мезофауны в исследованных биотопах статистически значимо различается в смежные годы (табл. 3). Однако на участке 2 эти колебания выражены в меньшей степени. Основной вклад в дискриминацию (различия) вносят разные группы: на участке 1 – сапрофаги и фитофаги, на участке 3 – сапрофаги, хищники и группа со смешанным типом питания.

Результаты анализа методом главных компонент показали, что на участке 2 не происходят межгодовые изменения трофической структуры (статистически значимые, при $p < 0.05$) (табл. 4), сходная тенденция отмечена и на контрольном участке 3 («+» меньше, чем «-», при $p > 0.05$). На участке 2 постоянство этой структуры в большей степени наблюдается за счет фитофагов и хищников (по I и II фактору), на участке 3 – за счет сапрофагов и группы со смешанным типом питания (по I фактору) и хищников (по II фактору). Нестабильность численности трофических групп по годам на участке 1 обусловлена колебаниями таковой сапрофагов, фитофагов и смешанной группы (по I фактору, при $p > 0.05$).

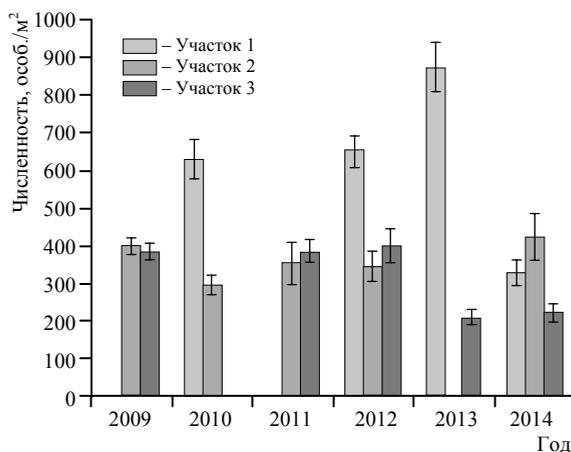


Рис. 1. Динамика численности мезофауны по годам в весенний период в исследованных биотопах

ОБСУЖДЕНИЕ

Несмотря на высокий уровень рекреационной нагрузки, участок 1 характеризуется большим численным и групповым обилием мезофауны почв. Количествен-

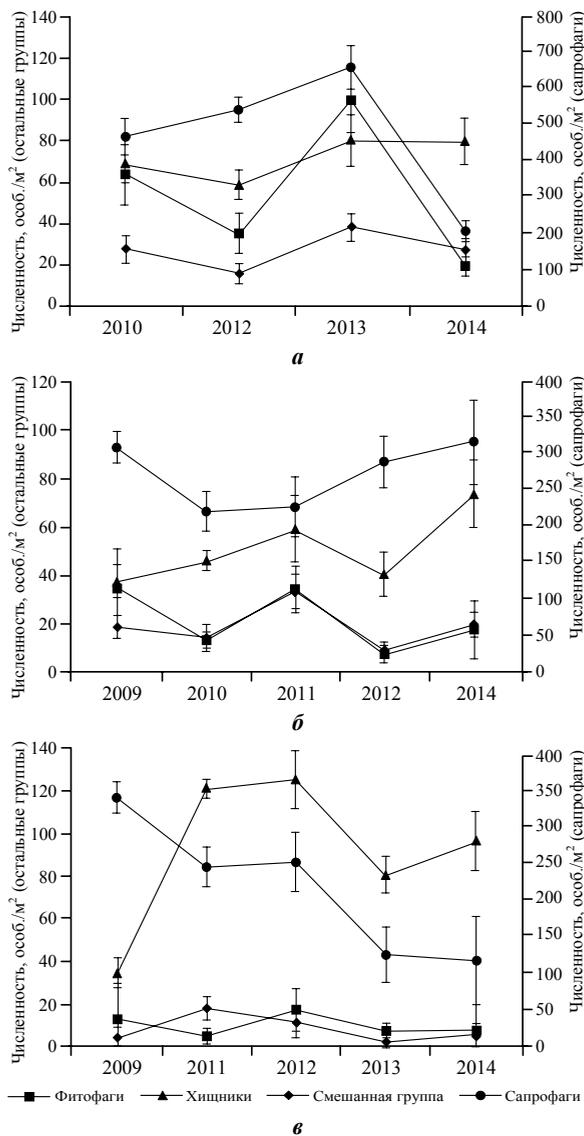


Рис. 2. Динамика численности трофических групп мезофауны по годам на участке 1 (а), на участке 2 (б) и на участке 3 (в)

9%. Другие исследователи отмечают равное доленое участие хищников и сапрофагов на границе буферной и фоновой зон (Конева, 1995). Однако иногда доля са-

ные показатели педобионтов этого биотопа значительно превышают максимальные их значения естественных липняков и дубрав Республики Татарстан (Кадастр сообществ..., 2014). На участке 2 отмечено некоторое снижение средней численности мезофауны по сравнению с исследованиями конца 90-х гг. прошлого века (Шафигуллина, Корчагина, 2003).

Участок 3 примечателен тем, что почвенно-зоологические исследования на нем ведутся с перерывами с 50-х гг. прошлого века (Алейникова, 1968). За это время произошли значительные перемены в составе как древостоя (дубовый лес сменился липовым), так и почвенной биоты (Шафигуллина, Корчагина, 2003). Средняя плотность крупных беспозвоночных снизилась на четверть, в основном за счет личинок двукрылых и жуков-щелкунов. В то же время увеличилась доля хищных многоножек.

Согласно мнению некоторых авторов соотношение трофических групп может служить индикатором нарушения экосистемы (Воробейчик и др., 1994): в ненарушенном биоценозе доля сапрофагов достигает 60 – 70% суммарной численности педобионтов, а при сильной антропогенной нагрузке – до

ВЛИЯНИЕ РЕКРЕАЦИИ НА СООБЩЕСТВА ПОЧВЕННОЙ МЕЗОФАУНЫ

профагов в городских и в нетрансформированных биоценозах не различается, а в ряде случаев сапрофагов в естественных биоценозах бывает даже меньше (Богданов, Хабибуллина, 2008; Соколова, 2011; Александрова и др., 2014). В настоящем исследовании отмечена сходная тенденция – роль педобионтов, питающихся отмершими органическими остатками, в лесопарковой зоне выше, чем в пригородном лесу.

Таблица 3

Результаты дискриминантного анализа особенностей трофической структуры мезофауны в исследованных участках

Номер участка	Размах расстояния Махаланобиса, $min - max$	λ Вилкса	Статистическая значимость
1	0.87 – 10.15	0.33	$p < 0.0000$
2	0.37 – 2.04	0.65	$p < 0.0286$
3	0.18 – 9.86	0.27	$p < 0.0000$

Более ранние исследования почвенной мезофауны в пригородных лесах г. Казани выявили тенденцию снижения ее численности в пригородных биотопах при устойчивом год от года соотношении трофических групп (Сабанцев и др., 2007; Гордиенко, 2009). Полученные нами данные также говорят о том, что трофическая структура мезофауны достаточно стабильна, однако наблюдаются значительные колебания численности по годам, особенно это проявляется на участке 1 с наибольшей рекреационной нагрузкой. Разнонаправленные изменения для видового состава жуков-щелкунов естественных биотопов наблюдали другие авторы (Стриганова, Емец, 1998). При этом некоторые ученые не подтверждают существование пригородной зоны как структурной единицы урбанизированного ландшафта (Penev et al., 2004). Многочисленными методами статистического анализа не подтверждено наличие градиента «город – пригород» и существование специфических сообществ моллюсков и жуков-жужелиц, формирующихся в пригородных зонах (Dedov, Penev, 2004). В то же время имеют место четко различимые сообщества видов некоторых таксонов, характерные для городского ландшафта (Penev et al., 2008).

Таблица 4

Результаты анализа межгодовых изменений трофической структуры мезофауны методом «подсчета голосов» и тестом χ^2 -квадрат

Биотоп	Фактор I		Фактор II		χ^2 -квадрат		Табличное значение χ^2 -квадрат, при $p = 0.05$	Кол-во пар сравнений
	+	–	+	–	Фактор I	Фактор II		
Участок 1	8	4	4	8	1.33	1.33	3.84	6
Участок 2	3	13	4	12	6.25	4.0	3.84	8
Участок 3	6	10	7	9	1.0	0.25	3.84	8

Примечание. Жирным шрифтом указаны статистически значимые показатели.

По мнению Д. В. Зейферта с соавторами (2000), трофическая структура почвенной мезофауны отражает характер ее адаптации к условиям существования в

конкретных растительных сообществах и не является индикатором степени антропогенной нагрузки. Мы не можем полностью согласиться с мнением этих авторов. По нашим данным, с появлением рекреации меняется соотношение трофических групп: равновесие между фитофагами и хищниками смещается в сторону растительноядных форм. С этой стороны полученные результаты отчасти согласуются с данными наших коллег относительно воздействия промышленного загрязнения на мезофауну почв (Воробейчик, 1994; Середюк, 2008). Однако не наблюдается перехода животных из почвы в подстилку, так как при возрастании рекреационной нагрузки её толщина в лесопарковой зоне уменьшается. Полного выпадения сапрофильного комплекса в нашем исследовании также не обнаружено.

В шестилетнем ряду наблюдений показано, что год от года трофическая структура мезофауны почв не меняется, однако ее численность сильно варьирует. Наибольшие колебания как численности, так и трофической структуры мезофауны отмечены в биотопе с большей рекреационной нагрузкой.

Наличие у сообществ почвообитающих беспозвоночных скрытых механизмов адаптации к изменяющимся условиям окружающей среды говорит о необходимости дальнейших исследований.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алейникова М. М. Почвообитающие беспозвоночные различных типов леса в Среднем Поволжье // *Материалы по фауне и экологии почвообитающих беспозвоночных*. Казань : Изд-во Казан. ун-та, 1968. С. 3 – 97.

Александрова А. Б., Богданов А. В., Иванов Д. В., Маланин В. В., Сабанцев Д. Н., Гордиенко Т. А. Почвенно-зоологическая характеристика некоторых биогеоценозов г. Казани // *Проблемы почвенной зоологии : материалы XV Всерос. совещ. по почвенной зоологии*. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2008. С. 253 – 254.

Александрова А. Б., Гордиенко Т. А., Богданов А. В., Кибардина М. Л., Сабанцев Д. В. Фауна и население дождевых червей различных типов почв г. Казани // *Проблемы почвенной зоологии : материалы XVI Всерос. совещ. по почвенной зоологии*. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2011. С. 3 – 5.

Александрова А. Б., Гордиенко Т. А., Сабанцев Д. Н., Маланин В. В. Почвенно-зоологические особенности агроэкосистемы в условиях адаптивно-ландшафтного земледелия // *Изв. Самар. науч. центра РАН*. 2014. Т. 16, № 1(4). С. 1047 – 1054.

Богданов А. В., Хабибуллина Н. Р. Мезофауна почв урбоэкосистем г. Казани // *Урбо-экосистемы : проблемы и перспективы развития : материалы III междунар. науч.-практ. конф. / Ишимский гос. пед. ин-т им П. П. Ершова*. Ишим, 2008. Вып. 3. С. 165 – 167.

Вершинина С. Д. Структура почвенной мезофауны в градиенте урбанизации // *Вестн. Удмуртского ун-та*. 2011. № 2. С. 84 – 89.

Воробейчик Е. Л., Садыков О. Ф., Фарафонов М. Г. Экологическое нормирование техногенных загрязнений наземных экосистем (локальный уровень). Екатеринбург : УИФ «Наука», 1994. 281 с.

Гордиенко Т. А. Влияние погодно-климатических параметров на плотность почвенной мезофауны лесных экосистем в многолетнем аспекте // *Экология, эволюция и систематика животных : материалы Всерос. науч.-практ. конф. с междунар. участием*. Рязань : Голос губернии, 2009. С. 62.

Гордиенко Т. А., Кибардина М. Л., Красильникова О. В., Сабанцев Д. Н., Суходольская Р. А. Оценка биотического компонента среды в лесопарке «Дубравная» г. Казани // *Журн. экологии и промышленной безопасности*. 2011. № 4. С. 56 – 59.

ВЛИЯНИЕ РЕКРЕАЦИИ НА СООБЩЕСТВА ПОЧВЕННОЙ МЕЗОФАУНЫ

Грюнталь С. Ю. Мезофауна различных типов почв под южнотаежными ельниками (Тверская область) // Почвоведение. 2011. № 11. С. 1370 – 1380.

Ермолаев О. П., Игонин М. Е., Бубнов А. Ю., Павлова С. В. Ландшафты Республики Татарстан. Региональный ландшафтно-экологический анализ. Казань : Слово, 2007. 411 с.

Зейферт Д. В., Бикбулатов И. Х., Рудаков К. М., Григорьева И. Н. Растительные сообщества и почвенная мезофауна территорий химических предприятий в степной зоне Башкирского Предуралья. Уфа : Изд-во Уфим. гос. нефтяного техн. ун-та, 2000. 166 с.

Кадастр сообществ почвообитающих беспозвоночных (мезофауна) естественных экосистем Республики Татарстан / под ред. Р. М. Сабирова. Казань : Изд-во Казан. ун-та, 2014. 308 с.

Карписонова Р. А. Дубравы лесопарковой зоны Москвы. М. : Наука, 1967. 104 с.

Князев С. Ю. Оценка влияния поллютантов Омского нефтеперерабатывающего завода на окружающую среду с помощью почвенной мезофауны // Вестн. Тамбов. гос. ун-та. Сер. Естественные и технические науки. 2014. Т. 19, № 5. С. 1304 – 1306.

Конева Г. Г. Почвенная мезофауна как индикатор воздействия металлургических комбинатов на природные сообщества Кольского Севера : автореф. дис. ... канд. геогр. наук. Сыктывкар, 1995. 17 с.

Матвеева Т. Б. Оценка рекреационной нарушенности пригородных лесов г. Самары // Изв. Самар. науч. центра РАН. 2012. Т. 14, № 5. С. 123 – 126.

Сабанцев Д. Н., Богданов А. В., Гордиенко Т. А., Шафигуллина С. М. Структура почвенной мезофауны г. Казани и пригородов // Актуальные экологические проблемы Республики Татарстан : тез. докл. VII респуб. науч. конф. Казань : Отечество, 2007. С. 170 – 171.

Самойлова Е. С., Костина Н. В., Стриганова Б. Р. Влияние личинок щелкунов (Coleoptera, Elateridae) на почвенные микробные сообщества // Проблемы почвенной зоологии : материалы XVII Всерос. совещ. по почвенной зоологии, посвящ. 75-летию со дня рождения чл.-корр. РАН Д. А. Криволицкого / под ред. Б. Р. Стригановой. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2014. С. 195 – 198.

Середюк С. Д. Сообщества жуков-щелкунов (сем. Elateridae) урбанизированных территорий // Урбозкосистемы : проблемы и перспективы развития : материалы III междунар. науч.-практ. конф. / Ишимский гос. пед. ин-т им. П. П. Ершова. Ишим, 2008. Вып. 3. С. 201 – 202.

Соколова Т. Л. Биоиндикационная роль люмбрицид при оценке почв города Костромы и Костромского Заволжья : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Н. Новгород, 2011. 20 с.

Стриганова Б. Р. Вклад животных в формирование аэрированного пространства в почве // Проблемы почвенной зоологии : материалы XVII Всерос. совещ. по почвенной зоологии, посвящ. 75-летию со дня рождения чл.-корр. РАН Д. А. Криволицкого. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2014. С. 211 – 214.

Стриганова Б. Р., Емец В. М. Закономерности пространственно-временной динамики разнообразия почвенной мезофауны (на примере жуков-щелкунов Elateridae, Coleoptera) // Изв. РАН. Сер. биол. 1998. № 6. С. 717 – 724

Суходольская Р. А., Еремеева Н. И. Закономерности изменчивости размеров и формы жужелицы *Carabus aeruginosus* Fischer von Waldheim, 1822 (Coleoptera, Carabidae) // Сиб. экол. журн. 2013. № 6. С. 803 – 812.

Суходольская Р. А., Савельев А. А. Влияние экологических факторов на размерные признаки жужелицы *Carabus granulatus* L. (Coleoptera, Carabidae) // Экология. 2014. № 5. С. 369 – 375.

Туровцев В. Д., Краснов В. С. Биоиндикация : учеб. пособие. Тверь : Изд-во Твер. гос. ун-та, 2004. 260 с.

Физико-географическое районирование Среднего Поволжья / под ред. В. М. Ступишиной. Казань : Изд-во Казан. ун-та, 1964. 194 с.

Шафигуллина С. М., Корчагина Т. А. Мониторинг населения почвенных беспозвоночных широколиственного леса // Актуальные экологические проблемы Республики Татарстан : материалы V Респ. науч. конф. Казань : Отчество, 2003. С. 278 – 279.

Шафигуллина С. М., Корчагина Т. А., Добрецова Т. Н. Структура и динамика сообществ почвенных беспозвоночных широколиственных лесов Приказанья // Проблемы использования, воспроизводства и охраны лесных ресурсов Волжско-Камского региона : материалы науч. чтений, посвящ. 75-летию А. И. Мурзова / НИИ лесоводства и механизации лесного хоз-ва. Казань, 2004. С. 285 – 289.

Шелухова Е. Н. Сосняки и их изменения под воздействием рекреации // Экологическая ситуация в Самарской области : состояние и прогноз : сб. ст. / Ин-т экологии Волжско-го бассейна РАН. Тольятти, 1994. С. 251 – 252.

Bottinelli N., Henry-des-Tureaux T., Hallaire V., Mathieu J., Benard Y., Tran T. D., Jouquet P. Earthworms accelerate soil porosity turnover under watering conditions // *Geoderma*. 2010. Vol. 156, № 1. P. 43 – 47.

Capowiez Y., Sammartino S., Michel E. Burrow systems of endogeic earthworms : Effects of earthworm abundance and consequences for soil water infiltration // *Pedobiologia*. 2014. Vol. 57. P. 303 – 309.

Dedov I., Penev L. Spatial variation in terrestrial gastropod communities (Gastropoda, Pulmonata) along urban-rural gradients in Sofia City, Bulgaria // *Ecology of the City of Sofia : Species and Communities in an Urban Environment*. Sofia ; Moscow : Pensoft Publ., 2004. P. 307 – 318.

McIntyre N., Rango J., Fagan W. F., Faeth S. H. Ground arthropod community structure in a heterogeneous urban environment // *Landscape and Urban Planning*. 2001. Vol. 52. P. 257 – 274.

Nahmani J., Lavelle P. Effects of heavy metal pollution on soil macrofauna in a grassland of Northern France // *European J. of Soil Biology*. 2002. Vol. 38. P. 297 – 300.

Niemelä J., Kotze J., Ashworth A., Brandmayr P., Desender K., New T., Penev L., Samways M., Spence J. The search for common anthropogenic impacts on biodiversity : a global network // *J. of Insect Conservation*. 2000. Vol. 4. P. 3 – 9.

Penev L., Stoyanov I., Dedov I., Dimitrov D., Grozeva M., Doichinova V. The Sofia (Bulgaria) GLOBENET Sites : Description and Spatial Variation of the Landscape Mosaic // *Ecology of the City of Sofia : Species and Communities in an Urban Environment*. Sofia ; Moscow : Pensoft Publ., 2004. P. 3 – 24.

Penev L., Stoyanov I., Dedov I., Antonova V. Patterns of urbanization in the City of Sofia as shown by carabid beetles (Coleoptera, Carabidae), ants (Hymenoptera, Formicidae), and terrestrial gastropods (Mollusca, Gastropoda Terrestria) // *Back to the Roots and Back to the Future. Towards a New Synthesis amongst Taxonomic, Ecological and Biogeographical Approaches in Carabidology : Proceedings of the XIII European Carabidologists Meeting*. Blagoevgrad, 2008. P. 483 – 509.

Sukhodolskaya R. Variation in Body Size and Body Shape in Ground Beetle *Pterostichus melanarius* Ill. (Coleoptera, Carabidae) // *J. of Agri-Food and Applied Sciences*. 2014. Vol. 2, № 7. P. 196 – 205.

Teder T., Tammaru T. Sexual size dimorphism within species increases with body size in insects // *Oikos*. 2005. Vol. 108. P. 321 – 334.

Wang M., Bushman B. Integrating Results through Meta-analytic Review Using SAS(R) Software / SAS Institute Inc. Cary, 1999.

УДК 574.52:574.583:581.526.3(282.256.138)

СУТОЧНАЯ ДИНАМИКА ГИДРОХИМИЧЕСКИХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ И ЗООПЛАНКТОНА В ЛИТОРАЛИ НОВОСИБИРСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Н. И. Ермолаева, Е. Ю. Зарубина, С. Я. Двуреченская

*Новосибирский филиал Института водных и экологических проблем СО РАН
Россия, 630090, Новосибирск, Морской просп., 2
E-mail: zeur11@mail.ru*

Поступила в редакцию 30.06.15 г.

Суточная динамика гидрохимических показателей и зоопланктона в литорали Новосибирского водохранилища. – Ермолаева Н. И., Зарубина Е. Ю., Двуреченская С. Я. – Приведены результаты суточного мониторинга температуры воды, гидрохимических показателей, а также состава и структуры зоопланктона в защищенной зарастающей и незарастающей литорали Бердского залива Новосибирского водохранилища. Полученные данные позволили выявить различия в суточной динамике температуры воды, гидрохимических и гидробиологических показателей разнотипных участков литорали. Особенности горизонтальных миграций зоопланктона определяются степенью зарастания мелководий. Заросли макрофитов формируют особый гидрохимический и гидротермический режим, выступают убежищем, как для крупных, так и для мелких видов зоопланктона, защищая их от пресса хищников и неблагоприятного гидродинамического воздействия.

Ключевые слова: суточная динамика, литораль, зоопланктон, макрофиты, кислород, температура, водохранилище.

Daily dynamics of hydrochemical characteristics and zooplankton in the littoral of the Novosibirsk reservoir. – Yermolaeva N. I., Zarubina E. Yu., and Dvurechenskaya S. Ya. – Our results of daily monitoring of the water temperature, hydrochemical parameters, as well as the zooplankton composition and structure in the protected overgrown and non-overgrown littoral of Berd's Bay of the Novosibirsk reservoir are presented. The data obtained allow us to reveal differences in the daily dynamics of the water temperature, hydrochemical and hydrobiological characteristics of littoral areas of different types. Features of the horizontal migrations of zooplankton are determined by the water overgrowing degree. Macrophytes form a special hydrochemical and hydrothermal mode and act as a refuge for both large and small zooplankton species, protecting them from predators and adverse hydrodynamic effects.

Key words: daily dynamics, littoral, zooplankton, macrophytes, oxygen, temperature, reservoir.

DOI: 10.18500/1684-7318-2016-2-155-166

ВВЕДЕНИЕ

Литоральная зона водоёмов отличается особым режимом функционирования биоценозов, связанным с постоянно меняющимися условиями окружающей среды. Здесь наиболее сильно проявляются последствия динамического воздействия водных масс, интенсивнее протекают биологические и химические процессы, создаются специфические температурные условия с широкой суточной и сезонной амплитудой колебаний. Это обеспечивает мозаичность биотопов, различающихся в

вертикальном и горизонтальном направлении, а также высокое видовое разнообразие и продуктивность биоценозов.

Литораль является экологическим барьером между водосбором и основной акваторией. Важнейшую роль здесь играют макрофиты и беспозвоночные организмы-фильтраторы, которые участвуют в процессах естественного самоочищения водоёмов (Семенченко и др., 2013; Rasporov et al., 2002). Высшая водная растительность является структурообразующим фактором для водных биоценозов. В растительных сообществах создаются отличные от открытой воды световые, термические и химические условия, сильно меняющиеся в течение суток (Распопов, 2002). Заросли макрофитов способствуют развитию зоопланктона, с одной стороны, создавая убежища и защищая его от планктоноядных рыб и крупных беспозвоночных хищников. С другой стороны, густые заросли изменяют динамику вод, уменьшая скорость течения и препятствуя развитию ветровых волн, что позволяет планктонным организмам развиваться более продолжительное время (Бреховских и др., 2008; Janse et al., 1998; Basu et al., 2000; Lucena-Moya, Duggan, 2011; Dembowska, Napiórkowski, 2015).

Цель исследования – изучение суточной динамики гидрохимических показателей и структурных характеристик зоопланктона в защищенной зарастающей и незарастающей (открытой) литорали крупного равнинного водохранилища (на примере Новосибирского водохранилища), что позволит приблизиться к пониманию внутриводоёмных процессов и процессов круговорота вещества и энергии в водных экосистемах.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Наблюдения за суточной динамикой температуры воды и гидрохимических показателей (O_2 , БПК₅, pH), а также составом и структурой зоопланктона в литорали Бердского залива Новосибирского водохранилища проводились 19 – 20 августа 2013 г. в период летней стабилизации уровня воды в водохранилище. Суточные наблюдения проводились в защищенной зарастающей и незарастающей (на расстоянии 15 м от зарослей) литорали. Глубина на станциях отбора проб составляла 1.6 м. Расстояние от уреза воды до точки отбора проб в зарастающей литорали около 15 м, в незарастающей – около 40 м. Отбор проб и измерение температуры проводили в поверхностном слое воды (глубина 0.2 – 0.4 м).

В незарастающей литорали проводили непрерывные измерения температуры, O_2 и pH с помощью многопараметрического зонда качества воды YSI 6600 V2-4. В зарастающей литорали пробы воды отбирали каждые 3 часа, измерение температуры проводили гидрологическим термометром, измерение кислорода методом Винклера, pH-кондуктометром. Определение гидрохимических показателей выполнялось в аккредитованном отделе ФГУ «ВерхнеОбьрегионводхоз» Минприроды РФ. Перед началом наблюдений там же кондуктометр и термометр были проверены и откалиброваны с показаниями зонда.

Отбор проб зоопланктона проводился одновременно с отбором гидрохимических проб каждые 3 часа. Пробы отбирали в незарастающей и зарастающей литорали процеживанием 50 л воды через планктонную сеть Апштейна (газ № 72) и обрабатывали общепринятыми методами (Руководство..., 1992).

Геоботанические описания выполнены с применением стандартных методов, продуктивность макрофитов определяли по их биомассе на укосных площадках размером 0.25 м² (Папченков, 2001).

В период наблюдений температура воздуха 19 августа колебалась в пределах 21 – 23°C, 20 августа – 18 – 21°C. Наблюдалось «цветение» фитопланктона в поверхностном слое.

Соответствие распределений выборочных параметров нормальному закону проверено с использованием критерия согласия Пирсона. В большинстве анализируемых выборок распределение не соответствовало нормальному распределению и требовало использования непараметрических методов анализа данных. Для сопоставления данных, полученных на различных участках (зарастающая и открытая литораль), был использован непараметрический критерий парных сравнений Вилкоксона, позволяющий оценить достоверность полученных различий. Критерий хорошо работает, когда число наблюдений $5 \leq n \leq 50$. Для рядов данных с достоверными различиями (уровень значимости $p \leq 0.05$) вычислялись коэффициенты ранговой корреляции Спирмена. Полученные эмпирические значения коэффициента сопоставляли с соответствующим критическим значением для уровня значимости $p \leq 0.05$ из таблицы критических значений коэффициента ранговой корреляции Спирмена. Статистическая обработка результатов проводилась с использованием пакета программ «STATISTICA v 5.5 А».

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В Новосибирском водохранилище литораль составляет 33.6% акватории, но из-за широкого распространения абразионных берегов, активных гидродинамических процессов и нестабильности грунтов зарастает высшей водной растительностью, преимущественно в заливах и на заостровных участках мелководий.

Наиболее благоприятные условия для роста и развития макрофитов создаются в Бердском заливе. Зарастание наблюдается вдоль берегов, излучин, островов до глубины 3.5 – 4.0 м. Большую роль в зарастании играет погруженная растительность, среди которой доминируют сообщества гидриллы мутовчатой (*Hydrilla verticillata* (L. fill.) Royle) и роголистника погруженного (*Ceratophyllum demersum* L.), образующие на глубине 1.0 – 2.0 м плотный густой травостой (более 400 экз./м²). Проективное покрытие в этих сообществах достигает 95%, биомасса – 656 – 1104 г/м² в воздушно-сухом весе.

Температура воды. Суточный ход температуры воды, как в открытой, так и в зарастающей литорали в период наблюдений характеризовался максимумом в дневные часы и минимальными значениями в ночные и утренние часы. В целом суточный ход температуры воды в поверхностном слое в значительной степени отражал ход температуры воздуха (рис. 1).

В открытой литорали в первый день наблюдений при слабом ветре (около 1 м/с) и спокойном состоянии водной поверхности вода прогревалась интенсивней, чем на второй день, когда произошло понижение температуры воздуха, усиление ветра (порывы до 5 м/с) и появилось волнение. При волнении, как правило,

происходит отдача тепла в атмосферу и поэтому колебания температуры сглаживаются. На второй день наблюдений температура воды в 15:00 была уже на 1.5°C ниже.

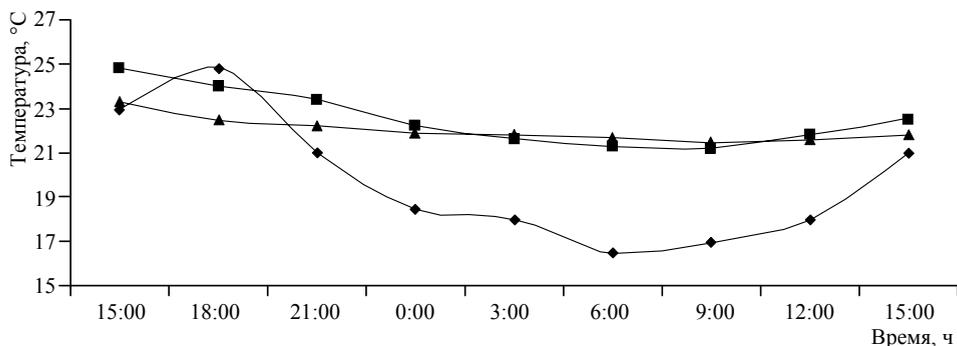


Рис. 1. Суточный ход температуры воздуха (◆) и воды в зарастающей (■) и открытой (▲) литорали Новосибирского водохранилища, август 2013 г.

По мнению ряда исследователей (Журавлева, 1973; Распопов, 2002), заросшие участки прогреваются медленнее и меньше открытых, так как проникновению солнечных лучей вглубь зарослей мешает масса листьев и побегов растений. Однако в период наших наблюдений суточный ход температуры воды в зарастающей литорали был более выражен и максимальные значения были выше, чем в незарастающей литорали. Суточный ход температуры воды в зарослях имел один максимум в 15:00, который совпадал с максимумом на открытом участке, но был больше его по абсолютной величине. В темное время суток температура воды в зарослях падала до минимума и начинала расти только к утру следующего дня. При волнении она снижалась, но все же была выше, чем на открытом участке, так как в зарослях волнение гасится.

Возможно, основным фактором, определяющим температуру воды в густых растительных группировках, является не только плотность зарослей, но и размер листовой пластины растений. Так как наблюдения проводили в густых зарослях (более 400 экз./м²) гидриллы и роголистника, имеющих, однако, небольшие по размерам (гидриллы) или рассеченные на узкие сегменты (роголистник) листья, то они не препятствовали проникновению солнечных лучей в толщу воды и, соответственно, ее прогреву.

Кислород. Основными источниками обогащения воды кислородом являются инвазия из атмосферы и фотосинтез водных растений. Как в зарастающей, так и в незарастающей литорали концентрация растворенного в воде кислорода в период наблюдений была высокой и колебалась в пределах 10.7 – 18.3 мг/дм³ (в зарастающей литорали) и 13.8 – 16.1 мг/дм³ (в незарастающей литорали). Суточный ход концентрации растворенного в воде кислорода, как в открытой, так и в зарастающей литорали, характеризовался максимальными значениями в светлое время 19 августа и минимальными – в утренние часы 20 августа (рис. 2).

СУТОЧНАЯ ДИНАМИКА ГИДРОХИМИЧЕСКИХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ И ЗООПЛАНКТОНА

В зарастающей литорали отмечены значительные суточные колебания концентрации растворенного в воде кислорода. Максимальные величины отмечены в светлое время суток, что, вероятно, связано с активной фотосинтетической деятельностью водных растений (фитопланктона, фитоперифитона, макрофитов). В ночные часы кислород активно расходуется растительностью на дыхание и это приводит к значительному снижению его концентрации в воде.

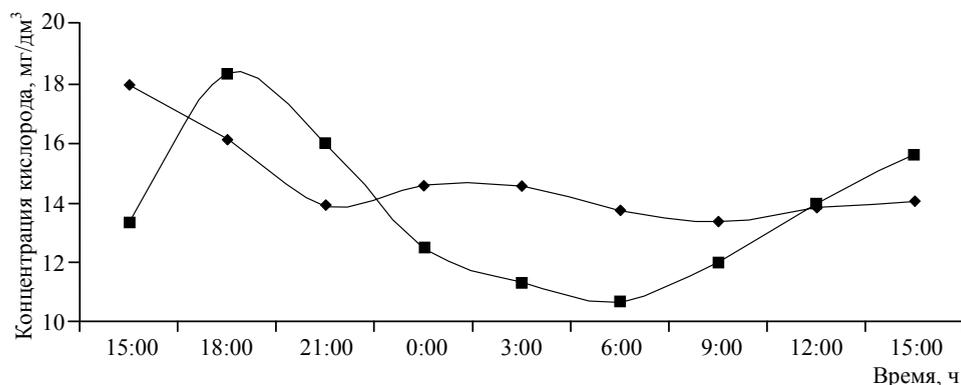


Рис. 2. Суточная динамика концентрации кислорода в зарастающей (■) и открытой (◆) литорали Новосибирского водохранилища, август 2013 г.

В открытой литорали суточная динамика концентрации кислорода менее выражена, что, по-видимому, связано с более активным ветро-волновым перемешиванием поверхностного слоя воды и с меньшим влиянием фотосинтетической деятельности фитопланктона по сравнению с макрофитами. В ночные часы наблюдается некоторое снижение концентрации кислорода, однако не такое значительное, как в зарослях. Максимальная концентрация кислорода наблюдалась в 17:00 19 августа, минимальная – в 10:00 20 августа.

Многие исследователи (Журавлева, 1973; Мережко и др., 1977; Распопов, 2002; Семенченко, Разлуцкий, 2009) во время суточных наблюдений также отмечали, что максимальные концентрации кислорода характерны для светлого времени суток, особенно в зарастающей литорали.

Однако изменение этого показателя нельзя объяснить только воздействием биотических факторов. Значительное влияние на величину концентрации растворенного в воде кислорода оказывала температура воды, особенно в открытой литорали. Коэффициент корреляции между концентрацией кислорода и температурой воды в открытой литорали составлял 0.93, в зарослях – 0.64 ($p \leq 0.05$).

Биохимическое потребление кислорода (БПК₅). Как в незарастающей, так и зарастающей литорали суточный ход значений БПК₅ практически повторял суточный ход значений концентрации кислорода (рис. 3) с коэффициентами корреляции 0.91 и 0.84 соответственно ($p \leq 0.05$). Величина БПК₅ в зарастающей литорали значительно превышала таковую на открытом участке. Суточный ход БПК₅ в зарас-

тающей литорали имел два максимума (в 21:00 – 15.6 мгО₂/дм³ и в 15:00 – 13.3 мгО₂/дм³). Суточный ход БПК₅ в незарастающей литорали был более плавным и имел один пик (в 15:00 – 13.0 мгО₂/дм³).

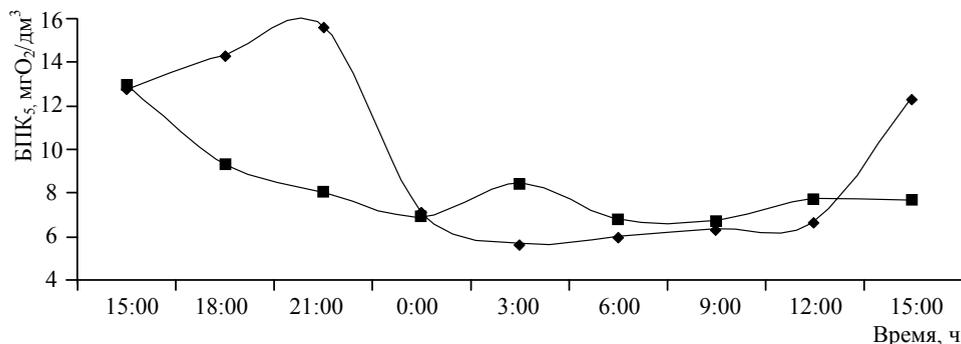


Рис. 3. Суточная динамика значений БПК₅ в зарастающей (■) и открытой (◆) литорали Новосибирского водохранилища, август 2013 г.

Водородные ионы. Величина pH в период наблюдений колебалась от 8.0 до 9.0, что характеризовало воду Бердского залива как слабощелочную и щелочную. Суточный ход pH в незарастающей литорали характеризовался минимумом (8.4) в утренние часы и максимумом (9.0) – в дневные, что, вероятно, связано с активной фотосинтетической деятельностью синезеленых водорослей. Так как при интенсивном фотосинтезе вследствие почти полного потребления растениями растворенного CO₂ и подщелачивания воды гидрокарбонатами pH повышается, а ночью pH, напротив, понижается вследствие выделения CO₂ при дыхании растений. Все это приводит к весьма значительным колебаниям pH в водоёме в течение суток, что характерно для многих водоёмов в период цветения синезеленых водорослей или массового развития макрофитов (Мережко и др., 1977; Константинов, 1979; van Donk, van de Bund, 2002). Однако в период наблюдений в зарастающей литорали значения pH были ниже, чем в незарастающей, и их колебания в течение суток были незначительными (8.0 – 8.3). Подобная картина отмечалась и на других лимнических водоёмах в период массового цветения синезеленых водорослей, которые активно защелачивают воду (Nurminen, Hooppila, 2002). Тогда как макрофиты, как правило, подавляют развитие фитопланктона (van Donk, van de Bund, 2002). «Цветение» синезеленых в зарастающей литорали было значительно ниже, что, вероятно, и является причиной более низких значений pH на этом участке.

Зоопланктон. Во время проведения суточных наблюдений было отмечено высокое видовое разнообразие зоопланктона. В зарастающей литорали обнаружено 44 вида беспозвоночных, в открытой – 35 видов. На обоих участках по числу видов и по численности доминировали коловратки (Rotifera), по биомассе – веслоногие рачки (Copepoda), представленные в основном отр. Суcloroida, что характерно для литоральной зоны многих равнинных водоёмов (Телеш, 1988; Ляшенко и др., 2002; Семенченко и др., 2013). Динамика численности зоопланктона в зарастаю-

щей литорали в течение суток характеризовалась высокими показателями в первый день наблюдений с максимумом в вечерние часы (21:00) за счет увеличения численности всех групп, низкими значениями на второй день с минимумом в ранние утренние часы (6:00) (рис. 4).

Суточный ход численности зоопланктона во многом совпадал с ходом суточной динамики концентрации кислорода и БПК₅ и был близок к суточной динамике температуры воды.

В открытой литорали суточный ход численности зоопланктона был более динамичен и характеризовался двумя пиками: в вечерние часы (18:00 – 21:00) и ранним утром (3:00 час.); минимум был зафиксирован в дневное время (15:00) (рис. 5). Максимумы были вызваны ростом численности мирных коловраток и параллельно ростом численности циклопов, как взрослых, так и старших копеподитных стадий. В целом, как в зарастающей, так и в незарастающей литорали наибольшая численность зоопланктона отмечена в вечерние и ночные часы (с 21:00 до 3:00).

Полученные результаты совпадают с данными М. Meerhoff с соавторами (2007), согласно которым для литорального зоопланктона характерны классические суточные горизонтальные миграции из зарастающей погруженными макрофитами литорали в открытую в ночное время, и классические вертикальные миграции, выраженные в увеличении ночной численности во всех биотопах.

Проведенный анализ связи суточной динамики численности зоопланктонного сообщества в целом и абиотических факторов (O₂, БПК₅, pH и t°C) показал, что высокая корреляция численности зоопланктона отмечена только с температурой воды в зарастающей литорали ($k = 0.60$). Подобная корреляция была получена и другими исследователями (Се-

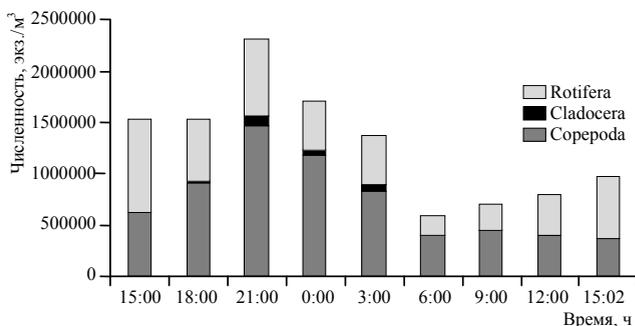


Рис. 4. Суточная динамика численности зоопланктона в зарастающей литорали Бердского залива Новосибирского водохранилища, 19–20 августа 2013 г.

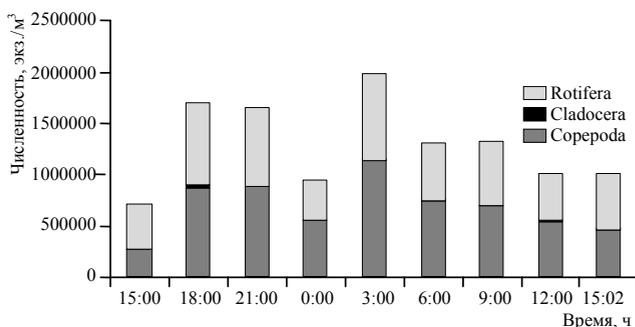


Рис. 5. Суточная динамика численности зоопланктона в незарастающей литорали Бердского залива Новосибирского водохранилища, 19–20 августа 2013 г.

менченко, Разлуцкий, 2009; Семенченко и др., 2013; Melo, Medeiros, 2013; Dembowska, Napiórkowski, 2015).

Для определения влияния факторов среды на разные группы зоопланктона был проведен корреляционный анализ динамики гидрохимических характеристик и численности отдельных групп зоопланктона. При рассмотрении сообщества в целом эти связи не прослеживаются, поскольку коэффициенты корреляции с выбранными показателями в разных группах зоопланктона имеют разные знаки.

В открытой литорали динамика численности ветвистоусых ракообразных была прямо пропорциональна концентрации кислорода, температуре воды, pH и БПК₅, в то время как динамика численности веслоногих ракообразных, напротив, была обратно пропорционально динамике гидрохимических показателей. При этом связи между динамикой численности коловраток и абиотическими факторами не обнаружено (табл. 1).

Таблица 1

Коэффициенты корреляции численности отдельных групп зоопланктона с факторами среды ($p \leq 0.05$) в период суточного наблюдения в литорали Новосибирского водохранилища, август 2013 г.

Таксон	O ₂	БПК ₅	pH	t°С
Незарастающая литораль				
Copepoda	-0.33	-0.34	-0.49	-0.39
Cladocera	0.56	0.29	0.48	0.48
Rotifera	–	–	–	–
Зарастающая литораль				
Copepoda	0.31	0.21	0.44	0.37
Cladocera	–	0.24	0.33	–
Rotifera	0.38	0.69	0.40	0.88

В зарастающей литорали отмечена положительная корреляция между суточной динамикой численности коловраток, температурой воды и БПК₅, а также между суточной динамикой численности веслоногих, активной реакцией среды (pH) и температурой воды.

Особенно четко прослеживается влияние факторов среды на отдельные виды зоопланктона (табл. 2).

В открытой литорали суточная динамика численности крупных хищных дафний (*Leptodora kindtii* и *Bythotrephes longimanus*) находилась в прямой зависимости от динамики концентрации кислорода, температуры воды, БПК₅ и pH. Среди мирных ветвистоусых положительная корреляция со всеми перечисленными факторами отмечена для *Bosmina longirostris*, в то время как для *Moina brachiata* эта связь выявлена только с БПК₅. Обратная зависимость отмечена между суточной динамикой численности коловраток *Trichocerca cylindrica* и *T. elongata* и температурой воды.

В зарастающей литорали суточная динамика численности веслоногих *Paracyclops fimbriatus* и *Macrocyclus albidus* находилась в обратной зависимости от температуры воды, концентрации кислорода и БПК₅ и в прямой – от pH. Для *Eudiap-*

СУТОЧНАЯ ДИНАМИКА ГИДРОХИМИЧЕСКИХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ И ЗООПЛАНКТОНА

tomus gracilis, *Chydorus sphaericus* и *Keratella quadrata* отмечена прямая корреляционная зависимость между суточной динамикой численности и концентрацией кислорода. Для численности коловраток рода *Trichocerca* наблюдалась положительная корреляция с pH и отрицательная – с БПК₅.

Таблица 2

Коэффициенты корреляции суточной динамики численности отдельных видов зоопланктона и факторов среды ($p \leq 0.05$) во время суточного наблюдения в литорали Новосибирского водохранилища, август 2013 г.

Вид	O ₂	БПК ₅	pH	t°C
Незарастающая литораль				
<i>Bythotrephes longimanus</i> Leydig	0.83	0.94	0.78	0.87
<i>Leptodora kindtii</i> (Focke)	0.76	0.94	0.778	0.89
<i>Bosmina longirostris</i> (O.F. Müller)	0.72	0.88	0.74	0.83
<i>Moina brachiata</i> (Jurine)	–	0.77	–	–
<i>Trichocerca cylindrica</i> (Imhof)	–	–	–	-0.74
<i>Trichocerca elongata</i> (Gosse)	–	–	-0.72	–
<i>Lecane luna</i> (Müller)	0.77	0.90	0.74	0.83
Зарастающая литораль				
<i>Paracyclops fimbriatus</i> (Fischer)	-0.80	-0.78	–	-0.69
<i>Macrocyclus albidus</i> (Jurine)	-0.80	-0.72	0.75	-0.74
<i>Eudiaptomus gracilis</i> (Sars)	0.69	–	–	–
<i>Chydorus sphaericus</i> (O.F. Müller)	0.75	–	–	–
<i>Keratella quadrata</i> (Müller)	0.72	0.75	–	0.86
<i>Trichocerca capucina</i> (Wierzejski & Zacharias)	–	-0.77	0.69	–
<i>Trichocerca elongata</i> (Gosse)	–	-0.77	0.80	–

Установлены высокие статистически достоверные корреляции между динамикой численности хищных и мирных зоопланктеров. Так, при возрастании численности беспозвоночных хищников (как Copepoda, так и Cladocera) на открытой литорали одновременно возрастает число ветвистоусых в макрофитах ($k = 0.83$), а рост численности коловраток (главным образом, род *Trichocerca*) в открытой литорали вызывает рост численности хищных Copepoda ($k = 0.71 - 0.92$).

На основании корреляционного анализа можно с некоторой степенью вероятности определить пищевые предпочтения отдельных видов и групп хищников. Так, вероятно, основными жертвами хищных Cladocera (*L. kindtii* и *B. longimanus*) в открытой литорали являются *B. longirostris*, *M. brachiata* и *Lecane luna*, поскольку численность *L. kindtii* и *B. longimanus* возрастает вслед за численностью указанных видов ($k = 0.78 - 0.99$). В то же время в зарастающей литорали численность *L. kindtii* и *B. longimanus* коррелирует с численностью коловраток родов *Polyarthra* ($k = 0.84 - 0.89$), *Filinia* ($k = 0.69 - 0.75$) и *Brachionus* ($k = 0.73 - 0.78$). Численность хищных Copepoda оказалась связана с численностью практически всех обнаруженных мирных ветвистоусых и коловраток (особенно род *Trichocerca*) во всех биотопах, что подтверждается высокими коэффициентами корреляции. Такие межвидовые взаимодействия также могут отчасти объяснить изменение структуры зоопланктонного сообщества в течение суток на различных участках литорали.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Суточные наблюдения за динамикой температуры воды и гидрохимическими характеристиками в открытой и зарастающей литорали Бердского залива Новосибирского водохранилища показали, что сообщества высших водных растений формируют своеобразную среду, которая отличается от открытой литорали интенсивностью протекания физических, химических и биологических процессов, влияющих на видовой состав и структуру зоопланктона.

Анализ суточной динамики температуры воды, концентрации кислорода, pH и содержания легко растворимых органических веществ в литорали показал их значительные различия на зарастающих и открытых участках. Так, суточная амплитуда колебания температуры воды в зарослях составляла 3.6°C , а на открытом участке – 1.6°C , амплитуда колебаний кислорода соответственно 7.0 и 4.6 мг/дм^3 . Таким образом, в течение суток в зарослях макрофитов наблюдались резкие изменения температуры воды и кислородного режима. Такой ход содержания кислорода в значительной степени является следствием фотосинтетической деятельности растений и жизнедеятельности населяющих заросли организмов.

Суточный ход значений БПК₅ в зарастающей литорали имел ярко выраженный пик в дневное время что, вероятно, связано с поступлением легко окисляемого органического вещества в воду в результате активной деятельности бактериопланктона и метаболизма эпифитона и макрофитов (Allen, 1971).

На температуру воды, содержание кислорода и величину БПК₅ в зарастающей и незарастающей литорали значительное влияние оказали также гидрометеорологические условия. Понижение температуры воздуха и усиление ветра и волнения на второй день нарушили суточный ход температуры воды и газового режима, как в зарослях, так и на открытых участках литорали. Вследствие чего температура воды понизилась, а количество кислорода и содержание легко окисляемых органических веществ на всех участках выровнялось.

Из всего многообразия факторов, воздействующих на миграции зоопланктона в литоральной зоне водоёмов, одним из важнейших являются макрофиты. Заросли высшей водной растительности – это рефугиум, как для крупных, так и для мелких видов зоопланктона, защищающий их от пресса хищников и неблагоприятного гидродинамического воздействия, позволяя планктонным организмам развиваться более продолжительное время.

Изменения структуры зоопланктонного сообщества в течение суток на различных участках литорали могут быть также вызваны прессом беспозвоночных хищников. Проведенный корреляционный анализ динамики численности хищных и мирных зоопланктонов с некоторой степенью вероятности позволил определить пищевые предпочтения отдельных видов и групп хищников.

Из абиотических факторов, определяющих распределение и суточные миграции зоопланктона в литоральной зоне, наиболее важным оказалась температура воды, которая, в свою очередь, опосредованно способствовала изменению концентраций O_2 , БПК₅ и показателей pH и отчасти через них воздействовала на численные показатели групп и отдельных видов зоопланктона.

СУТОЧНАЯ ДИНАМИКА ГИДРОХИМИЧЕСКИХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ И ЗООПЛАНКТОНА

Авторы выражают благодарность научному сотруднику, кандидату биологических наук А. В. Котовщикову, научному сотруднику, кандидату биологических наук М. И. Ковешникову, младшему научному сотруднику А. В. Дьяченко за помощь при постановке суточных наблюдений; заведующей отделом по контролю качества природных и сточных вод ФГУ «ВерхнеОбьегионводхоз» Т. М. Булычевой за проведение химических анализов.

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 13-05-00937).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бреховских В. Ф., Казмирук В. Д., Вишневская Г. Н. Биота в процессах массопереноса в водных объектах. М. : Наука, 2008. 315 с.

Бурмистрова О. С. Суточная динамика зоопланктона в зарослях макрофитов Телецкого озера // Актуальные вопросы изучения микро-, мейзообентоса и фауны зарослей пресноводных водоёмов : тематические лекции и материалы I Междунар. shk.-конф. Н. Новгород : Вектор ТиС, 2007. С. 138 – 143.

Журавлева Л. А. Влияние высшей водной растительности на гидрохимический режим пойменных водоёмов Нижнего Днепра // Гидробиол. журн. 1973. Т. 9, № 1. С. 23 – 30.

Константинов А. С. Общая гидробиология. М. : Высш. shk., 1979. 480 с.

Ляшенко Г. Ф., Лазарева В. И., Ляшенко О. А. Динамика высшей водной растительности и планктона в малых озерах бассейна Верхней Волги // Динамика разнообразия гидробионтов во внутренних водоёмах России / под ред. В. Г. Папченкова. Ярославль : Изд-во Ярослав. гос. техн. ун-та, 2002. С. 34 – 58.

Мережко А. И., Рябов А. К., Цыцарин Г. В. Влияние макрофитов на некоторые гидрохимические показатели мелководий Кременчугского водохранилища // Гидробиол. журн. 1977. Т. XIII, № 3. С. 111 – 115.

Папченков В. Г. Растительный покров водоёмов и водотоков Среднего Поволжья. Ярославль : Центр малой полиграфии Междунар. ун-та бизнеса и новых технологий, 2001. 200 с.

Распопов И. М. Высшие водные растения как структурообразующий фактор в развитии гидробиоценозов // Ладожское озеро : прошлое, настоящее, будущее. СПб. : Наука. С-Петербур. отд-ние, 2002. С. 242 – 245.

Руководство по гидробиологическому мониторингу пресноводных экосистем / под ред. В. А. Абакумова. СПб. : Гидрометеиздат, 1992. 320 с.

Семенченко В. П., Разлуцкий В. И. Факторы, определяющие суточное распределение и перемещения зоопланктона в литоральной зоне пресноводных озёр (обзор) // Журн. Сиб. федерального ун-та. Биология. 2009. № 2. С. 191 – 225.

Семенченко В. П., Разлуцкий В. И., Бусева Ж. Ф., Палаш А. Л. Зоопланктон литоральной зоны озёр разного типа. Минск : Беларус. навука, 2013. 172 с.

Телеш И. В. Состав и количественное развитие зоопланктона в зарослях прибрежных макрофитов // Тр. Зоол. Ин-та АН СССР. Т. 186. Сообщества пресноводных беспозвоночных в зарослях макрофитов. 1988. С. 17 – 20.

Allen H. L. Primary Productivity, Chemo-organotrophy and Nutritional Interactions of Epiphytic Algae and Bacteria on Macrophytes in the Littoral of a Lake // Ecological Monographs. 1971. Vol. 41. P. 98 – 127.

Basu B. K., Kalf J., Pinel-Alloul B. The influence of macrophyte beds on plankton communities and their export from fluvial lakes in the St Lawrence River // Freshwater Biology. 2000. Vol. 45, № 4. P. 373 – 382.

Dembowska E. A., Napiórkowski P. A case study of the planktonic communities in two hydrologically different oxbow lakes, Vistula River, Central Poland // *J. of Limnology*. 2015. Vol. 74, № 2. P. 346 – 357.

Janse J. H., Van Donk E., Aldenberg T. A model study on the stability of the macrophyte-dominated state as affected by biological factors // *Water Research*. 1998. Vol. 32, № 9. P. 2696 – 2706.

Lucena-Moya P., Duggan I. C. Macrophyte architecture affects the abundance and diversity of littoral microfauna // *Aquat. Ecol.* 2011. Vol. 45. P. 279 – 287.

Nurminen L. K. L., Horppila J. A. A diurnal study on the distribution of filter feeding zooplankton : Effect of emergent macrophytes, pH and lake trophy // *Aquatic Sciences*. 2002. Vol. 64, № 2. P. 198 – 206.

Meerhoff M., Iglesias C., Teixeira De Mello F., Clemente J. M., Jensen E., Lauridsen T. L., Jeppesen E. Effects of habitat complexity on community structure and predator avoidance behaviour of littoral zooplankton in temperate versus subtropical shallow lakes // *Freshwater Biology*. 2007. Vol. 52, № 6. P. 1009 – 1021.

Melo T. X., Medeiros E. S. F. Spatial Distribution of Zooplankton Diversity across Temporary Pools in a Semiarid Intermittent River // *Intern. J. of Biodiversity*. 2013. Vol. 2013. Article ID 946361. 13 p.

Raspopov I. M., Adamec L., Husák S. Influence of aquatic macrophytes on the littoral zone habitats of the lake Ladoga, NW Russia // *Preslia*. 2002. Vol. 74, № 4. P. 315 – 321.

Van Donk E., Van de Bund W. J. Impact of submerged macrophytes including charophytes on phyto- and zooplankton communities : allelopathy versus other mechanisms // *Aquatic Botany*. 2002. Vol. 72, № 3 – 4. P. 261 – 274.

УДК 597.833(470.44)

**ФЕНОЛОГИЧЕСКИЕ ИЗМЕНЕНИЯ ЗИМОВКИ
ЧЕСНОЧНИЦЫ ОБЫКНОВЕННОЙ – *PELOBATES FUSCUS*
(PELOBATIDAE, AMPHIBIA)
В УСЛОВИЯХ ТРАНСФОРМАЦИИ КЛИМАТА
НА СЕВЕРЕ НИЖНЕГО ПОВОЛЖЬЯ**

М. В. Ермохин¹, В. Г. Табачишин^{1,2}, Г. А. Иванов¹

¹ *Саратовский национальный исследовательский государственный университет
имени Н. Г. Чернышевского
Россия, 410012, Саратов, Астраханская, 83
E-mail: ecoton@rambler.ru*

² *Саратовский филиал Института проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН
Россия, 410028, Саратов, Рабочая, 24*

Поступила в редакцию 18.08.15 г.

Фенологические изменения зимовки чесночницы обыкновенной – *Pelobates fuscus* (Pelobatidae, Amphibia) в условиях трансформации климата на севере Нижнего Поволжья. – Ермохин М. В., Табачишин В. Г., Иванов Г. А. – Рассматриваются закономерности изменения календарных дат начала, окончания и продолжительности зимовки чесночницы обыкновенной (*Pelobates fuscus*) в долине р. Медведица (Лысогорский район, Саратовская область) в период с 1892 до 2014 г. Показано сокращение продолжительности зимовки в среднем на 7 сут. за последние 120 лет, обусловленное сдвигом даты начала зимовки на более поздние сроки и даты окончания зимовки на более ранние сроки. Изменения даты окончания зимовки начали формироваться в основном с 1950-х гг., а начала зимовки – в 1980-х гг. и значительно ускорились в 2002 – 2014 гг. Периодичность изменения даты начала и окончания зимовки обусловлена в основном циклами суровости зим (8–9 лет) и водности – засушливости (циклы Брикнера: 36 – 38 лет). В результате анализа температурного режима в почвенном профиле показано, что сокращение продолжительности зимовки обусловлено в основном за счет более раннего начала нерестовых миграций половозрелых особей данного вида в весенний период. Глубина залегания особей данного вида в почвенном профиле устойчиво сокращается с начала 1980-х гг. до 2014 г. Разработаны прогностические модели, позволяющие предполагать прекращение перемещения особей данного вида в почвенном профиле из горизонтов, в которых они находятся в период активности, к 2050 г., а также значительное сокращение продолжительности зимовки или даже возможное ее полное исчезновение как фазы годового цикла в течение 315 лет при сохранении современного климатического тренда.

Ключевые слова: *Pelobates fuscus*, фенология, зимовка, трансформация климата, Саратовская область.

Phenological changes of the wintering of *Pelobates fuscus* (Pelobatidae, Amphibia) in the climate transformation conditions of the northern Lower-Volga region. – Yermokhin M. V., Tabachishin V. G., and Ivanov G. A. – Regularities of the changes of calendar dates of the start, end and duration of *Pelobates fuscus* wintering in the Medveditsa river valley (Lysogorsky district, Saratov region) within the period from 1892 until 2014 are considered. A reduction of the wintering duration by 7 days (on the average) over the last 120 years is shown, due to a shift of the start wintering date to a later date and that of the end wintering date to an earlier date. Such changes of the end and start wintering dates mainly began to emerge since the 1950s and 1980s, respectively,

and significantly accelerated in 2002 – 2014. The periodicity of changes of the start and end wintering dates is mainly due to the winter severity cycles (8–9 years) and the humidify – aridity ones (the Brückner cycle of 36 – 38 years). Our analysis of the temperature regime over the soil profile shows that the shortening of wintering is mainly caused by the earlier start of the spawning migration of mature individuals of this species in the spring. The depth of location of *P. fuscus* individuals in the soil profile has been decreased steadily from the early 1980s until 2014. Predictive models have been developed to allow one to suppose the termination of movement of *P. fuscus* individuals in the soil profile from the horizons where they are in the period of activity by 2050, as well as a significant reduction in the wintering duration or even its complete disappearance as a phase of the annual cycle during 315 years provided that the modern climatic trend will remain.

Key words: *Pelobates fuscus*, phenology, wintering, climate transformation, Saratov region.

DOI: 10.18500/1684-7318-2016-2-167-185

ВВЕДЕНИЕ

В начале XXI в. трансформация климата становится одним из ключевых факторов, способных определять состояние популяций большинства видов амфибий (Corn, 2005; Seimon, 2010; Blaustein et al., 2011). Реализация альтернативных сценариев его изменения (потепление, похолодание) может приводить к существенному изменению границ их ареалов (Araújo et al., 2006). Для бесхвостых амфибий, относительно оседлых животных, большее значение, очевидно, имеет не столько глобальное изменение климата, сколько его региональная трансформация в местах обитания их локальных популяций. Доля локально действующих погодноклиматических факторов в общей трансформации климата в конкретном регионе может достигать 40% (Sutton et al., 2015). Значение локально проявляющейся вариации температуры и достижение критических значений в период активности амфибий может оказывать большее влияние на перспективы выживания их локальных популяций, чем глобальное изменение климата (Vasseur et al., 2014).

Некоторые виды оказываются более чувствительными к потеплению климата, в их годовом цикле, как правило, отмечается более раннее начало нерестовых миграций (Blaustein et al., 2001). Трансформация фенологических событий в репродуктивном цикле амфибий наиболее отчетливо может быть прослежена у видов, характеризующихся относительно компактным по времени периодом нереста, откладывающих кладку целиком и достаточно быстро покидающим после этого нерестовый водоём («explosive breeders»: Hartel et al., 2007).

Наиболее существенные фенологические изменения характерны для событий годового цикла организмов, происходящих весной и осенью, причем весенние события характеризуются более значительными темпами изменения по сравнению с осенними (Ibanez et al., 2010). Фенологические сдвиги в годовом цикле организмов могут служить одним из наиболее очевидных последствий глобального потепления климата и могут быть использованы в качестве индикаторных событий для оценки степени климатических изменений (Møller, 2015).

Выявление закономерностей изменения репродуктивной фенологии амфибий в условиях трансформации климата необходимо для научно обоснованной организации природоохранных мероприятий на нерестовых водоёмах и маршрутах их

миграций (Paton, Crouch, 2002). Причем, температурные адаптации локальных популяций конкретных видов, особенно у холоднокровных животных, могут быть существенны для оценки масштабов временного сдвига фенологических фаз репродуктивного цикла (Sparks et al., 2007). Исследование многолетней динамики фенологии периода зимовки позволит оценить влияние трансформации климата в течение продолжительного периода времени, а также провести анализ последствий этих изменений для современного экологического состояния и перспектив локальных популяций конкретных видов бесхвостых амфибий.

Увеличение диапазона вариации температуры, учащение периодов с экстремальной температурой и увеличение их продолжительности значительно в большей степени воздействуют на эктотермных животных, чем повышение средней температуры среды, которое анализируется в большинстве экологических исследований. Виды бесхвостых амфибий, для которых свойственны более ранние сроки начала нерестовой активности, в большей степени подвержены смещению даты начала сезона размножения по сравнению с видами с более поздними сроками нереста (Walpole et al., 2012). В условиях севера Нижнего Поволжья для чесночницы обыкновенной (*Pelobates fuscus* Laurenti, 1768) характерно наиболее раннее среди бесхвостых амфибий начало нерестовых миграций (Ермохин и др., 2013 а, 2014; Yermokhin et al., 2015). Именно поэтому популяции данного вида целесообразно использовать в качестве модельного объекта для исследования степени фенологических изменений в условиях трансформации климата в регионе.

Кроме того, *P. fuscus* относится к группе наиболее многочисленных видов бесхвостых амфибий в долинах рек на севере Нижнего Поволжья (Ермохин, Табачишин, 2010, 2011; Шляхтин, Табачишин, 2014). Причем, в рассматриваемом регионе обитает восточная форма этого вида (Полуконова и др., 2013 а, б), обособленность которой ранее была обоснована по результатам исследования массы ядерной ДНК и специфическому набору митохондриальных гаплотипов (Боркин и др., 2001; Borokin et al., 2001). На современном этапе исследований фенологии вида была дана характеристика событий весенней фазы годового цикла для нескольких локальных популяций *P. fuscus*, происходящих в период нерестовых миграций (Ермохин и др., 2013 а, 2014; Yermokhin et al., 2015). Кроме того, были установлены некоторые закономерности размещения в почвенном профиле и термобиологические аспекты, характерные для вида в начале периода зимовки (Ермохин и др., 2013 б).

Цель данной работы – оценка трансформации основных параметров зимовки *P. fuscus* (даты начала и окончания, продолжительность зимовки в целом и фазы предзимовочной эстивации, глубина размещения в почвенном профиле) в условиях изменения климата на севере Нижнего Поволжья.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

При исследовании фенологии зимовки *P. fuscus* анализировали следующие основные показатели: даты прекращения наземной активности вида, наступления состояния оцепенения в зимовальных камерах (дата начала зимовки – H_1) и начала нерестовых миграций (прекращение зимовки – H_2), а также продолжительность

зимовки (H , сут.), фазы предзимовочной эстивации (E , сут.) и глубину залегания зимующих особей в почвенном профиле (S , см).

Пороговая температура среды (почвы, воды, воздуха), при которой возможна активность *P. fuscus* вне почвенного профиля, была установлена ранее и составляет в среднем 4.5°C (Ермохин и др., 2013 а, 2014; Yermokhin et al., 2015). Данная температура в горизонте почвенного профиля, в котором находятся особи чесночниц, ограничивает период времени между двумя фенологическими датами: начало и окончание зимовки. Продолжительностью зимовки считали промежуток времени между датой наступления оцепенения особей *P. fuscus* в зимовальных камерах (при 4.5°C) в почвенном профиле при температуре почвы 3.5°C и датой начала нерестовых миграций (при переходе температуры почвы в горизонте зимовки через 4.5°C в положительную сторону).

Промежуток времени между датой последнего появления особей данного вида на поверхности почвы и наступлением зимовки (состояния оцепенения) считали периодом предзимовочной эстивации. Продолжительность периода эстивации, как правило, обусловлена наличием и количеством атмосферных осадков, а также определяемой этим фактором величиной относительной влажности воздуха в приземном слое. Дату начала предзимовочной эстивации определяли, используя нижнее пороговое значение относительной влажности воздуха, при которой чесночницы появляются в сумеречное и ночное время на поверхности почвы. Оно в условиях севера Нижнего Поволжья составляет 50% (по данным наблюдений за активностью этого вида амфибий на территории наземного обитания в июне – августе 2014–2015 гг.).

Дату начала нерестовых миграций определяли по появлению первых особей *P. fuscus*, перемещающихся от мест зимовки в нерестовый водоём, проводя учёты в 2009 – 2014 гг. Учёты выполняли методом линейных заборчиков с ловчими цилиндрами (Корн, 2003; Сопн, Вугу, 1990), установленными вокруг исследуемых водоёмов в период схода снежного покрова за 3 – 5 сут. до начала нерестовых миграций (Ермохин и др., 2013 а, 2014; Yermokhin et al., 2015). В данном исследовании использовали метод частичного огораживания нерестовых водоёмов: вокруг каждого из озёр было установлено не менее 10 заборчиков длиной 10 м каждый (Ермохин, Табачишин, 2011; Ермохин и др., 2012; Беляченко и др., 2014). Ловчие цилиндры осматривали ежедневно один раз в сутки в утренние часы.

Для определения возможности наземной активности особей в конкретные дни и даты ее прекращения использованы оригинальные данные о состоянии погоды (минимальная температура и минимальная относительная влажность воздуха), полученные на исследуемых участках, а также ретроспективные данные, установленные на ближайшей к месту исследования действующей метеостанции «Октябрьский городок» (WMO 34163). Ретроспективные данные получены для периода с 1892 по 2005 г. из архива погоды (Среднегодовая средняя..., 2005), с 2006 по 2008 г. – из архива погоды (Архив погоды..., 2014), с 2009 по 2014 г. использованы оригинальные данные, собранные авторами на песчаных гривах вблизи нерестовых озёр при помощи логгеров DT-172.

Логгеры были установлены на затененных участках северо-восточной экспозиции на уровне почвы на расстоянии не более 50 – 80 м от нерестового водоёма

исследуемой локальной популяции *P. fuscus*. Температуру воздуха измеряли с точностью до 0.1°C, относительную влажность воздуха – с точностью до 0.1%. Измерения параметров проводились в автоматическом режиме круглосуточно с периодичностью 3 ч (8 раз в сутки) с последней декады марта по последнюю декаду ноября, синхронно со снятием данных по временной схеме, принятой метеостанциях сети Росгидромета.

Температуру почвы регистрировали с точностью до 0.5°C с использованием термохронов iButton DS1921-F5, установленных на глубине 1.5, 2 и 2.5 м от поверхности почвы в горизонтах почвенного профиля, наиболее характерных для расположения зимовальных камер *P. fuscus* (Ермохин и др., 2013 б). Температуру определяли с ноября по май 2013 – 2015 гг. круглосуточно синхронно со временем регистрации данных на метеостанциях сети Росгидромета. Глубина залегания особей в почвенном профиле (S , см) была определена как наибольшая глубина в течение периода зимовки *P. fuscus*, на которой температура почвы составляла 3.5°C. В 2013–2014 гг. она была установлена по данным сезонной динамики температуры в период с ноября по май на глубине 1.5, 2.0 и 2.5 м. В период с 1963 по 2012 г. для определения этого показателя были использованы ретроспективные посуточные данные о динамике температуры в почвенном профиле (на глубине 2, 5, 10, 15, 20, 40, 60, 80, 120, 160, 240 и 320 см), полученные по результатам измерений на метеостанции «Октябрьский городок» (WMO 34163) (Температура почвы..., 2014).

Статистическая обработка материала включала определение медианных дат начала и окончания зимовки, ее продолжительности, а также продолжительности предзимовочной эстивации. Определяли размах варьирования этих показателей (min – max) за исследуемый период в целом и в отдельные выделенные периоды. Различия между средними исследовали при множественном сравнении с помощью критерия Краскела – Уоллиса (H test), post-hoc тесты выполнены по критерию Манна – Уитни (U) с учетом поправки Бонферрони.

При анализе глубины размещения особей *P. fuscus* в почвенном профиле использовали среднюю арифметическую. Множественное сравнение проводили методом одномерного дисперсионного анализа (ANOVA), а post-hoc тесты – по критерию Тьюки (Q) с учетом поправки Бонферрони. Различия по статистическим критериям признавали значимыми при $P < 0.05$.

Тренды изменения показателей анализировали с использованием метода линейной регрессии. Значимость зависимостей определяли по F -критерию Фишера, а значимость коэффициентов регрессионных моделей оценивали по t -критерию Стьюдента. Долю объясняемой дисперсии фактических данных устанавливали по коэффициенту детерминации (R^2).

Периодичность изменения исследованных параметров зимовки во временных рядах данных устанавливали методом вейвлет-анализа (непрерывное вейвлет преобразование, функция Морле). Величину периода значимых циклов определяли графически по участкам локальной мощности вейвлет-спектров (Астафьева, 1996; Torgence, Compo, 1998). Конкретные проявления цикличности признавали значимыми при $P < 0.05$ (χ^2 -тест по методике К. Торренса и Г. П. Компо (Torgence, Compo, 1998)).

Статистическую обработку материала выполняли с использованием пакетов программ Excel, PAST 2.17c (Hammer et al., 2001), Statistica 6.0.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Продолжительность зимовки *P. fuscus* на севере Нижнего Поволжья в период с 1892 по 2014 г. варьирует в широких пределах от 144 до 211 сут. в среднем (в среднем 179 ± 14 сут. без учета предзимовочной эстивации). Причем следует отметить, что оба экстремальных значения были установлены в период с 1892 по 2014 г. Сравнительный анализ продолжительности зимовки в различные интервалы времени в течение этого периода показал, что с середины XX в. этот параметр стал постепенно снижаться (рис. 1, а). В конце XIX – первой половине XX в. продолжительность зимовки в среднем составляла 184–185 сут. (табл. 1), а в 1951 – 2014 гг. она была значимо меньше – в среднем 173 – 178 сут. (критерий Краскела – Уоллиса: $H = 13.99$, $P = 0.003$; post-hoc тесты, критерий Манна – Уитни с учетом

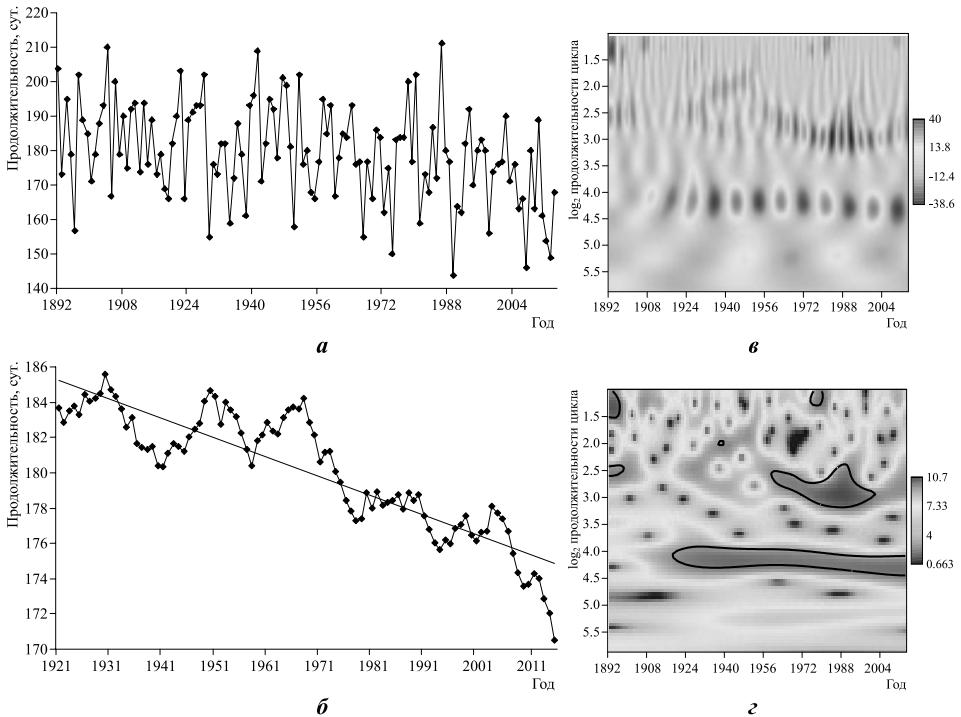


Рис. 1. Динамика и цикличность изменения продолжительности зимовки *Pelobates fuscus* на севере Нижнего Поволжья в период с 1892 по 2014 г.: а – динамика параметра; б – тенденции изменения (линейное сглаживания по данным за 30 лет); в – вейвлет-спектр преобразования Морле; з – скейлграмма спектра мощности (жирной линией показаны периоды при $P = 0.05$; критерий χ^2)

поправки Бонферрони: 1952 – 1981 гг. и 1982 – 2014 гг. – $P = 0.01$). Обнаруженные различия во многом обусловлены заметным сокращением продолжительности зимовки в период с 2002 по 2014 г. по сравнению с периодом 1982 – 2001 гг. (в сред-

ФЕНОЛОГИЧЕСКИЕ ИЗМЕНЕНИЯ ЗИМОВКИ ЧЕСНОЧНИЦЫ ОБЫКНОВЕННОЙ

нем 166 и 176 сут. соответственно; критерий Манна – Уитни: $U = 94.5$, $P = 0.14$). Кроме того, следует отметить значительное увеличение размаха варьирования этого показателя (на 15 сут.) в течение исследуемого периода: с 53 сут. в течение 30 лет в период с 1892 по 1981 г. (от 52 до 54 сут.) до 67 сут. с 1982 по 2014 г.

Таблица 1

Характеристика параметров зимовки в течение четырех интервалов времени в период с 1892 по 2014 г.

Интервалы времени	Параметры зимовки				
	H , сут.	E , сут.	H_1 (даты)	H_2 (даты)	S , см
1892–1921	<u>184</u> 157–210	<u>14</u> 6–45	<u>3.10</u> 15.09–27.10	<u>24.04</u> 10.04–5.05	–
1922–1951	<u>185</u> 155–209	<u>14</u> 3–86	<u>2.10</u> 18.08–20.10	<u>24.04</u> 6.04–5.05	–
1952–1981	<u>178</u> 150–202	<u>11</u> 6–43	<u>8.10</u> 11.09–25.10	<u>18.04</u> 5.04–3.05	<u>238±13</u> 120–310
1982–2014	<u>173</u> 144–211	<u>13</u> 6–53	<u>7.10</u> 17.09–25.10	<u>17.04</u> 29.03–9.05	<u>174±11</u> 80–280
В том числе					
1982–2001	<u>176</u> 144–211	<u>17</u> 8–42	<u>5.10</u> 20.09–21.10	<u>18.04</u> 30.03–5.05	<u>189±15</u> 100–280
2002–2014	<u>166</u> 146–190	<u>13</u> 6–53	<u>15.10</u> 28.09–25.10	<u>17.04</u> 29.03–9.05	<u>150±15</u> 80–260

Примечание. В числителе – медиана (для H , E , H_1 , H_2) или средняя арифметическая (для S), в знаменателе – размах варьирования ($min - max$).

Анализ линейного тренда, значимого для данных, полученных методом скользящей средней за 30 лет, предшествовавших данному году (рис. 1, б), показал, что темпы сокращения периода зимовки соответствуют 11 сут. за 100 лет (табл. 2). Поскольку в течение последнего десятилетия (2002 – 2014 г.) наблюдаются существенные отклонения от вековых тенденций трансформации продолжительности зимовки, этот период был проанализирован отдельно. Анализ линейного тренда за этот период времени показал, что темпы изменения данного параметра существенно увеличились и достигают 57 сут. за 100 лет (см. табл. 2). С учетом трансформации скорости продолжительность зимовки в среднем сократилась на 18 сут. по сравнению с последним десятилетием XIX в. (см. табл. 1).

Для динамики продолжительности зимовки *P. fuscus* характерна цикличность, обусловленная наличием колебаний данного параметра с периодом 8 и 18 лет (рис. 1, в, г). Причем первый тип цикла относительно неустойчив во времени и значимо действовал только в конце XIX и во второй половине XX в. (в период с середины 1950-х до начала 1990-х гг.), а второй, более продолжительный, стабильно воспроизводится с 1915 г. до настоящего времени. Он соответствует по продолжительности одному из вариантов лунного цикла с периодом 18.6 лет (Астафьева, 1996), обуславливающим планетарные нутационные процессы и климатические колебания.

Таблица 2

Коэффициенты регрессионных уравнений и оценка качества моделей, описывающих тенденции изменения параметров зимовки в период с 1892 по 2014 г. и с даты возникновения последнего устойчивого тренда (линейное сглаживание за период 30 лет)

Параметр	Коэффициенты уравнения линейной регрессии				$\frac{F}{P}$	R^2
	$a \pm SE$	$\frac{t}{P}$	$b \pm SE$	$\frac{t}{P}$		
В период с 1921 по 2014 г.						
H , сут.	188.3±0.33	$\frac{556.7}{<0.0001}$	-0.1094±0.060	$\frac{18.35}{<0.0001}$	$\frac{336.73}{<0.0001}$	0.78
E , сут.	17.05±0.54	$\frac{31.73}{<0.0001}$	0.005±0.007	$\frac{0.74}{0.46}$	$\frac{0.54}{0.46}$	0.006
H_1	276.9±0.46	$\frac{597.0}{<0.0001}$	0.0268±0.0057	$\frac{4.69}{<0.0001}$	$\frac{22.00}{<0.0001}$	0.19
H_2	117.2±0.25	$\frac{473.17}{<0.0001}$	0.0779±0.003	$\frac{25.53}{<0.0001}$	$\frac{651.72}{<0.0001}$	0.88
С возникновения последнего устойчивого тренда (с 1951 по 2014 г.)						
H , сут. 2002–2014 гг.	178.6±0.40	$\frac{442.90}{<0.0001}$	-0.5685±0.051	$\frac{11.19}{<0.0001}$	$\frac{125.19}{<0.0001}$	0.92
H_1 2002–2014 гг.	275.9±0.32	$\frac{853.47}{<0.0001}$	0.6070±0.041	$\frac{14.90}{<0.0001}$	$\frac{222.02}{<0.0001}$	0.95
H_2 1951–2014 гг.	113.0±0.22	$\frac{523.09}{<0.0001}$	-0.0899±0.006	$\frac{15.56}{<0.0001}$	$\frac{242.02}{<0.0001}$	0.80
Глубина размещения особей в почвенном профиле в период зимовки						
S , см	257.2±2.2	$\frac{102.17}{<0.0001}$	-3.539±0.129	$\frac{27.40}{<0.0001}$	$\frac{750.59}{<0.0001}$	0.96

Продолжительность предзимовочной эстивации может существенно сокращать период активности *P. fuscus* в течение теплого времени года. В этот период, как правило, наблюдается относительная влажность воздуха ниже 50%. При таких метеорологических условиях эти амфибии, с одной стороны, не появляются на поверхности грунта и не имеют возможности питаться, а с другой – не впадают в состояние зимнего оцепенения и расходуют запас питательных веществ, накопленный к данному моменту времени. Поэтому данный период фактически не включается в период зимовки. Продолжительность предзимовочной эстивации составляла в среднем 13 сут. (медиана), варьирует от 3 до 86 сут. (рис. 2, а, б; см. табл. 1). Наибольшие значения этого показателя характерны для аномально засушливых лет, в течение которых чесночницы прекращают наземную активность через 3 – 5 сут. после последнего дождя (иногда в первой половине июля) и возобновляют её только следующей весной после периода зимовки. Подобные периоды встречаются относительно редко и обычно соответствуют минимумам увлажнения, повторяющимся в регионах с континентальным климатом, для которых характерны циклы Брикнера, возникающие с периодичностью 35 – 38 лет (рис. 2, в, г) (Шнитников, 1950). На территории северной части Нижнего Поволжья подоб-

ФЕНОЛОГИЧЕСКИЕ ИЗМЕНЕНИЯ ЗИМОВКИ ЧЕСНОЧНИЦЫ ОБЫКНОВЕННОЙ

ные аномальные засухи в течение последних 120 лет возникали трижды: в середине 30-х, в середине 70-х гг. XX в. и в 2009 – 2011 гг.).

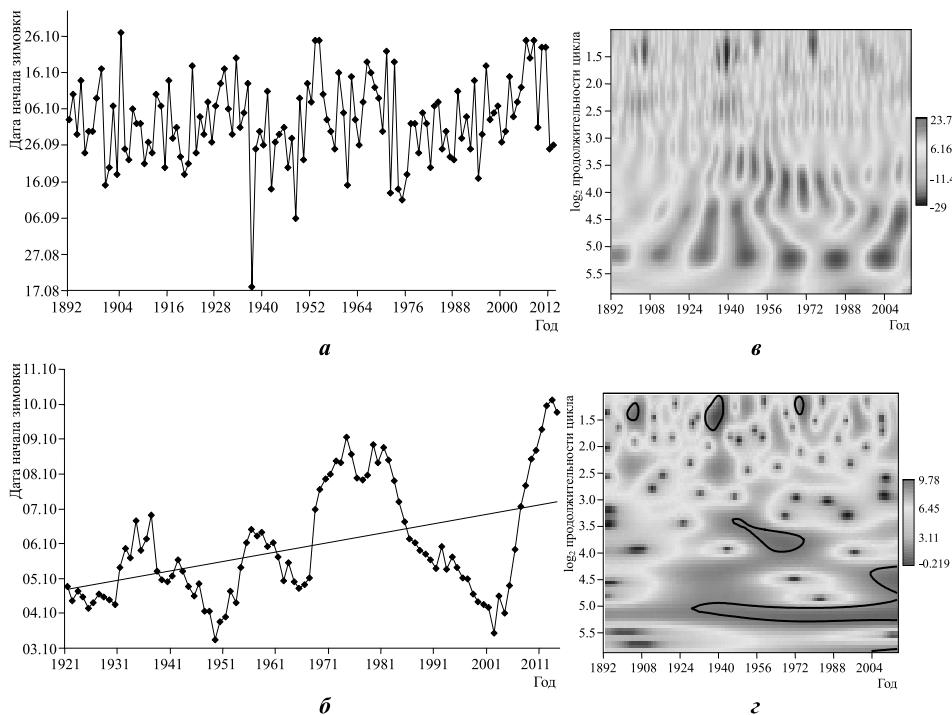


Рис. 2. Динамика и цикличность изменения даты начала зимовки *Pelobates fuscus* на севере Нижнего Поволжья в период с 1892 по 2014 г.: *a* – динамика параметра; *б* – тенденции изменения (линейное сглаживания по данным за 30 лет); *в* – вейвлет-спектр преобразования Морле; *г* – скейлограмма спектра мощности (жирной линией показаны периоды при $P = 0.05$; критерий χ^2)

Наименьшая продолжительность предзимовочной эстивации характерна для лет с резким похолоданием в осенний период. Подобные метеорологические условия, обусловившие продолжительность этого периода <7 сут., возникали относительно редко (6 раз) и без определенной цикличности (1905, 1915, 1941, 1946, 1968 и 2007 гг.). В такие годы состояние зимовки данного вида амфибий наступает практически сразу после прекращения фазы наземной активности. Тенденции к существенному изменению продолжительности предзимовочной эстивации в период с 1892 по 2014 г. не обнаружено.

Дата начала зимовки. Зимовка *P. fuscus* в течение анализируемого периода наступала в среднем 2 октября (варьировала от 18 августа – в 1938 г. до 27 октября в 1905 г.). В целом за последние 120 лет отмечено относительно небольшое смещение этой даты на более ранние сроки (около 5–6 сут.) (см. табл. 1). Сравнение

средних значений за относительно большие (30-летние) промежутки времени в течение исследуемого периода не показало существенных различий (критерий Краскела – Уоллиса: $H = 4.59$, $P = 0.20$). Однако в 2002 – 2014 гг. смещение даты начала зимовки на более поздние сроки относительно последнего десятилетия XIX – начала XX в. составило в среднем 12 сут. (рис. 3, *a*, *б*). Сравнительный анализ векового тренда и трансформации данного показателя в течение последнего десятилетия показал резкое увеличение скорости его изменения более чем в 20 раз (с 3 сут. до 61 дня/100 лет: см. коэффициенты соответствующих регрессионных уравнений в табл. 2).

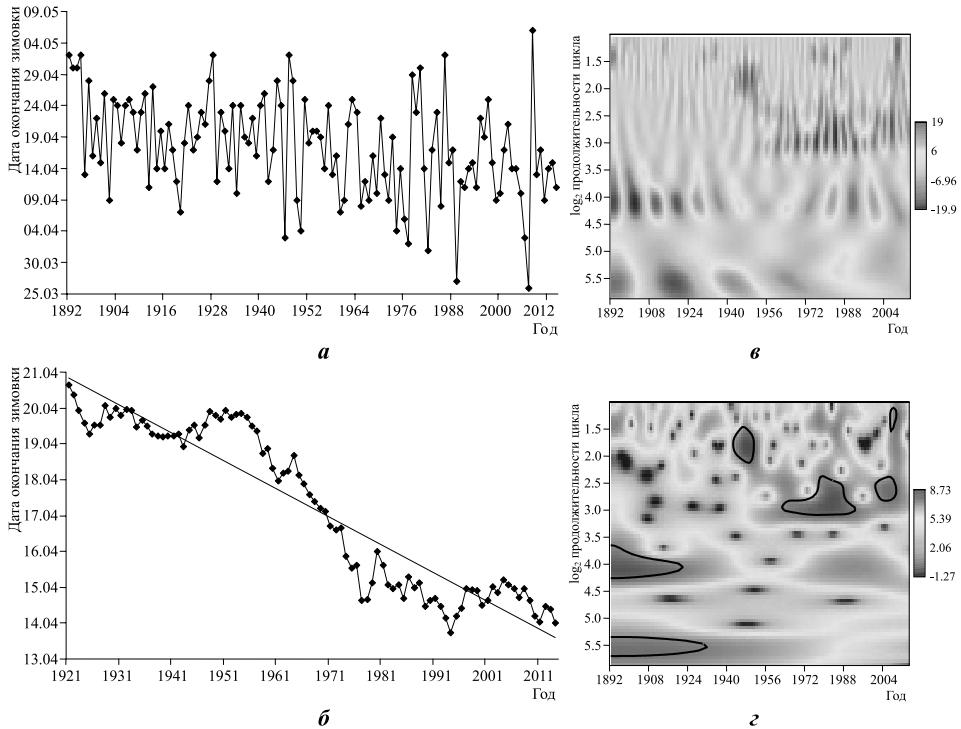


Рис. 3. Динамика и цикличность изменения даты окончания зимовки *Pelobates fuscus* на севере Нижнего Поволжья в период с 1892 по 2014 г.: *a* – динамика параметра; *б* – тенденции изменения (линейное сглаживания по данным за 30 лет); *в* – вейвлет-спектр преобразования Морле; *г* – скейлограмма спектра мощности (жирной линией показаны периоды при $P = 0.05$; критерий χ^2)

Цикличность изменения даты начала зимовки обусловлена колебаниями данного показателя с периодом 16 и 36 лет (см. рис. 3, *в*, *г*). Причем первый вариант цикла неустойчив и действовал только в 40 – 70-х гг. XX в., а второй, соответствующий по продолжительности циклу Брикнера (около 36 лет), существовал в те

чение всего исследуемого временного периода, но приобрел статистическую значимость (анализ распределения мощности после вейвлет преобразования, функция Морле: $P < 0.05$) со второй половины 20-х гг. XX в. и действует до настоящего времени.

Дата окончания зимовки. Зимовка *P. fuscus* в период с 1892 по 2014 г. завершилась (начиналась миграция половозрелых особей в нерестовые водоёмы) в среднем 17 апреля (наиболее раннее окончание предполагается 29 марта 2007 г., наиболее позднее – 9 мая 2008 г.). Следует отметить, что оба экстремальных значения данного показателя обнаружены в течение двух лет последнего десятилетия исследуемого промежутка времени (рис. 4, *a*). Размах варьирования даты окончания зимовки существенно увеличился в период с 1982 по 2014 г. и составил 41 сут., тогда как за предыдущее столетие (1892 – 1981 г.) он варьировал в различные периоды времени в ограниченных пределах 25 – 29 сут.

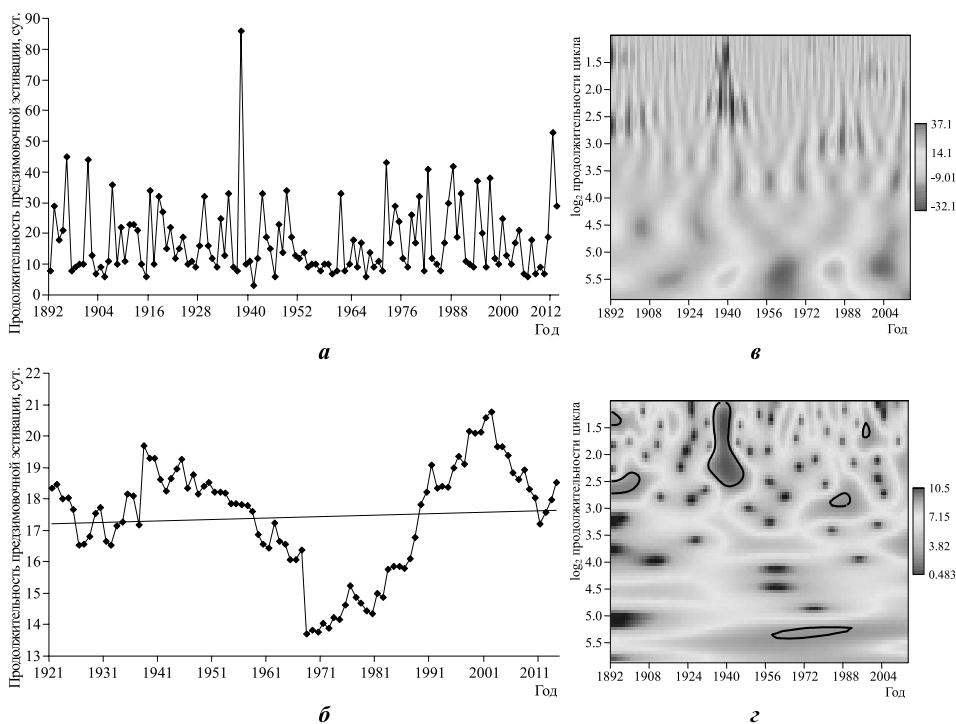


Рис. 4. Динамика и цикличность изменения продолжительности предзимовочной эстивации *Pelobates fuscus* на севере Нижнего Поволжья в период с 1892 по 2014 г.: *a* – динамика параметра; *б* – тенденции изменения (линейное сглаживания по данным за 30 лет); *в* – вейвлет-спектр преобразования Морле; *з* – скейлограмма спектра мощности (жирной линией показаны периоды при $P = 0.05$; критерий χ^2)

Для этого показателя характерен наиболее существенный фенологический сдвиг (по сравнению с датой начала зимовки), который составил в среднем 7 сут. (рис. 4, б; см. табл. 1). Средняя дата окончания зимовки в период с 1982 по 2014 г. значимо более ранняя по сравнению с таковой в конце XIX – первой половине XX в. (критерий Краскела – Уоллиса: $H = 16.57$, $P = 0.0009$; post-hoc тесты, критерий Манна – Уитни с учетом поправки Бонферрони для уровня значимости: при сравнении с периодом 1892 – 1921 гг. $P = 0.008$, с периодом 1922 – 1951 гг. $P = 0.01$). Анализ векового тренда даты окончания зимовки показал, что скорость её изменения соответствует 8 сут./100 лет, причем она относительно слабо изменяется в течение последнего десятилетия и достигает 9 сут./100 лет.

Периодичность изменения данного параметра несколько отличается от такой для продолжительности и даты начала зимовки. Она характеризуется наличием двух разномасштабных циклов меньшей продолжительности. Однако наряду с циклами продолжительностью 8 лет действуют также небольшие и неустойчивые во времени циклы с периодом 4 года (рис. 4, в, г). Циклы Брикнера (период 36 – 38 лет), а также циклы, совпадающие по периоду с одним из вариантов цикла солнечной активности (18 лет), были актуальны в конце XIX – начале XX в., однако затем стали менее выраженными и статистически не значимыми.

Глубина залегания в почвенном профиле. Зимовка *P. fuscus* обычно регистрируется в горизонте почвенного профиля с температурой около 3.5°C. Такая температура в течение периода с 1963 по 2014 г. в среднем достигается на глубине около 200 см. Минимальная глубина залегания особей данного вида в период зимовки была возможна в 2002 г. (80 см), максимальная – в 1971, 1972 и 1981 гг. (более 300 см). За исследуемый период произошло существенное уменьшение глубины зимовки чесночниц в почвенном профиле с 238 см (в среднем в 1963 – 1981 гг.) до 150 см (в среднем в 2002 – 2014 гг.) (рис. 5, а, б; см. табл. 1).

Сравнение средних значений данного показателя за 15-летние промежутки времени выявило существенное сокращение глубины залегания чесночниц в почвенном профиле в период зимовки (в 1.5 – 2 раза) с 236 см (в 1963 – 1977 гг.) до 170 см (в 1993 – 2008 гг.) и 125 см (в 2008 – 2014 гг.) (критерий Краскела – Уоллиса: $H = 15.30$, $P = 0.001$; post-hoc тесты, критерий Манна – Уитни: $P < 0.04$).

Анализ линейного тренда этого показателя в течение исследуемого периода показал, что скорость сокращения глубины залегания особей чесночниц в период зимовки во второй половине XX – в начале XXI в. составляет около 35 см за 10 лет (см. табл. 1). Наблюдаются некоторые циклические закономерности изменения глубины залегания в почвенном профиле особей чесночницы обыкновенной в период зимовки с периодом около 8–9 лет, сохраняющиеся в течение последних 50 лет (рис. 5, в, г).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Проведенный анализ фенологических особенностей зимовки *P. fuscus* показал, что отдельные параметры этой фазы годового цикла в различной степени чувствительны к трансформации климата на территории севера Нижнего Поволжья. Наибольшим изменениям оказалась подвержена продолжительность зимовки, ко-

торая за последние 120 лет сократилась в среднем на 22 дня, причем около 50% величины сокращения этого параметра произошло за последние 10–12 лет.

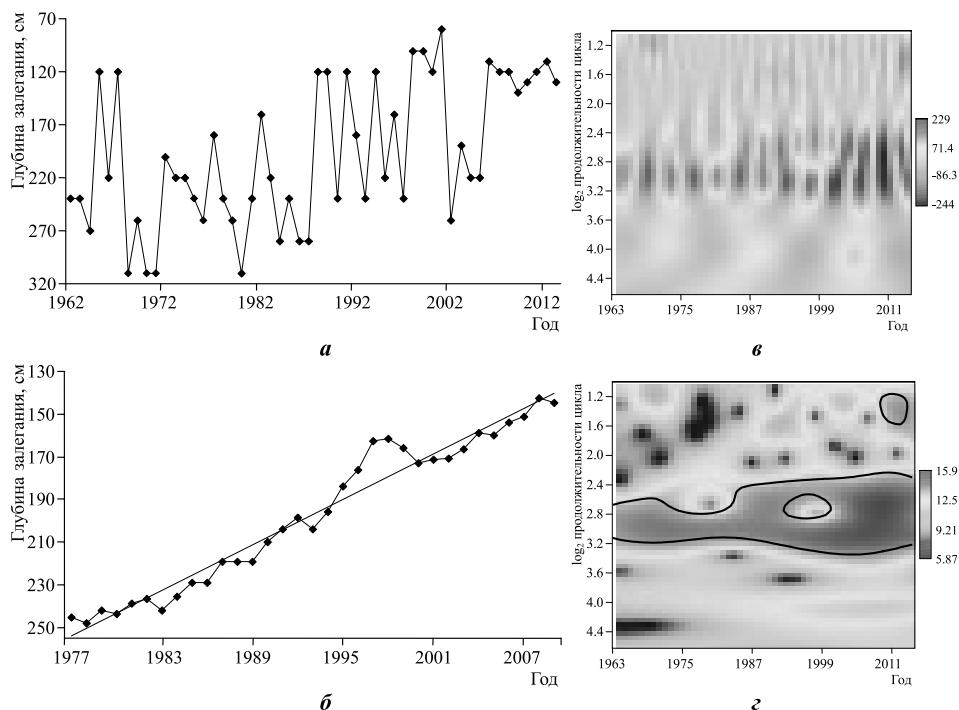


Рис. 5. Динамика и цикличность изменения глубины залегания в почвенном профиле *Pelobates fuscus* на севере Нижнего Поволжья в период с 1963 по 2014 г.: *а* – динамика параметра; *б* – тенденции изменения (линейное сглаживание по данным за 15 лет); *в* – вейвлет-спектр преобразования Морле; *г* – скейлограмма спектра мощности (жирной линией показаны периоды при $P = 0.05$; критерий χ^2)

Анализ временных закономерностей процесса сокращения продолжительности зимовки *P. fuscus* показал, что в течение XX в. оно шло в основном за счет сдвигов даты её окончания и начала нерестовых миграций весной. В начале XXI в. процесс редукции продолжительности зимовки был дополнен существенным, практически симметричным сдвигом на более поздние сроки даты её начала осенью. Экстраполяция регрессионной модели, оценивающей динамические параметры изменения продолжительности зимовки за период с 2002 по 2014 г., позволяет предполагать, что при сохранении современного климатического тренда на севере Нижнего Поволжья зимовка как фаза годового цикла *P. fuscus* может сократиться до минимума или даже полностью прекратить свое существование в течение 315 лет.

Очевидно, что согласованно с сокращением продолжительности зимовки увеличивается период «активной» фазы годового цикла этого вида амфибий. Под «ак-

тивной» фазой в данном случае следует понимать существование особей данного вида в условиях температуры среды выше порогового значения (биологического нуля), равного 4.5°C (Ермохин и др., 2013 а, 2014; Yermokhin et al., 2015). При такой температуре, как правило, особи *P. fuscus*, не впадают в состояние оцепенения, т.е. продолжают траты на метаболические процессы энергетических запасов, накопленных за весенне-летний период. Однако на севере Нижнего Поволжья в августе – октябре метеорологические условия (температура и особенно относительная влажность воздуха в приземном слое) и состояние популяций пищевых объектов не всегда обеспечивают соответственно наземной активности в ночные часы и питания (пополнения использованных запасов вещества и энергии). Сохраняющиеся траты на метаболизм вещества и энергии без возможности их компенсации потреблением пищевых ресурсов могут оказывать влияние на массу половых продуктов наземных видов бесхвостых амфибий (плодовитость особей) в течение следующего репродуктивного периода. Необходимо отметить, что количественная оценка влияния трансформации фенологии на репродуктивные параметры данного вида, очевидно, имеет определенные перспективы для прогнозирования состояния конкретных локальных популяций и требует дополнительного исследования.

Существенное смещение даты начала метеорологической весны на более ранние сроки отмечено на территории практически всего северного полушария (Sparks, Smithers, 2002; Schwartz et al., 2006). Как следствие, для многих видов амфибий установлено значительное смещение даты начала весенних нерестовых миграций на более ранние сроки (Tryjanowski et al., 2003; Todd, Winne, 2006; Todd et al., 2011; Arnfield et al., 2012). Установлено также, что дата начала нерестовых миграций бесхвостых амфибий хорошо коррелирует со средней температурой за период, предшествующий нересту (Terhivuo, 1988). Поэтому выход бесхвостых амфибий из состояния зимнего оцепенения и начало нерестовых миграций, очевидно, определяются погодными условиями достаточно длительного периода, предшествующего нересту. В условиях северной части Нижнего Поволжья продолжительность такого периода составляет около 10 сут. Анализ оригинальных и архивных данных по температурному режиму в почвенном профиле на глубине зимовки *P. fuscus* соответствует средней температуре воздуха за предшествующий период именно такой продолжительности. Сходный методический подход, учитывающий среднюю температуру за существенный предшествующий период (40 сут.), был применен для прогнозирования даты начала нерестовых миграций *Bufo bufo* в Англии (Reading, 1998).

В южной части Финляндии к середине 80-х гг. XX в. накопленное с середины XIX в. смещение даты начала нерестовых миграций *Rana temporaria* составило до 13 сут. (Terhivuo, 1988). В условиях западной Польши в период с 1978 по 2002 г. у травяной лягушки и обыкновенной жабы обнаружено смещение даты начала нерестовых миграций на более ранние сроки на 8–9 сут. за 25 лет (Tryjanovsky et al., 2003). Сходная величина сдвига этого показателя обнаружена в условиях севера Нижнего Поволжья у *P. fuscus* – в среднем 7 сут. за период с 1952 по 2014 г.

Смещение репродуктивной активности амфибий на более ранние даты может оказать существенное влияние на некоторые аспекты биологии вида. Например, оно ведет к снижению воздействия некоторых факторов (ультрафиолетовое излучение) на начальных стадиях эмбриогенеза бесхвостых амфибий, находясь на которых они не способных к адаптациям, сопровождающимся перемещением в пределах нерестового водоёма (Corn, Muths, 2002; Cummins, 2003). Кроме того, смещение нереста на более ранние даты определяет возможность при некотором удлинении продолжительности развития головастика осуществлять метаморфоз при более крупных размерах тела, что повышает выживаемость таких сеголетков (Loman, 2009).

В условиях долин рек на севере Нижнего Поволжья в течение последнего десятилетия наблюдается существенное сокращения водности нерестовых озер. Многие из таких водоёмов сокращают продолжительность гидропериода до величины значительно меньшей продолжительности развития головастика *P. fuscus* (около 90 сут.). Смещение даты начала нереста на более ранние сроки, очевидно, может существенно повысить вероятность завершения личиночного развития данного вида в водоёмах и их выживаемость на этой стадии развития. Однако подобные последствия имеют достаточное обоснование не для всех видов бесхвостых амфибий (Ермохин и др., 2016). У некоторых видов, например у *Rana temporaria*, смещение начала нерестовых миграций на более ранние даты не сопровождается существенным изменением даты появления кладок в нерестовом водоёме (Scott et al., 2008).

В условиях Восточной Европы зимовка *P. fuscus* обычно протекает при температуре их тела около 3.5°C (Ермохин и др., 2013 б; Kowalewski, 1974). Достижение температуры среды пороговых значений 4–5°C (Kowalewski, 1974) или 4.5°C (Ермохин и др., 2013 а; Yermokhin et al., 2015) в весенний период инициирует у данного вида начало нерестовых миграций. Причем они не прерываются даже достаточно часто возникающими в этот период ночными заморозками с температурой до -3°C (Wiener, 1997), обычно продолжающимися в течение нескольких часов.

В то же время в западной части видовой ареала установлено, что прибытие первых особей *P. fuscus* в нерестовый водоём и начало их вокализации происходит при температуре воздуха около 10°C, а воды – около 12°C (Gelder van et al., 1971). Выявленные существенные термобиологические различия вида в весенний период в западной и восточной частях ареала нуждаются в дополнительном исследовании.

Кроме существенного смещения календарных дат наступления отдельных событий зимовки как фазы годового цикла и её продолжительности у *P. fuscus* заметные изменения оказалась подвержена глубина размещения особей данного вида в почвенном профиле. В условиях северной части Нижнего Поволжья характерно размещение особей *P. fuscus* в период зимовки на глубине 2 м и более (Ермохин и др., 2013 б), что, очевидно, связано с величиной промерзания легких песчаных грунтов в зимний период (Температура почвы..., 2014). Сходные особенности размещения *P. fuscus* в почвенном профиле на глубине до 2 м обнаружены также в западной части ареала (Savage, 1942). Анализ параметров регрессионной модели, описывающей темпы изменения этого параметра во второй половине

XX – начале XXI в., показал, что при сохранении современного климатического тренда *P. fuscus* прекратят перемещение в почвенном профиле с глубины около 30 см, характерной для их размещения в течение мая – сентября (в период наземной активности), уже к середине XXI в.

Наблюдаемые периодические колебания глубины размещения *P. fuscus* в почвенном профиле в период зимовки (8–9 лет), очевидно, согласованы с циклами суровости зим (Бялко, Гамбургцев, 2000), имеющим сходную продолжительность (7–8 лет), характерным в регионах с континентальным климатом и действующим на многие виды наземных позвоночных (Ердаков, Телепнев, 2015). Подобная погодная цикличность может быть обусловлена глобальными эффектами колебаний Эль-Ниньо – Южной осцилляции (Бялко, Гамбургцев, 2000).

Очевидно, что кроме установленных трендов изменения основных параметров зимовки *P. fuscus*, на их количественное выражение в будущем существенное влияние могут оказывать природные циклы различной продолжительности. Однако в условиях изменения климата устойчивость их воспроизведения и величина периода могут претерпевать заметные изменения, что неоднократно наблюдалось уже в течение последних 120 лет. Поэтому надежность прогнозирования трансформации конкретных показателей в краткосрочном масштабе (3 – 5 лет) представляет собой трудноразрешимую задачу. В то же время среднесрочные и долгосрочные прогнозы при сохранении современного климатического тренда в достаточной степени обоснованы фактическими данными за период с конца XIX по начало XXI в. Подобные прогнозы могут быть использованы при прогнозировании состояния популяций данного вида, а также при разработке и планировании природоохранных мероприятий на конкретных территориях в пределах восточной части его ареала.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Архив погоды в Октябрьском городке // Расписание погоды [Электронный ресурс]. 2014. URL: http://tr5.ru/Архив_погоды_в_Октябрьском_городке (дата обращения : 25.05.2014).
- Астафьева Н. М. Вейвлет-анализ : основы теории примеры применения // Успехи физических наук. 1996. Т. 166, № 11. С. 1145 – 1170.
- Беляченко А. В., Шляхтин Г. В., Филиппов А. О., Мосолова Е. Ю., Мельников Е. Ю., Ермохин М. В., Табачишин В. Г., Емельянов А. В. Методы количественных учётов и морфологических исследований наземных позвоночных животных. Саратов : Изд-во Саратов. ун-та, 2014. 148 с.
- Боркин Л. Я., Литвинчук С. Н., Мильто К. Д., Розанов К. М., Халтурин М. Д. Критическое видообразование у *Pelobates fuscus* (Amphibia, Pelobatidae) : цитометрические биохимические доказательства // Докл. РАН. 2001. Т. 376, № 5. С. 707 – 709.
- Бялко А. В., Гамбургцев А. Г. Статистика погоды // Природа. 2000. № 12. С. 6 – 10.
- Ердаков Л. Н., Телепнев В. Г. Цикличность в динамике численности рябчика (*Bonasa bonasia* L., 1758) из Новосибирской области // Естественные и математические науки в современном мире : материалы XXVI междунар. науч.-практ. конф. Новосибирск : Изд-во «СибАК», 2015. С. 88 – 94.
- Ермохин М. В., Табачишин В. Г. Динамика размерной и половой структуры сеголеток чесночницы обыкновенной – *Pelobates fuscus* (Laurenti, 1768) в пойме р. Медведицы // Современная герпетология. 2010. Т. 10, вып. 3/4. С. 101 – 108.

Ермохин М. В., Табачишин В. Г. Сходимость результатов учета численности мигрирующих сеголеток чесночницы обыкновенной, *Pelobates fuscus* (Laurenti, 1768), при полном и частичном огораживании нерестового водоёма заборчиками с ловчими цилиндрами // Современная герпетология. 2011. Т. 11, вып. 3/4. С. 121 – 131.

Ермохин М. В., Табачишин В. Г., Иванов Г. А. Оптимизация методики учета земноводных заборчиками с ловчими цилиндрами // Проблемы изучения краевых структур биоценозов : материалы 3-й междунар. науч. конф. Саратов : Изд-во Саратов. ун-та, 2012. С. 157 – 163.

Ермохин М. В., Иванов Г. А., Табачишин В. Г. Фенология нерестовых миграций бесхвостых амфибий в долине р. Медведица (Саратовская область) // Современная герпетология. 2013 а. Т. 13, вып. 3/4. С. 101 – 111.

Ермохин М. В., Табачишин В. Г., Иванов Г. А., Богословский Д. С. Особенности размещения чесночницы обыкновенной (*Pelobates fuscus*) в почвенном профиле в начале зимовки в долине р. Медведица // Современная герпетология. 2013 б. Т. 13, вып. 1/2. С. 22 – 26.

Ермохин М. В., Табачишин В. Г., Иванов Г. А. Фенология нерестовых миграций чесночницы обыкновенной – *Pelobates fuscus* (Pelobatidae, Amphibia) в долине р. Медведица (Саратовская область) // Поволж. экол. журн. 2014. № 3. С. 342 – 350.

Ермохин М. В., Табачишин В. Г., Иванов Г. А., Рыбальченко Д. А. Зависимость репродуктивных параметров самок *Bombina bombina* и *Pelophylax ridibundus* (Amphibia, Anura) от размерных и весовых характеристик // Современная герпетология. 2016. Т. 16, вып. 1/2. С. 3 – 13.

Корн П. С. Прямолинейные заборчики с ловушками // Измерение и мониторинг биологического разнообразия : стандартные методы для земноводных. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2003. С. 117 – 127.

Полуконова А. В., Демин А. Г., Полуконова Н. В., Ермохин М. В., Табачишин В. Г. Молекулярно-генетическое исследование локальных популяций чесночницы обыкновенной *Pelobates fuscus* (Laurenti, 1768) долины р. Медведица (Саратовская область) по участку гена мтДНК – CytB // Современная герпетология. 2013 а. Т. 13, вып. 3/4. С. 117 – 121.

Полуконова А. В., Демин А. Г., Полуконова Н. В., Ермохин М. В., Табачишин В. Г. Новые гаплотипы обыкновенной чесночницы *Pelobates fuscus* (Laurenti, 1768) из популяций в долине р. Медведица (Саратовская область) // Биология внутренних вод : материалы XV шк.-конф. молодых ученых. Кострома : Костром. печат. дом, 2013 б. С. 304 – 308.

Среднегодовая средняя, минимальная и максимальная температура воздуха, количества осадков по годам в пункте Октябрьский Городок // Термограф : архивные данные температуры воздуха и количества осадков [Электронный ресурс]. 2005. URL: http://thermograph.ru/mon/st_34163.htm (дата обращения : 24.05.2014).

Температура почвы на глубинах до 320 см (ежедневные данные) // Всероссийский научно-исследовательский институт гидрометеорологической информации – Мировой центр данных [Электронный ресурс]. Обнинск, 2014. URL: <http://meteo.ru/data/164-soil-temperature> (дата обращения : 30.05.2015).

Шляхтин Г. В., Табачишин В. Г. Особенности реализации трофических возможностей синтопических популяций *Pelobates fuscus* и *Rana ridibunda* на севере Нижнего Поволжья // Современная герпетология. 2014. Т. 14, вып. 1/2. С. 54 – 56.

Шнитников А. В. Внутривековые колебания уровня степных озёр Западной Сибири и Северного Казахстана и их зависимость от климата // Тр. лаборатории озероведения АН СССР. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1950. Т. 1. С. 28 – 129.

Araújo M. B., Thuiller W., Pearson R. G. Climate warming and the decline of amphibians and reptiles in Europe // J. of Biogeography. 2006. Vol. 33, № 10. P. 1712 – 1728.

Arnfield H., Grant R., Monk C., Uller T. Factors influencing the timing of spring migration in common toads (*Bufo bufo*) : Timing of spring migration in toads // J. of Zoology. 2012. Vol. 288, № 2. P. 112 – 118.

- Blaustein A. R., Belden L. K., Olson D. H., Green D. M., Root T. L., Kiesecker J. M.* Amphibian Breeding and Climate Change // Conservation Biology. 2001. Vol. 15, № 6. P. 1804 – 1809.
- Blaustein A. R., Searle C., Bancroft B. A., Lawler J.* Amphibian Population Declines and Climate Change // Ecological Consequences of Climate Change : Mechanisms, Conservation, and Management / eds. E. A. Beever, J. L. Belant. Boca Raton ; London ; New York : CRC Press, 2011. P. 29 – 53.
- Borkin L. J., Litvinchuk S. N., Rosanov J. M., Milto K. D.* Cryptic speciation in *Pelobates fuscus* (Anura, Pelobatidae) : evidence from DNA flow cytometry // Amphibia – Reptilia. 2001. Vol. 22, № 4. P. 387 – 396.
- Corn P. S., Bury R. B.* Sampling methods for terrestrial amphibians and reptiles / USDA Forest Service, Pacific Northwest Research Station, Portland. General Technical Report PNW-GTR-275, 1990. 34 p.
- Corn P. S., Muths E.* Variable breeding phenology affects the exposure of amphibian embryos to ultraviolet radiation // Ecology. 2002. Vol. 83, № 11. P. 2958–2963.
- Corn P. S.* Climate change and amphibians // Animal Biodiversity and Conservation. 2005. Vol. 28, № 1. P. 59 – 67.
- Cummins C. P.* UV-B radiation, climate change and frogs – the importance of phenology // Annales Zoologici Fennici. 2003. Vol. 40, № 1. P. 61 – 67.
- Gelder van J. J., Hoedemaekers H. C. M.* Sound Activity and Migration During the Breeding Period of *Rana temporaria* L., *R. arvalis* Nilsson, *Pelobates fuscus* Laur. and *Rana esculenta* L. // J. of Animal Ecology. 1971. Vol. 40, № 3. P. 559 – 568.
- Hammer O., Harper D. A. T., Ryan P. D.* PAST : Paleontological Statistics software package for education and data analysis // Paleontologia Electronica. 2001. Vol. 4, № 1. P. 1 – 9.
- Hartel T., Sas I., Pernetta A., Geltsch I. C.* The reproductive dynamics of temperate amphibians: a review // North Western J. of Zoology. 2007. Vol. 3, № 2. P. 127 – 145.
- Ibanez I., Primack R. B., Miller-Rushing A. J., Ellwood E., Higuchi H., Lee S. D., Kobori H., Silander J. A.* Forecasting phenology under global warming // Philosophical Transactions of the Royal Society B : Biological Sciences. 2010. Vol. 365, № 1555. P. 3247 – 3260.
- Kowalewski L.* Observations on the phenology and ecology of Amphibia in the region of Częstochowa // Acta Biologica Cracoviensia. Ser. Zoologia. 1974. Vol. 19, № 3. P. 391 – 460.
- Loman J.* Primary and secondary phenology. Does it pay a frog to spawn early? // J. of Zoology. 2009. Vol. 279, № 1. P. 64 – 70.
- Møller A. P.* Environmental indicators of climate change : phenological aspects // Environmental Indicators / eds. R. H. Armon, O. Hänninen. Dordrecht : Springer Netherlands, 2015. P. 39 – 49.
- Paton P. W., Crouch W. B.* Using the Phenology of Pond-Breeding Amphibians to Develop Conservation Strategies // Conservation Biology. 2002. Vol. 16, № 1. P. 194 – 204.
- Reading C. J.* The effect of winter temperatures on the timing of breeding activity in the common toad *Bufo bufo* // Oecologia. 1998. Vol. 117, № 4. P. 469 – 475.
- Savage R. M.* The burrowing and emergence of the spadefoot toad, *Pelobates fuscus fuscus* Wagler // Proceedings of the Zoological Society of London. 1942. Vol. 112, № 1–2. P. 21 – 35.
- Schwartz M. D., Ahas R., Aasa A.* Onset of spring starting earlier across the Northern Hemisphere // Global Change Biology. 2006. Vol. 12, № 2. P. 343 – 351.
- Scott W. A., Pithart D., Adamson J. K.* Long-term United Kingdom trends in the breeding phenology of the common frog, *Rana temporaria* // J. of Herpetology. 2008. Vol. 42, № 1. P. 89 – 96.
- Seimon T.* Global warming from a frog's perspective : a call for immediate action // Acta Zoologica Lilloana. 2010. Vol. 54, № 1–2. P. 3 – 10.
- Sparks T. H., Smithers R. J.* Is spring getting earlier? // Weather. 2002. Vol. 57, № 5. P. 157 – 166.

Sparks T., Tryjanowski P., Cooke A., Crick H., Kuzniak S. Vertebrate phenology at similar latitudes : temperature responses differ between Poland and the United Kingdom // *Climate Research*. 2007. Vol. 34, № 2. P. 93 – 98.

Sutton R., Suckling E., Hawkins E. What does global mean temperature tell us about local climate? // *Philosophical Transactions of the Royal Society A : Mathematical, Physical and Engineering Sciences*. 2015. Vol. 373, № 2054. P. 1 – 14.

Terhivuo J. Phenology of spawning for the Common Frog (*Rana temporaria* L.) in Finland from 1846 to 1986 // *Annales Zoologici Fennici*. 1988. Vol. 25, № 2. P. 165 – 175.

Todd B. D., Winne C. T. Ontogenetic and interspecific variation in timing of movement and responses to climatic factors during migrations by pond-breeding amphibians // *Canadian J. of Zoology*. 2006. Vol. 84, № 6. P. 715 – 722.

Todd B. D., Scott D. E., Pechmann J. H. K., Gibbons J. W. Climate change correlates with rapid delays and advancements in reproductive timing in an amphibian community // *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences*. 2011. Vol. 278, № 1715. P. 2191 – 2197.

Torrence C., Compo G. P. A practical guide to wavelet analysis // *Bull. American Meteorological Society*. 1998. Vol. 79, № 1. P. 61 – 78.

Tryjanowski P., Rybacki M., Sparks T. Changes in the first spawning dates of common frogs and common toads in western Poland in 1978 – 2002 // *Annales Zoologici Fennici*. 2003. Vol. 40, № 6. P. 459 – 464.

Vasseur D. A., DeLong J. P., Gilbert B., Greig H. S., Harley C. D. G., McCann K. S., Savage V., Tunney T. D., O'Connor M. I. Increased temperature variation poses a greater risk to species than climate warming // *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences*. 2014. Vol. 281, № 1779. P. 2612 – 2612.

Walpole A. A., Bowman J., Tozer D. C., Badzinski D. S. Community-level response to climate change: shifts in anuran calling phenology // *Herpetological Conservation and Biology*. 2012. Vol. 7, № 2. P. 249 – 257.

Wiener A. K. Phänologie und Wanderverhalten einer Knoblauchkröten-Population (*Pelobates fuscus fuscus*, Laurenti, 1768) auf der Wiener Donauinsel-ein Vergleich der Untersuchungsjahre 1986, 1987 und 1989 – 1995 // *Stapfia*. 1997. Bd. 51, № 2. S. 151 – 164.

Yermokhin M. V., Tabachishin V. G., Ivanov G. A. Spawning migration phenology of the spadefoot toad *Pelobates fuscus* (Pelobatidae, Amphibia) in the Valley of the Medveditsa River (Saratov Oblast) // *Biology Bulletin*. 2015. Vol. 42, № 10. P. 931 – 936.

УДК 579.6:579.26:579.87+57.044

**СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНОЕ СОСТОЯНИЕ
ПОЧВЕННОЙ МИКРОБИОТЫ
ПРИ ХИМИЧЕСКОМ ЗАГРЯЗНЕНИИ СРЕДЫ**

**Т. В. Жуйкова^{1,2}, В. А. Гордеева^{1,2}, В. С. Безель²,
Л. В. Костина³, И. Б. Ившина^{3,4}**

¹ *Нижнетагильский государственный социально-педагогический институт
Российского государственного профессионально-педагогического университета
Россия, 622031, Нижний Тагил, Красногвардейская, 57
E-mail: hbfnt@rambler.ru*

² *Институт экологии растений и животных УрО РАН
Россия, 620144, Екатеринбург, 8-е Марта, 202*

³ *Институт экологии и генетики микроорганизмов УрО РАН
Россия, 614081, Пермь, Голева, 13*

⁴ *Пермский государственный национальный исследовательский университет
Россия, 614990, Пермь, Букирева, 15*

Поступила в редакцию 21.03.15 г.

Структурно-функциональное состояние почвенной микробиоты при химическом загрязнении среды. – Жуйкова Т. В., Гордеева В. А., Безель В. С., Костина Л. В., Ившина И. Б. – Изучено структурно-функциональное разнообразие основных эколого-трофических групп почвенных микроорганизмов в техногенно загрязненных тяжёлыми металлами луговых почвах Среднего Урала. Увеличение общей численности микроорганизмов на техноземах, по сравнению с агрозёмами, связано с более высоким обилием в них железовосстанавливающих, денитрифицирующих, азотфиксирующих, сульфатредуцирующих бактерий; увеличения уровня целлюлозолитической активности, а также их зависимостью от уровня токсической нагрузки на почвы. При загрязнении почв тяжёлыми металлами формируется упрощенная структура микробного сообщества с преобладанием *r*-стратегов, что отражает более ранние этапы сукцессии микробценозов при загрязнении почв.

Ключевые слова: эколого-трофические группы бактерий, коэффициенты сукцессии и олиготрофности, загрязнение среды, тяжёлые металлы.

Structural-functional state of the soil microbiota in chemically polluted environment. – Zhuikova T. V., Gordeeva V.A., Bezel' V. S., Kostina L. V., and Ivshina I. B. – The structural-functional diversity of main ecological trophic groups of soil microorganisms in the meadow soils of the Central Urals, anthropogenically contaminated with heavy metals, was studied. The growth of the total numbers of these microorganisms in technozems, in comparison with those in agrozems, is due to the higher abundance of ferric-reducing, denitrifying, nitrogen-fixing and sulphate-reducing bacteria; the increased cellulolytic activity, and the dependence of these characteristics on the soil toxic load. When soil is contaminated with heavy metals, a reductive structure of the microbial community is formed, with the predominance of *r*-strategists, which reflects earlier stages of microbiocenoses succession under soil contamination.

Key words: ecological trophic groups of bacteria, succession rate, oligotrophic capacity, environmental pollution, heavy metals.

DOI: 10.18500/1684-7318-2016-2-186-198

ВВЕДЕНИЕ

На фоне техногенного загрязнения окружающей среды тяжелыми металлами (ТМ) изменяются консервативные свойства почвы: уровень активной кислотности, обменная ёмкость, структура и химический состав компонентов, а также структура гуминовых и фульвокислот, функциональные группы которых связываются с ионами ТМ (Костина и др., 2009). Это также оказывает влияние на биоразнообразие эколого-трофических групп микроорганизмов, уровень их метаболической активности, их способность адаптироваться к поллютантам (Загуральская, Зябченко, 1994; Ившина и др., 2014; Gadd, 1993; Blum, Eswaran, 2004; Lorenz, Kandeler, 2006). На техногенных субстратах возможно как снижение микробиологической активности микроорганизмов вследствие замедления физиолого-биохимических процессов (Богородская и др., 2012), так и ее усиление в результате гибели чувствительных и развития устойчивых к ТМ бактерий (Семенова и др., 2011).

Цель настоящей работы – изучение численности и оценка структурно-функционального состояния основных эколого-трофических групп почвенной микробиоты при различных уровнях загрязнения среды ТМ. Предполагается, что в условиях длительного (десять лет) загрязнения в почвах формируется устойчивый комплекс микробиоты, способный поддерживать необходимый уровень биогенного обмена, обеспечивая стабильное функционирование травяного фитоценоза (Жуйкова и др., 2015).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Характеристика исследованной территории. Исследования проведены в районе действия Нижнетагильского металлургического комбината (ОАО «ЕВРАЗ НТМК») в г. Нижний Тагил, Свердловской обл. (60° в.д., 58° с.ш.). Предприятие действует с 1938 г. и является крупнейшим источником атмосферного загрязнения. Основные выбросы – тонкодисперсные пылевые частицы, содержащие ионы ТМ (As^{3+} , Cd^{2+} , Cr^{3+} , Cr^{6+} , Cu^{2+} , Hg^{2+} , Ni^{2+} , Pb^{2+} , Zn^{2+}), газы (CO_2 , NO_2 , SO_2), а также фенолы и дигидросульфиды.

Почвенная характеристика участков. Почвенно-растительный покров исследуемой территории сформировался в условиях таёжной географической зоны, подзоны южной тайги. По ландшафтным условиям и почвенным характеристикам ранее выделены две группы почв: агрозёмы и технозёмы (Жуйкова и др., 2015). *Агрозёмы* расположены в агроландшафтах с агродерново-подзолистыми почвами с начальными стадиями дернового процесса (заброшенные пашни) и характеризуются средним плодородием. Обменный комплекс этих почв насыщен основаниями до 57 – 95%, в основном кальцием. Обеспеченность легкогидролизуемым азотом (2.60 – 5.61 мг/100 г) и подвижными фосфатами (3.41 – 49.70 мг/100 г) этих почв низкая и очень низкая. Более полно данные почвы обеспечены подвижными формами калия (11.96 – 418.00 мг/100 г). *Технозёмы* расположены в техногенных ландшафтах, на промышленных отвалах, возраст которых более 45 лет. Это молодые почвы, формируемые по буроземному и литоземному типам, обладающие более высоким плодородием, сильно насыщенные основаниями ($V > 95\%$), высокими и очень высокими показателями обеспеченности обменными формами фосфора

(11.28 – 158.05 мг/100 г) и калия (38.97 – 544.25 мг/100 г). Обеспеченность азотом при слаборазвитой дернине низкая (4.47 – 5.12 мг/100 г), при наличии дернины – высокая (29.13 – 57.90 мг/100 г), что может способствовать более интенсивному развитию почвенной микрофлоры.

Уровень химического загрязнения почвы. Химический состав почвы определен в соответствии с аттестованными методами анализа в аккредитованной лаборатории ИЭРиЖ УрО РАН (Аттестат аккредитации № РОСС RU. 0001.515630). Отбор и анализ почвы на содержание Fe, Ni, Cu, Zn, Cd, Pb выполнен на основании методических указаний РД 52.18.191-89 (Методика выполнения..., 1990) методом пламенной атомно-абсорбционной спектроскопии на спектрометре AAS Vario 6 (Analytik Jena AG, Германия).

В градиенте загрязнения концентрации подвижных форм ТМ (основных загрязнителей) достигают: для меди – 288, свинца – 23, кадмия – 2, цинка – 343 мкг/г почвы. На основании расчетного индекса загрязнения Z (сумма концентраций ТМ, отнесенных к фоновым значениям в относительных единицах) выделены зоны техногенной нагрузки: фоновая ($Z = 1.0$ отн. ед.), буферная (участки с $Z = 3.3, 6.2$ отн. ед.), импактная ($Z = 22.8, 30.0$ отн. ед.). Названия зон соответствуют номенклатуре ЮНЕП (Global..., 1973). Содержание подвижных форм Cd, Cu и Zn в почве на загрязненных территориях многократно превышает фоновые уровни: в буферной зоне – в 10, 8, 13 раз, в импактной – в 78, 10 и 29 раз соответственно.

Микробиологические исследования. Образцы почв (30 на каждом участке) для микробиологического анализа отбирали в мае 2011 и 2012 гг. с соблюдением правил антисептики из верхнего 0 – 10 см слоя почвы. Для более эффективной десорбции микроорганизмов с поверхности почвенных частиц осуществляли предварительную подготовку почвы ультразвуковой обработкой почвенной суспензии (1 : 10, 2 – 5 мин) низкочастотным диспергатором Soniprep 150 (MSE) (Sanyo, Япония). Общую численность микроорганизмов определяли, используя флюорохромный краситель акридин оранжевый (Инструментальные методы..., 1982). Подсчет микроорганизмов проводили на люминесцентном микроскопе Micros MC 400FP (Австрия), просматривая не менее 30 полей зрения для каждого образца. Пересчет численности вели по формуле: $N_{\text{общ}} = ((4 \times a \times n) / P) \times 10^{10}$, где a – число клеток в поле зрения; P – площадь поля зрения, мкм²; n – показатель разведения; 4 – площадь образца (капли), см².

Для определения численности основных эколого-трофических групп микроорганизмов использовали чашечный метод и метод предельных разведений (Методы почвенной..., 1991). Подсчет выполняли по таблице Мак-Креди. Посев почвенных образцов проводили на селективные питательные среды (Зенова и др., 2002): аммонификаторы – в мясоептонный бульон; денитрификаторы и анаэробные азотфиксаторы (*Clostridium* spp.) – среду Гильея; нитрификаторы I и II фазы – среду Виноградского; сульфатовосстанавливающие – среду Постгейта Б; железо- и марганцевосстанавливающие – среду Бромфильда; гетеротрофы – на мясоептонный агар (МПА); углеводородокисляющие (УОБ) – минеральную агаризованную среду К в парах смеси n -алканов (C₁₂-C₁₇); олиготрофы – минеральную агаризованную среду К без источника углерода (Каталог штаммов..., 1994); аэробные цел-

СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНОЕ СОСТОЯНИЕ ПОЧВЕННОЙ МИКРОБИОТЫ

люлозоразрушающие – среду Гетчинсона. Численность свободноживущих аэробных азотфиксаторов рода *Azotobacter* учитывали методом комочков обрастания на среде Эшби. Культивирование микроорганизмов проводили при 28 – 60°C в течение 7 – 21 сут.

Функциональную структуру комплекса почвенных микроорганизмов определяли по соотношению численности разных физиологических групп. Для анализа структуры сообщества вычисляли коэффициент олиготрофности (K_o) – отношение численности микроорганизмов, выросших на голодном агаре (ГА), к численности микроорганизмов, выросших на МПА ($K_o = \text{ГА} / \text{МПА}$); коэффициент сукцессии (K_c) – отношение общего количества бактерий (М), учитываемых люминесцентным методом с использованием флюорохромного красителя акридина оранжевого, к численности бактерий, выросших на МПА (П) ($K_c = \text{М} / \text{П}$) (Семенова и др., 2011; Сорокина и др., 2008). Определения проводили в 3 – 5-кратной повторности.

Статистическую обработку результатов проводили с учётом среднего арифметического (M) и его ошибки (m). Межгодовую изменчивость численности исследованных групп бактерий выражали через коэффициент вариации (C_v). Сопряженность между признаками выражали через коэффициента ранговой корреляции Спирмена (R_s). Различия между выборками и процент объясненной дисперсии оценивали однофакторным дисперсионным анализом. Множественные сравнения проведены S -методом Шеффе. Статистический анализ выполнен с помощью ПСП Stat Soft, Inc., 2012.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Варьирование численности и соотношение эколого-трофических групп микроорганизмов относятся к числу чувствительных параметров, свидетельствующих об изменении состояния окружающей среды (Свирскене, 2003; Полянская и др., 2012; Brooks, 1995; Chen et al., 2001; Zhao et al., 2013). В табл. 1 представлены количественные характеристики групп микроорганизмов, участвующих в циклах превращения азота, углерода, серы, железа, марганца, а также основных агентов деструкции целлюлозы.

Общая численность микроорганизмов. В течение всего периода исследований общая численность бактерий в почвенных микробоценозах агрозёмов не превышала 12.8×10^{10} клеток / г почвы (рис. 1). В технозёмах этот показатель был в 2 раза выше (24.4×10^{10} клеток / г почвы) (S -метод: $F(4; 11) = 3.43 - 5.26$; $p < 0.05 - 0.01$). Обнаружена связь показателя с уровнем загрязнения почвы ТМ ($R_s = 0.49 - 0.81$; $N = 15$; $p < 0.06 - 0.001$), особенно в весенне-летний сезон 2012 г. Более широкое варьирование общей численности микроорганизмов за время исследования было на технозёмах, по сравнению агрозёмами (2.2 и 1.2 – 1.8 раз соответственно).

Численность гетеротрофных и олиготрофных бактерий. Высокая численность гетеротрофных бактерий (5.2×10^9 клеток / г почвы) отмечена в 2011 г. в почве фоновой зоны. С увеличением загрязнения этот показатель снижается в 1000 раз (S -метод: $F(4; 11) = 6.21$; $p < 0.001$). Низкий уровень численности данной группы прослеживался на всех участках в сезон 2012 г. (см. табл. 1; $F(4; 11) = 1.56$; $p > 0.05$).

Таблица 1

Численность (клеток / г почвы) эколого-трофических групп микроорганизмов в почве исследуемых территорий ($M \pm m$)

Эколого-трофические группы	Год наблюдения	Токсическая нагрузка, отн. ед.				
		Агрозёмы			Технозёмы	
		1.00	3.33	6.19	22.78	30.00
Гетеротрофы ($n = 3$)	2011	$(5.2 \pm 1.0) \cdot 10^9$	$(5.1 \pm 3.1) \cdot 10^6$	$(6.4 \pm 0.9) \cdot 10^6$	$(8.9 \pm 0.6) \cdot 10^6$	$(9.4 \pm 0.2) \cdot 10^6$
	2012	$(5.2 \pm 1.9) \cdot 10^6$	$(2.5 \pm 1.0) \cdot 10^6$	$(2.8 \pm 1.3) \cdot 10^6$	$(5.0 \pm 1.8) \cdot 10^6$	$(1.8 \pm 0.7) \cdot 10^7$
Олиготрофы ($n = 3$)	2011	$(3.7 \pm 0.9) \cdot 10^6$	$(2.1 \pm 1.3) \cdot 10^6$	$(1.1 \pm 0.3) \cdot 10^7$	$(9.5 \pm 0.3) \cdot 10^6$	$(10.4 \pm 0.3) \cdot 10^6$
	2012	$(5.9 \pm 1.9) \cdot 10^8$	$(2.1 \pm 0.6) \cdot 10^8$	$(1.7 \pm 0.1) \cdot 10^8$	$(3.4 \pm 1.5) \cdot 10^8$	$(5.1 \pm 0.5) \cdot 10^8$
УОБ ($n = 3$)	2011	$(3.2 \pm 0.5) \cdot 10^9$	$(9.3 \pm 3.5) \cdot 10^8$	$(8.0 \pm 0.6) \cdot 10^7$	$(1.3 \pm 0.4) \cdot 10^9$	$(7.7 \pm 4.2) \cdot 10^8$
	2012	$(0.9 \pm 0.06) \cdot 10^7$	$(0.1 \pm 0.05) \cdot 10^9$	$(1.3 \pm 0.0) \cdot 10^9$	$(5.0 \pm 1.9) \cdot 10^8$	$(9.4 \pm 3.8) \cdot 10^8$
Азотфиксаторы, % ($n = 9$)	2011	0.0±0.0	2.3±0.7	0.0±0.0	72.7±11.1	66.8±12.6
	2012	23.6±11.3	0.7±0.3	9.8±3.2	97.8±1.1	100.0±0.0
Аммонификаторы ($n = 9$)	2011	$(1.8 \pm 0.4) \cdot 10^{10}$	$(2.7 \pm 0.6) \cdot 10^9$	$(1.0 \pm 0.8) \cdot 10^{10}$	$(2.5 \pm 0.0) \cdot 10^9$	$(2.5 \pm 0.0) \cdot 10^9$
	2012	$(1.0 \pm 0.05) \cdot 10^8$	$(0.2 \pm 0.1) \cdot 10^8$	$(9.0 \pm 3.8) \cdot 10^7$	$(0.2 \pm 0.04) \cdot 10^9$	$(0.2 \pm 0.08) \cdot 10^9$
Денитрификаторы ($n = 9$)	2011	$(9.9 \pm 7.6) \cdot 10^3$	$(1.9 \pm 0.7) \cdot 10^6$	$(8.7 \pm 2.2) \cdot 10^5$	$(9.3 \pm 4.8) \cdot 10^6$	$(1.8 \pm 0.7) \cdot 10^7$
	2012	$(0.2 \pm 0.02) \cdot 10^3$	$(0.9 \pm 0.2) \cdot 10^5$	$(0.2 \pm 0.07) \cdot 10^4$	$(4.4 \pm 0.7) \cdot 10^7$	$(2.3 \pm 0.4) \cdot 10^7$
Нитрификаторы I фазы ($n = 3$)	2011	$2.5 \cdot 10^7$	$6.5 \cdot 10^4$	$4.0 \cdot 10^4$	$2.5 \cdot 10^6$	$2.5 \cdot 10^7$
	2012	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Нитрификаторы II фазы ($n = 3$)	2011	$2.5 \cdot 10^7$	$9.5 \cdot 10^6$	$2.5 \cdot 10^6$	$2.5 \cdot 10^7$	$2.5 \cdot 10^7$
	2012	$(8.0 \pm 6.0) \cdot 10^5$	$(3.7 \pm 0.7) \cdot 10^6$	$(2.0 \pm 0.3) \cdot 10^5$	$(2.0 \pm 0.5) \cdot 10^8$	$(2.0 \pm 0.5) \cdot 10^8$
Сульфатредукторы ($n = 9$)	2011	0.0	$(1.1 \pm 0.7) \cdot 10^2$	$(0.3 \pm 0.01) \cdot 10^3$	$(7.3 \pm 0.4) \cdot 10^3$	$(2.5 \pm 0.0) \cdot 10^2$
	2012	0.0	2.5 ± 0.0	1.8 ± 0.7	2.5 ± 0.0	2.5 ± 0.0
Железосостанавливающие бактерии ($n = 3$)	2011	$(2.5 \pm 0.0) \cdot 10^6$	$(2.5 \pm 0.0) \cdot 10^7$	$(2.5 \pm 0.0) \cdot 10^7$	$(9.5 \pm 0.0) \cdot 10^6$	$(9.5 \pm 0.0) \cdot 10^6$
	2012	$(4.7 \pm 4.1) \cdot 10^6$	$(0.9 \pm 0.4) \cdot 10^6$	$(0.1 \pm 0.06) \cdot 10^7$	$(1.0 \pm 0.1) \cdot 10^7$	$(4.7 \pm 4.1) \cdot 10^6$
Марганецвосстанавливающие бактерии ($n = 3$)	2011	$(2.5 \pm 0.0) \cdot 10^7$	$(2.5 \pm 0.0) \cdot 10^7$	$(2.5 \pm 0.0) \cdot 10^7$	$(2.5 \pm 0.0) \cdot 10^7$	$(2.5 \pm 0.0) \cdot 10^7$
	2012	$(3.1 \pm 1.4) \cdot 10^7$	$(1.3 \pm 0.2) \cdot 10^7$	$(1.3 \pm 0.6) \cdot 10^7$	$(11.0 \pm 0.0) \cdot 10^7$	$(4.5 \pm 0.0) \cdot 10^7$
Целлюлозоразрушающие аэробные бактерии ($n = 9$)	2011	$(1.8 \pm 0.4) \cdot 10^4$	$(1.9 \pm 0.6) \cdot 10^4$	$(2.6 \pm 0.8) \cdot 10^4$	$(3.7 \pm 0.7) \cdot 10^4$	$(5.1 \pm 1.0) \cdot 10^4$
	2012	$(1.9 \pm 0.4) \cdot 10^4$	$(1.9 \pm 0.6) \cdot 10^4$	$(5.0 \pm 0.6) \cdot 10^4$	$(3.7 \pm 0.3) \cdot 10^4$	$(4.4 \pm 1.1) \cdot 10^4$
Целлюлозоразрушающие анаэробные мезофилы ($n = 9$)	2011	—	—	—	—	—
	2012	$(5.5 \pm 2.1) \cdot 10^2$	$(9.5 \pm 0.0) \cdot 10^2$	$(9.0 \pm 3.0) \cdot 10^4$	$(3.8 \pm 0.6) \cdot 10^5$	$(4.0 \pm 1.0) \cdot 10^4$
Целлюлозоразрушающие анаэробные термофилы ($n = 9$)	2011	—	—	—	—	—
	2012	$(2.8 \pm 1.3) \cdot 10^3$	$(3.2 \pm 0.7) \cdot 10^3$	$(3.4 \pm 1.0) \cdot 10^4$	$(9.5 \pm 0.0) \cdot 10^3$	$(6.4 \pm 3.0) \cdot 10^3$
Микроскопические грибы ($n = 3$)	2011	—	—	—	—	—
	2012	$(2.4 \pm 1.1) \cdot 10^6$	$(4.1 \pm 0.2) \cdot 10^6$	$(7.3 \pm 3.0) \cdot 10^4$	$(8.5 \pm 4.5) \cdot 10^3$	$(2.4 \pm 0.6) \cdot 10^5$

Примечание. n – число повторностей; M – среднее арифметическое; m – ошибка среднего арифметического; прочерк – нет данных.

Численность олиготрофных бактерий возрастает в градиенте загрязнения почвы и статистически значимо различается на агрозёмах и технозёмах в 2011 г. (S -метод: $(F(4; 11) = 5.74; p < 0.001)$). В пробах 2012 г. этот показатель возрос в 50 раз независимо от уровня токсической нагрузки ($R_s = 0.1; N = 15; p > 0.05$).

Численность углеводородокисляющих бактерий (УОБ). В 2011 г. химическое загрязнение и группа почв не оказывали существенного влияния на численность УОБ ($F(4; 11) = 0.99; p > 0.05$). В 2012 г. в пробах с фоновым участком регистрировали низкую численность УОБ по сравнению с остальными территориями ($F(4; 11) = 5.04; p < 0.001$).

Численность бактерий цикла азота. Во время исследования не выявлено зависимости численности аммонифицирующих бактерий от уровня загрязнения почв ТМ (2011 и 2012 гг.: $R_s = -0.25$ и 0.49 соответственно; $N = 15; p > 0.05$) в отличие от денитрифицирующих бактерий, численность которых была минимальна на фоновом участке и положительно коррелировала с уровнем токсической нагрузки неза-

СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНОЕ СОСТОЯНИЕ ПОЧВЕННОЙ МИКРОБИОТЫ

висимо от года наблюдения (2011 и 2012 гг: $R_s = 0.70 - 0.85$; $N = 15$; $p < 0.05 - 0.001$).

Обилие нитрифицирующих бактерий I фазы снижалось в градиенте загрязнения на агрозёмах и повышалось на технозёмах в 2011 г. Эта эколого-трофическая группа в 2012 г. в почвах не обнаружена. Нитрификаторы II фазы в 2012 г. имели практически постоянную численность на всех участках (2.5×10^7 клеток / г почвы) с незначительным снижением в буферной зоне (см. табл. 1) ($R_s = 0.22$; $N = 15$; $p = 0.72$). В 2012 г. наблюдалась резкое снижение численности этой группы бактерий на агрозёмах до $10^5 - 10^6$ клеток / г почвы, на технозёмах происходило увеличение этих микроорганизмов до 10^8 клеток / г почвы. Зависимость численности данной группы от загрязнения почв статистически значима ($R_s = 0.74$; $N = 15$; $p < 0.001$).

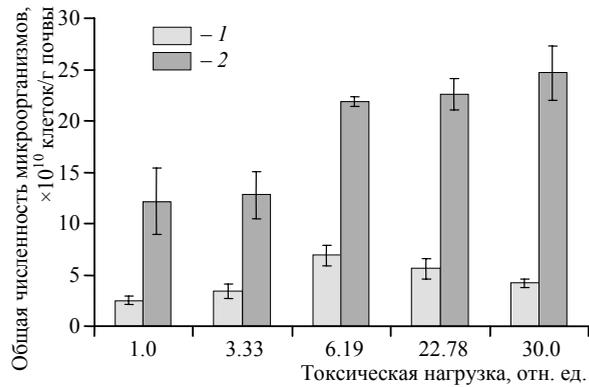


Рис. 1. Общая численность микроорганизмов в условиях химического загрязнения (1 – 2011 г., 2 – 2012 г.)

Численность азотфиксирующих бактерий в почвах фоновой и буферной зон на протяжении всего периода исследований оставалась низкой (1 – 24% комочков обрастания). В почвах импактной зоны данный показатель возрастал до 67 – 100% (*S*-метод: 2011 г.: $F(4; 75) = 10.76$; 2012 г.: $F(4; 45) = 62.15$; $p < 0.01$) (рис. 2). Тесная корреляционная связь доли бактерий рода *Azotobacter* с уровнем загрязнения выявлена как в 2011 г., так и в 2012 г. ($R_s = 0.61 - 0.79$; $p < 0.001$). Установлены значимые различия в численности азотфиксирующих бактерий на агрозёмах и технозёмах (*S*-метод: 2011 г.: $F(4; 75) = 6.76$; 2012 г.: $F(4; 45) = 12.14$; $p < 0.01$), что свидетельствует об устойчивости азотфиксаторов к ТМ.

Численность бактерий, участвующих в круговоротах серы, железа и марганца. Сульфатвосстанавливающие бактерии не были обнаружены в образцах почв фоновой зоны на протяжении периода исследования. На загрязнен-

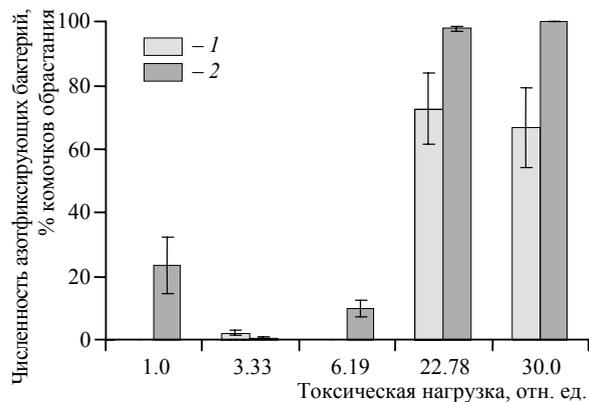


Рис. 2. Численность азотфиксирующих бактерий в градиенте химического загрязнения (1 – 2011 г., 2 – 2012 г.)

ных территориях показатель был низкий по сравнению с другими эколого-трофическими группами бактерий (см. табл. 1). Положительная корреляция между численностью этих бактерий и уровнем загрязнения почвы ($R_s = 0.68 - 0.74$; $N = 15$; $p < 0.001$) сохраняется в течение периода наблюдений. Аналогичная реакция на уровень загрязнения почвы отмечена и для железоредуцирующих бактерий в 2012 г. ($R_s = 0.59$; $N = 15$; $p < 0.001$). Наиболее устойчивы к ТМ и агрохимическому составу почвенного субстрата марганцевосстанавливающие бактерии (см. табл. 1), численность которых незначительно увеличивалась в импактной зоне в 2012 г. по сравнению с остальными участками (S -метод: $F(4; 11) = 9.6$; $p < 0.01$).

Целлюлозолитические бактерии. Многими авторами отмечено торможение скорости процесса деструкции органического вещества при загрязнении почвы ТМ

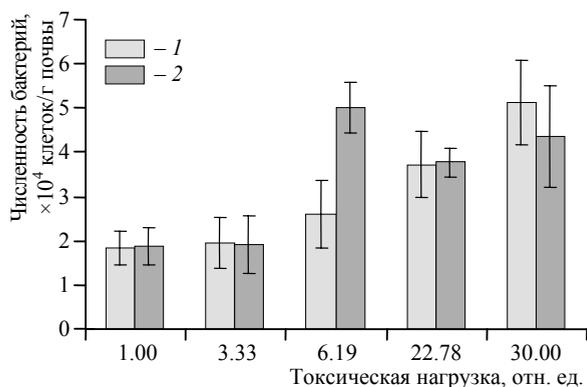


Рис. 3. Численность аэробных целлюлозоразрушающих микроорганизмов на исследуемых участках (1 – 2011 г., 2 – 2012 г.)

и соединениями серы (Воробейчик, 2007; Giller et al., 1998 и др.), что обусловлено снижением численности бактерий данной группы и подавлением их активности (Евдокимова и др., 2013). Установлена прямая зависимость аэробных и анаэробных целлюлозолитиков от уровня загрязнения почв ТМ (аэробы: $R_s = 0.65 - 0.74$; анаэробы: мезофиллы – $R_s = 0.79$; термофилы – $R_s = 0.60$; $N = 15$; $p < 0.05 - 0.001$) (см. табл. 1, рис. 3).

На образование биологически активных веществ в почвах также влияют сапротрофные *микроскопические грибы* (Методы..., 1991), численность которых в агрозёмах в 10 – 1000 раз выше по сравнению с технозёмами (S -метод: $F(4; 11) = 5.68$; $p < 0.01$). Зависимость показателя от уровня загрязнения почв обратно пропорциональна: $R_s = -0.25$; $N = 15$; $p < 0.001$.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Многие авторы подчеркивают высокую лабильность и зависимость обилия различных групп бактерий (аммонифицирующих, азотфиксирующих, нитрифицирующих, олиготрофных, целлюлозоразрушающих) и микроскопических грибов от внешних факторов, в том числе от присутствия ТМ (Загуральская, Зябченко, 1994; Артамонова, 2002; Полянская, 2012; Степанов и др., 2012; Gadd, 1993; Brooks, 1995). С одной стороны, при действии Pb, Cu, Ni отмечено снижение численности и активности нитрифицирующих бактерий (Семенова и др., 2011; Евдокимова и др., 2013; Brooks, 1995). С другой, подчеркивается устойчивость аммонификаторов, денитрификаторов и нитрификаторов к загрязнению почвы ТМ (Умаров,

СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНОЕ СОСТОЯНИЕ ПОЧВЕННОЙ МИКРОБИОТЫ

Азиева, 1980; Звягинцев и др., 1997). Причиной этого может быть использование бактериями в качестве питания энергетического материала погибших микроорганизмов высокочувствительных к токсикантам.

Устойчивые к ТМ бактерии оказываются наиболее толерантными и к другим неблагоприятным условиям среды. Результаты проведенного исследования показывают, что обилие аммонификаторов, денитрификаторов, олиго- и гетеротрофных бактерий в разные годы в почве максимально загрязненного участка ниже, чем на фоновой территории ($C_v = 41 - 107\%$ и $118 - 196\%$ соответственно).

Микробиологическая активность почвы может в большей степени коррелировать с ее физико-химическими свойствами, чем с уровнем ТМ (Звягинцев и др., 1997). Наши данные получены для агрозёмов и технозёмов, подверженных различным уровням загрязнения ТМ. При этом численность бактерий отдельных эколого-трофических групп (гетеротрофов, олиготрофов и нитрификаторов) значительно отличается в разные годы. Одной из причин этого может быть их реакция на погодные условия.

Среди погодно-климатических факторов, потенциально влияющих на развитие почвенной микробиоты, рассмотрены сумма осадков, эффективных температур и среднемесячная температура воздуха (табл. 2). Весенние месяцы 2012 г. были более теплыми: среднемесячная температура воздуха в апреле была на 3.0°C выше, сумма эффективных температур – в 10 раз больше, чем в 2011 г. Сумма осадков за зимний период с учетом осадков в апреле и в первой половине мая в 2012 г. – в 5 раз больше, чем в 2011 г.

Таблица 2

Характеристика погодно-климатических условий в районе исследования

Показатели	Месяц (даты)	Год наблюдения	
		2011	2012
Средняя температура воздуха, $^{\circ}\text{C}$	Апрель (1.04–30.04)	3.9	7.0
	Май (1.05–15.05)	8.0	8.7
Сумма эффективных температур ($> 10^{\circ}\text{C}$), $^{\circ}\text{C}$	Апрель (1.04–30.04)	12.4	116.0
	Май (1.05–15.05)	64.5	90.0
Сумма осадков, мм	Зимний период (1.11–30.04)	154.1	152.8
	Апрель (1.04–30.04)	15.8	78.7
	Май (1.05–15.05)	6.3	19.7
Сумма осадков за период с температурой $> 10^{\circ}\text{C}$, мм	Апрель (1.04–30.04)	0	0
	Май (1.05–15.05)	0	15.5

Межгодовое варьирование общей численности организмов в почвенных микробеценозах в большей степени выражено в импактной зоне по сравнению с фоновой и слабо загрязненным участком буферной зоны (2.2 и 1.2 – 1.8 раза соответственно). Сочетанное действие неблагоприятных погодных условий и химического загрязнения приводит к снижению общей численности почвенных микроорганизмов, особенно в импактной зоне.

С другой стороны, на фоновой территории более чувствительными к межгодовому колебанию погодных условий оказались олиготрофы, гетеротрофы и УОБ,

чем эти же группы в условиях загрязнения. В более влажный и теплый год численность гетеротрофов в фоновой зоне резко снижается до уровня максимально загрязненного участка. В импактной зоне исследуемый показатель даже повышается. Следовательно, для гетеротрофов наиболее благоприятной оказывается незначительно увлажненная почва.

Подобная реакция на погодные условия и химическое загрязнение почвы выявлена для УОБ, численность которых в 2012 г. в почве фонового участка значимо отличается от таковой на всех остальных участках. Противоположную реакцию на погодные условия и химическое загрязнение демонстрируют олиготрофные бактерии, обильные на всех участках в теплый и влажный весенний период. В неблагоприятный по погодным условиям год численность данной группы снижалась. Вероятно, на фоновом участке данная группа микроорганизмов более чувствительна к колебанию погоды: теплые и влажные условия способствуют развитию олиготрофов, но оказываются неблагоприятными для развития гетеротрофов и УОБ.

Для аммонификаторов и денитрификаторов более благоприятными оказались пониженные влагообеспеченность почвы и температура воздуха. Наиболее чувствительны к этому бактерии фоновой и буферной зон.

Низкая вариабельность численности аммонификаторов, денитрификаторов, олиго- и гетеротрофных бактерий характерна для максимально загрязненных территорий. Высокие дозы ТМ нивелируют действие погодных факторов, что согласуется с исследованиями М. М. Умарова и Е. Е. Азиевой (1980). Толерантность к металлам, возможно, сопровождается формированием устойчивости к неблагоприятным погодным условиям. Повышенная влажность почвы в нашем случае привела к увеличению численности азотфиксирующих бактерий, особенно на загрязненных участках. Имеет место различная реакция на ТМ почвенной нитрификации, зависящей от погоды.

Таким образом, погодно-климатические условия весеннего сезона 2012 г. оказались более благоприятными для азотфиксирующих, нитрифицирующих, марганец- и железовосстанавливающих бактерий. Высокая влагообеспеченность почвы и большое количество теплых дней в апреле способствовали увеличению численности азотфиксирующих бактерий на всех участках, а железовосстанавливающих, марганцевосстанавливающих и нитрифицирующих – только на максимально загрязненных. В фоновой и буферной зонах наблюдалось даже снижение численности последних.

Подобная многофакторность условий (химическое загрязнение, агрохимические показатели почв, погодно-климатические условия) неизбежно усложняет комплексную оценку ответных реакций микробценоза на техногенное воздействие. Можно говорить лишь о более высоком общем обилии микроорганизмов на техноземах по сравнению с агроземами за счет увеличения численности железовосстанавливающих, денитрифицирующих, азотфиксирующих, сульфатредцирующих бактерий и повышенной целлюлозолитической активности, а также о зависимости этих показателей от уровня токсической нагрузки. Отмечено также подавление активности сапротрофных грибов.

В качестве интегральных показателей функциональной структуры сообщества микроорганизмов можно рассмотреть коэффициенты олиготрофности и сукцессии

СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНОЕ СОСТОЯНИЕ ПОЧВЕННОЙ МИКРОБИОТЫ

(Семенова и др., 2011; Сорокина и др., 2008; табл. 3). Различие этих коэффициентов в разные годы наблюдений (K_o : $F(1; 29) = 34.40$; K_c : $F(1; 29) = 66.76$; $p < 0.001$) свидетельствует о том, что наряду с активно функционирующими группами микроорганизмов в почвах содержится значительное количество бактерий, так называемого «микробного пула», способного увеличивать активность и число поколений при наступлении благоприятных для их жизнедеятельности условий. При высоких активных температурах и достаточной степени увлажнения (оптимальные погодные условия для большинства микроорганизмов) была возможна не только активизация гетеротрофов и олиготрофов, но и увеличение числа поколений бактерий. Это привело к повышению коэффициентов олиготрофности и сукцессии в более благоприятный по погоде 2012 г., особенно в фоновой зоне. Таким образом, «микробный пул» обеспечивает поддержание гомеостатического состояния почвы, т.е. постоянство характерных для нее химических и биологических параметров.

Таблица 3

Коэффициенты (K_o) и (K_c) в почвах загрязненных ТМ

Показатель	Год наблюдения	Токсическая нагрузка, отн. ед.				
		Агрозёмы		Технозёмы		
		1.0	3.3	6.2	22.8	30.0
Коэффициент олиготрофности ($K_o \times 10^6$)	2011	0.001	0.41	1.72	1.07	1.11
	2012	114.8	82.0	59.4	68.7	28.3
Коэффициент сукцессии ($K_c \times 10^9$)	2011	4.8	6800.0	10781.3	6404.5	4468.1
	2012	23269.2	51200.0	78214.3	45200.0	13555.6

Если принять, что коэффициент олиготрофности отражает меру развития трофической структуры микробного сообщества, то химическое загрязнение приводит к упрощению структуры микробоценозов, наиболее выраженному на технозёмах (см. табл. 3). Если же данная реакция неспецифична и проявляется в ответ на влияние любых пессимальных факторов, то низкие значения K_o в 2011 г. подтверждают менее благоприятные в этом году погодные условия для развития микробных сообществ.

Различие почв проявляется и в значениях коэффициента сукцессии, который с ростом химического загрязнения на агрозёмах повышается, а на технозёмах снижается. Высокие значения K_c на буферных участках, вероятно, отражают более поздние стадии развития микробоценозов с преобладанием микроорганизмов с K -стратегией. Низкое значение K_c на максимально загрязненном участке свидетельствует о возрастающей роли быстро растущих видов с r -стратегией, а следовательно, о более ранних этапах сукцессии микробоценоза. Это согласуется с полученными нами ранее данными о сукцессионных стадиях развития травяных фитоценозов на этих территориях (Жуйкова и др., 2015). Рудеральные сообщества импактной зоны ($Z = 22.8 - 30.0$ отн. ед.) с преобладанием многолетних злаков характеризуются низким уровнем проективного покрытия и видовой насыщенности, что отражает раннюю стадию их сукцессионного развития (предшествующая лугам стадия восстановительной сукцессии) и влияние химического загрязнения.

Однофакторный дисперсионный анализ результатов, полученных в разные годы наблюдения, позволил оценить вклад в общую дисперсию двух важнейших в нашем случае факторов: «токсической нагрузки» и «группы почв» (табл. 4). Показано высокозначимое влияние токсической нагрузки на K_0 и K_c , максимальное для коэффициента сукцессии. Влияние почвенного субстрата менее значимо для обоих показателей.

Таблица 4

Оценка влияния группы почвы и химического загрязнения на K_0 и K_c

Период исследования	Фактор	F	df	p	Доля объясненной дисперсии, %
Коэффициент олиготрофности (K_0)					
2011 г.	1	13.11	1; 14	0.003	52.2
	2	4.36	4; 14	0.03	63.5
2012 г.	1	11.90	1; 14	0.004	42.8
	2	7.01	4; 14	0.006	73.7
Коэффициент сукцессии (K_c)					
2011 г.	1	4.37	1; 14	0.057	25.1
	2	24.78	4; 14	0.0001	90.8
2012 г.	1	0.40	1; 14	0.54	3.0
	2	47.50	4; 14	0.0001	95.0

Примечание. 1 – группа почв, 2 – токсическая нагрузка.

Таким образом, высокие уровни химического загрязнения и неблагоприятные погодно-климатические факторы способствуют формированию микробных сообществ, в которых снижена доля видов с K -стратегией и увеличена доля r -стратегов. Это свидетельствует о неспецифичности реакции микробного сообщества на стрессовые факторы.

ВЫВОДЫ

1. Влияние загрязнения почвы ТМ на структуру микробного сообщества выражается в изменении численности и соотношения эколого-трофических групп микроорганизмов. На фоновом участке высокая общая численность достигается за счет олиготрофных и азотфиксирующих бактерий, на максимально загрязненном – за счёт гетеротрофных, олиготрофных, азотфиксирующих, нитрифицирующих, железовосстанавливающих микроорганизмов.

2. При наиболее высоком общем обилии микроорганизмов в технозёмах в градиенте загрязнения формируется упрощенная структура микробного сообщества с преобладанием r -стратегов, что свидетельствует о ранних этапах сукцессии микробоценозов.

3. На коэффициенты олиготрофности и сукцессии микробных сообществ в большей степени влияет уровень загрязнения почвы ТМ, чем группа почв.

4. Более устойчивы к колебаниям погодных условий марганцевосстанавливающие, денитрифицирующие, целлюлозоразрушающие аэробные бактерии. Вы-

СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНОЕ СОСТОЯНИЕ ПОЧВЕННОЙ МИКРОБИОТЫ

сокая влажность почвы способствует повышению численности олиготрофов, азотфиксирующих, нитрифицирующих и железовосстанавливающих бактерий на максимально загрязненной территории и снижению гетеротрофов, аммонификаторов, нитрификаторов, углеводородокисляющих и железовосстанавливающих бактерий в почвах фоновой и в некоторых случаях буферной зон.

Таким образом, высокая способность к саморегуляции в сочетании с избыточной биомассой почвенных микроорганизмов и разнообразием их эколого-трофических групп способствует стабильному функционированию травяных фитоценозов в градиенте загрязнения почв ТМ. Результаты исследований, проведенных в условиях южно-таёжной зоны Урала, характеризуют состояние почвенных микробценозов конкретных травяных сообществ, сформировавшихся на конкретных группах почв и подвергающихся конкретному по составу и интенсивности химическому загрязнению ТМ. Это требует осторожного подхода к прямой экстраполяции полученных данных на иные экотоксикологические ситуации.

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Артамонова В. С. Микробиологические особенности антропогенного преобразования почв Западной Сибири. Новосибирск : Изд-во СО РАН. 2002. 225 с.

Богородская А. В., Пономарева Т. В., Шапченко О. А., Шишкин А. С. Оценка состава микробных комплексов лесотундровой зоны в условиях аэротехногенного загрязнения // Почвоведение. 2012. № 5. С. 582 – 593.

Воробейчик Е. Л. Сезонная динамика пространственного распределения целлюлозолитической активности почвенной микрофлоры в условиях атмосферного загрязнения // Экология. 2007. № 6. С. 427 – 437.

Евдокимова Г. А., Корнейкова М. В., Мозгова Н. П. Изменения свойств почв и почвенной биоты в зоне воздействия аэротехногенных выбросов Кандалакшского алюминиевого завода // Почвоведение. 2013. № 10. С. 1274 – 1280.

Жуйкова Т. В., Мелинг Э. В., Кайгородова С. Ю., Безель В. С., Гордеева В. А. Особенности почв и травянистых растительных сообществ в условиях техногенеза на Среднем Урале // Экология. 2015. № 3. С. 163 – 172.

Загуральская Л. М., Зябченко С. С. Воздействие промышленных загрязнений на микробиологические процессы в почвах бореальных лесов района Костомукши // Почвоведение. 1994. № 5. С. 105 – 101.

Зенова Г. М., Степанов А. Л., Лихачева А. А., Манучарова Н. А. Практикум по биологии почв : учеб. пособие. М. : Изд-во МГУ, 2002. 120 с.

Звягинцев Д. Г., Кураков А. В., Умаров М. М., Филипп З. Микробиологические и биохимические показатели загрязнения свинцом дерново-подзолистой почвы // Биология почв. 1997. № 9. С. 1124 – 1131.

Ившина И. Б., Костина Л. В., Каменских Т. Н., Жуйкова В. А., Жуйкова Т. В., Безель В. С. Почвенный микробиоценоз как показатель стабильности луговых сообществ при химическом загрязнении среды тяжелыми металлами // Экология. 2014. № 2. С. 83 – 90.

Инструментальные методы в почвенной микробиологии / под общ. ред. Е. А. Андreyuk. Киев : Наук. думка, 1982. 176 с.

Каталог штаммов Региональной профилированной коллекции алканотрофных микроорганизмов / под ред. И. Б. Ившиной. М. : Наука, 1994. 163 с.

Костина Л. В., Куюкина М. С., Ившина И. Б. Методы очистки загрязненных тяжелыми металлами почв с использованием (био)сурфактантов (Обзор) // Вестн. Пермского гос. ун-та. Сер. Биология. 2009. Вып. 10, № 36. С. 95 – 110.

Методика выполнения измерений массовой доли кислоторастворимых форм металлов (меди, свинца, цинка, никеля, кадмия) в пробах почвы атомно-абсорбционным анализом РД 52.18.191-89 [Электронный ресурс] / Государственный комитет СССР по гидрометеорологии. М., 1990. URL: <http://www.gosthelp.ru/text/> (дата обращения: 12.02.2015).

Методы почвенной микробиологии и биохимии / под ред. Д. Г. Звягинцева. М. : Изд-во МГУ, 1991. 304 с.

Полянская Л. М., Суханова Н. И., Чакмазян К. В., Звягинцев Д. Г. Особенности изменения структуры микробной биомассы почв в условиях залежи // Почвоведение. 2012. № 7. С. 792 – 798.

Свирскене А. Микробиологические и биохимические показатели при оценке антропогенного воздействия на почвы // Почвоведение. 2003. № 2. С. 202 – 210.

Семенова И. Н., Ильбулова Г. Р., Суюндуков Я. Т. Изучение эколого-трофических групп почвенных микроорганизмов в зоне влияния горнорудного производства // Фундаментальные исследования. 2011. № 11. С. 410 – 414.

Сорокина О. А., Павлова Л. М., Киселев В. И. Влияние подвижных форм тяжелых металлов на микробиологическую активность почвогрунтов россыпной золотодобычи (на примере долины реки Джалинды, Приамурье) // Сиб. экол. журн. 2008. № 3. С. 473 – 484.

Степанов А. Л., Цветкова О. Б., Паников С. Н. Изменение структуры микробного сообщества под влиянием нефтяного и радиоактивного загрязнения // Почвоведение. 2012. № 12. С. 1320 – 1324.

Умаров М. М., Азиева Е. Е. Некоторые биохимические показатели загрязнения почв тяжелыми металлами // Тяжелые металлы в окружающей среде. М. : Изд-во МГУ, 1980. С. 109 – 115.

Blum W. E. H., Eswaran H. Soils for sustaining global food production // J. Food Science. 2004. Vol. 69, № 2. P. 37 – 42.

Brooks P. C. The use of microbial parameters in monitoring soil pollution by heavy metals // Biology and Fertility of Soils. 1995. Vol. 19, iss. 4. P. 269 – 279.

Chen G., Lu W., Wang S., Wu Y., Wan G. A comparative study on the microbiological characteristics of soils under different land use conditions from karst areas of southwest China // Chinese J. Geochemistry. 2001. Vol. 20, iss. 1. P. 52 – 58.

Gadd G. M. Interaction of fungi with toxic metals // New Phytologist. 1993. Vol. 124, iss. 1. P. 25 – 60.

Giller K. E., Witter E., Mcgrath S. P. Toxicity of heavy metals to microorganisms and microbial processes in agricultural soils : A review // Soil Biology and Biochemistry. 1998. Vol. 30, iss. 10–11. P. 1389 – 1414.

Global Environmental Monitoring System (GEMS) : Action Plan for Phase I. SCOPE Rep. 3, Toronto, 1973. 132 p.

Lorenz K., Kandeler E. Microbial biomass and activities in urban soils in two consecutive years // J. Plant Nutrition and Soil Science. 2006. Vol. 169, iss. 6. P. 799 – 808.

Zhao D., Li F., Yang Q., Wang R., Song Y., Tao Y. The influence of different types of urban land use on soil microbial biomass and functional diversity in Beijing, China // Soil Use and Management. 2013. Vol. 29, № 2. P. 230 – 239.

УДК 598.241.2:591.5

**КРИТИЧЕСКИ ЗНАЧИМЫЕ ТЕРРИТОРИИ ДЛЯ СЕРОГО ЖУРАВЛЯ
(GRUS GRUS LINNAEUS, 1758) (GRUIDAE, AVES)**

Е. И. Ильяшенко

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

Поступила в редакцию 21.03.15 г.

Критически значимые территории для серого журавля (*Grus grus* Linnaeus, 1758) (Gruidae, Aves). – Ильяшенко Е. И. – На примере западного подвида серого журавля (*Grus grus grus* Linnaeus, 1758) рассмотрена возможность применения широкого подхода территориальной охраны объектов живой природы. Он заключается в выделении критически значимых территорий (КЗТ) на разных уровнях (от глобального до местного) не только для редких видов, но и для гнездовых группировок, субпопуляций, популяций, подвидов, сообществ широко распространённых и многочисленных видов. Так как образ жизни, поведение, используемые места обитания и кормовой рацион журавлей в гнездовой и внегнездовой периоды отличаются, то принципы выделения КЗТ на гнездовых и внегнездовых местобитаниях также различны.

Ключевые слова: серый журавль, критически значимые территории, охрана, управление.

Critically important areas for the common crane (*Grus grus* Linnaeus, 1758) (Gruidae, Aves). – Ilyashenko E. I. – The possibility of using a wider scale approach of the territorial conservation of rare objects of the wild nature is considered for the western subspecies of the Common Crane (*Grus grus* Linnaeus, 1758). This approach is in identification of critically important areas (CIA) at different (from global to local) levels not only for rare species but also for breeding groups, sub-populations, populations, subspecies, and communities of widespread and numerous species. As the way of life, behavior, habitats used and food composition of cranes are different in the breeding and non-breeding seasons, the principles of CIA identification on their breeding and non-breeding sites also vary.

Key words: Common Crane, critical important areas, conservation, management.

DOI: 10.18500/1684-7318-2016-2-199-208

ВВЕДЕНИЕ

Неравномерность использования биологическим объектом области распространения определяет существование в её пределах наиболее важных «узловых» участков, создающих каркас ареала (Исаков и др., 1980). Подход к сохранению объектов животного и растительного мира с концентрацией внимания на таких относительно небольших, но значимых местах обитания, особенно актуален в последние десятилетия.

В конце 1980-х гг. Birdlife International инициировал программу по выделению наиболее важных территорий для птиц – Important Bird Areas (IBA). В отечественной литературе и практике они известны как Ключевые орнитологические территории России (КОТР) (Ключевые орнитологические территории..., 2000). В начале

2000-х гг. на основе успешного опыта IBA Plantlife International принял решение о создании сети значимых ботанических территорий – Important Plant Areas (IPA) (Anderson, 2002). Международный союз охраны природы (МСОП) предложил выделять ключевые территории с целью сохранения биоразнообразия – Key Biodiversity Areas (КВА) на генетическом, видовом и экосистемном уровнях (IUCN, 2015). Концепции IBA, IPA и КВА направлены главным образом на сохранение редких и уязвимых видов и угрожаемых местообитаний с четко разработанными критериями их выделения в соответствии с биологическими особенностями и конкретными исследовательскими и природоохранными задачами.

Лабораторией сохранения биоразнообразия и использования биоресурсов Института проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН предложен более широкий подход территориального сохранения объектов дикой природы. Он заключается в выделении «критически значимых территорий» (КЗТ), важных для выживания или восстановления соответствующего объекта не только редких, но и многочисленных и широко распространенных видов (Ильяшенко и др., 2016). Под объектом мы понимаем надорганизменные группы любого масштаба: семья, гнездовая группировка, субпопуляция, популяция, подвид, узкоареальный вид. Суть данной концепции в том, что природоохранные действия, специальные исследования и иные мероприятия нацелены на КЗТ, имеющих критическое значение для стабильного существования и сохранения объекта на разных уровнях – от глобального до местного.

Отличие КЗТ, например, для птиц, от КОТР заключается также и в том, что последние не предусматривают выделение участков для сохранения редких и уязвимых таксонов ниже видового уровня. В связи с этим ряд особо ценных и уязвимых подвидов и географических популяций птиц остается без внимания (Мищенко, 2001; Ильяшенко и др., 2014).

Объектом исследования данной статьи является серый журавль (*Grus grus* Linnaeus, 1758), один из наиболее многочисленных видов семейства Gruidae.

Журавли – харизматичные птицы. Они всегда привлекали внимание людей своей красотой, мелодичным голосом, грациозными танцами. Во многих странах эти птицы являются культурным и/или религиозным символом. Вследствие широкого распространения, серый журавль — один из наиболее известных, что отражено в культуре и традициях стран его обитания и привлекает к нему внимание широкой общественности. Именно поэтому он включен в красные книги даже тех регионов Российской Федерации, где не является редкой или уязвимой птицей. Харизматичность дает возможность использовать его в качестве «флагового» вида при сохранении особо ценных водно-болотных угодий, а также в качестве основного объекта для эколого-просветительской деятельности и организации экологического туризма.

Численность вида в последние три-четыре десятилетия растет во всем мире. Особенно резко она увеличилась в местах обитания западного подвида (*Grus grus grus*). К примеру, в Западной Европе она выросла с 60 тыс. в 1980-х до 500 тыс. особей в 2010-х гг. (Пранге, 2015) главным образом за счёт обильных кормовых ресурсов в результате увеличения урожайности зерновых культур. Отмечен рост

численности и в России, возможно, из-за уменьшения беспокойства на местах гнездования в условиях экономического кризиса с начала 1990-х гг. (Pyashenko, Markin, 2013). При этом на протяжении всей области распространения подвидовая общая площадь местообитаний продолжает сокращаться как следствие интенсивного развития экономики в большинстве стран обитания. Это ведёт, с одной стороны, к фрагментации ареала и исчезновению ряда ценных для вида территорий, с другой – к концентрации журавлей на оставшихся территориях во внегнездовой период и увеличению их пресса на сельхозугодья.

Так как критерии выделения и принципы оценки КЗТ находятся на стадии разработки, в данной статье, в качестве первого этапа, показана возможность их выделения на разных уровнях даже для такого многочисленного вида, как серый журавль. Образ жизни, поведение, используемые места обитания и кормовой рацион журавлей в гнездовой и внегнездовой периоды отличаются, поэтому принципы выделения КЗТ на гнездовых и внегнездовых местообитаниях также различны.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В 1982 и 1983 гг. в 60 субъектах Российской Федерации (РФ) сотрудниками Окского государственного природного биосферного заповедника Ю. М. Маркиным и ЦНИЛ Главохоты РСФСР В. Г. Кревером, при непосредственном участии автора, проведено анкетирование охотников, учителей и школьников по выявлению мест осенних скоплений и миграционных остановок серых журавлей. Процент возврата анкет составил 30.2% ($n = 251$). Полученные данные, а также литературные источники использованы для создания *Кадастра мест осенних скоплений серых журавлей Российской Федерации* (далее Кадастр), в который вошли 460 территорий с численностью от 30 до 3 тыс. журавлей (Маркин, Сотникова, 1986; Маркин, 2013). В 2007 г. проведено повторное анкетирование в тех же субъектах РФ органов Россельхознадзора (подведомственные охотхозяйства) и Росприроднадзора (особо охраняемые природные территории), отделений Союза охраны птиц России (СОПР), любителей природы, школьников и учителей с целью выявления влияния изменений в сельском хозяйстве в период его кризиса на распределение журавлей между местами скоплений. Процент возврата составил 58% ($n = 192$) (Markin, Pyashenko, 2013).

Проведены полевые исследования на местах гнездования и скоплений серых журавлей в Рязанской (1981 – 1985 гг.), Волгоградской (2011 г.), Нижегородской (2008 г.) областях и Восточной Турции (2010 г.). Изучен опыт управления крупными скоплениями серых журавлей на местах миграционных остановок и зимовок в районе Рюген-Бок (Германия, 2010 г.), оз. Гайоканта и автономной области Эстремадура (Испания, 2014 г.), Национальном парке Хортобать (Венгрия, 2006 г.), долине Хула (Израиль, 2012 г.) (Ильяшенко, 2015).

Организован сбор материалов на исследуемую тему для публикации в Информационных бюллетенях Рабочей группы по журавлям Евразии (13 выпусков) и сборниках международных научных конференций по журавлям (5 выпусков). Сделан обзор иностранной и отечественной литературы.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

КЗТ для серого журавля на местах гнездования. Область гнездования серого журавля охватывает большую часть лесотундровой, лесной и лесостепной зон Евразии и далеко заходит в степи, полупустыни, горные системы Алтая, Средней и Центральной Азии и Кавказа. В пределах гнездовой части ареала возможно выделение КЗТ разного уровня – от местного до национального.

Приграничные территории, особенно на юге гнездовой части ареала, становятся все более фрагментированными под воздействием климатических и антропогенных факторов. Так, в степи и лесостепи европейской части России на южной границе распространения серого журавля существуют 12 относительно изолированных агрегаций (Маркин, 2013). В их пределах возможно выделение КЗТ для субпопуляций, гнездовых группировок и даже отдельных гнездовых пар, которые важны для сохранения журавлей на уровне ООПТ, района или области. Такая КЗТ может быть единой, если гнездовая группировка расположена компактно на отдельном водно-болотном угодье или их комплексе. При относительно изолированном размещении объектов КЗТ могут быть выделены для каждого из них, если они важны для их сохранения. Например, в лесостепных районах Волгоградской области существуют пять – шесть изолированных гнездовых группировок. Три из них – Арчединская (от 25 до 100 пар), Нижне-Хоперская (6 – 8 пар) и Урюпинская (8 – 10 пар) (Чернобай, Гугуева, 2008; Белик и др., 2014) – могут быть отнесены к КЗТ областного уровня как наиболее крупные и имеющие большое значения для сохранения вида в области. В степных районах, где отдельные пары обитают изолированно на заросших тростником оросительных каналах или в заболоченных понижениях (Букреева, 2003; Белик и др., 2014), их гнездовые участки могут быть выделены как КЗТ областного или районного уровня. К подобным КЗТ можно также отнести природные комплексы в центре европейской части России, поддерживающие наиболее крупные в области гнездовые группировки журавлей: Дубненский болотный массив, один из немногих сохранившихся природных комплексов на севере сильно освоенной Московской области (Гринченко и др., 2009); пойму р. Клязьма в Ивановской области (Худякова, 2014 а); Окский государственный природный заповедник в Мещерской низменности в Рязанской области (Маркин, 2013), Камско-Бакалдинский лесостепной комплекс в Нижегородской области (Бака, Киселева, 2011). Они расположены в лесной зоне в основной гнездовой части ареала, и их относительная изолированность обусловлена главным образом антропогенным воздействием.

К КЗТ национального уровня могут быть отнесены участок или участки, которые занимают недавно восстановившиеся в историческом ареале гнездовые группировки, например, на востоке Франции (15 пар) (Сальви, 2015), в Англии (10 – 14 пар) (Bridge, 2010) и Чехии (40 – 50 пар) (Tichackova, Lumpe, 2014). Ухудшение условий на них может опять привести к исчезновению вида в этих странах.

В некоторых случаях для оптимизации управления единые КЗТ можно разделить на зоны. Зона первой категории включает участки с более высокой плотностью гнездования, второй – с дисперсным распределением территориальных пар. Например, в Окском заповеднике можно выделить две зоны. Первая включает об-

ширное Бабье болото, проходящее полосой через центральную часть заповедника, где компактно гнездится 2/3 от общего числа пар, вторая – отдельные болота и пойменные участки р. Оки с меньшей плотностью гнездования журавлей (Маркин, 2013). В Камско-Бакалдинском лесо-болотном комплексе, выделенном в качестве КЗТ областного уровня, численность крупнейшей в области гнездовой группировки достигает 350 – 410 пар (Бакка и др., 2014). Долговременные исследования позволили выявить в его пределах шесть участков с более высокой плотностью гнездования журавлей, которые могут быть включены в зону первой категории. Именно на них необходимо управление лесорубочными работами и расчисткой горельников – основными внешними угрожающими факторами для существования журавлей в лесо-болотном комплексе (Бакка, Киселева, 2011). Остальная территория с более дисперсным распределением пар может быть отнесена к зоне второй категории.

КЗТ для серого журавля во внегнездовой период. Во внегнездовой период журавли собираются стаями от 30 до нескольких тысяч особей на территориях, которые при сохранении благоприятных условий для отдыха и кормёжки используют в течение многих лет. Выбор ими этих территорий зависит от наличия безопасных мест ночёвок (обширные мелководья в прибрежной зоне морей и других водоёмов, тростниковые займища, заболоченные луга, залитые водой или пересеченные дренажными канавами сельскохозяйственные поля) (Маркин и др., 1982) и кормовых ресурсов, значительную часть которых в этот период составляют зерновые культуры. При благоприятных условиях места концентраций (предмиграционные, миграционные и зимовочные) обеспечивают возможность накопления журавлями энергетических запасов для успешной миграции, зимовки и достижения более высокого репродуктивного успеха. Численность птиц на них зависит от площади водно-болотных угодий, определяющей вместимость места ночёвки и обилия корма.

Во внегнездовой период выделение КЗТ различного уровня (от местного до глобального) основано на статусе скопления: является ли оно только предмиграционным, используемым особями местной группировки, или расположено на пролетном пути или на месте зимовки, где собираются журавли из различных географических популяций.

К примеру, выделение КЗТ местного, областного или регионального уровня в европейской части России возможно на основе Кадастра. Однако не все включенные в него места осенних скоплений и миграционных остановок являются критически значимыми для журавлей. Так, например, из шести мест скоплений в Ивановской области к КЗТ областного уровня можно отнести пойму р. Клязьма, где собираются до 1500 журавлей (Худякова, 2014 б), а остальные пять, с меньшей численностью, – к КЗТ районного уровня. В Нижегородской области из более 10 известных мест скопления КЗТ областного уровня могут быть выделены в пределах КОТР Шумерлинская (до 1600 особей) и Курмышская пойма (до 1100 особей) (Бакка и др., 2014), в том время как остальные – как КЗТ на уровне районов или ООПТ. Заказник «Журавлиная Родина» в Московской области, который используют не только журавли, гнездящиеся в Дубненском болотном массиве, но и пролётные особи, и где их численность в благоприятные годы достигала 3000 особей

(Гринченко, Свиридова, 2008), может быть выделен как КЗТ на уровне европейской части России. К КЗТ такого же уровня отнесено место миграционной остановки в Ростовском заповеднике на оз. Маныч-Гудило, используемое журавлями, летящими с центра, северо-востока и востока региона. Их единовременная численность достигает 5 тыс. особей, что составляет более 6% от численности журавлей в европейской части России, оцененной в 80 тыс. (Pyashenko, Markin, 2013). При этом в последнее десятилетие продолжительность их пребывания здесь увеличилась из-за сокращения кормовых ресурсов на севере и центре региона.

В Западной Европе расширение агроландшафтов в последние два столетия привело к исчезновению большей части обширных мелководий, используемых стаями журавлей для ночёвки в осенне-зимний период. С другой стороны, интенсификация сельского хозяйства, начавшаяся со второй половины прошлого века, обеспечила журавлей обильными кормовыми ресурсами за счет повышения урожайности зерновых культур и спроса на мировом рынке на предпочитаемые ими кукурузу и пшеницу. Это стало одной из основных причин резкого увеличения численности вида на двух пролётных путях: западноевропейском – с 70 до 350 тыс., и балтийско-венгерском – с 40 до 150 тыс. (Пранге, 2015). В результате огромные стаи стали концентрироваться на ограниченном числе территорий. Некоторые из них могут быть выделены как КЗТ глобального и/или национального уровней. Так, в Германии в октябре во время пика миграции на 198 местах ночёвок скапливаются до 350 тыс. особей, т.е. практически все журавли, использующие западноевропейский пролётный путь (Пранге, 2015). При этом 70% особей концентрируются всего на 10% территорий (с численностью более 5 тыс. особей). Среди последних к КЗТ глобального уровня могут быть отнесены места миграционной остановки на лагунах и островах в Рюген-Бок на северо-востоке страны на побережье Балтийского моря – до 75 тыс. особей (Nowald et al., 2010), что составляет более 10% мировой популяции, оцененной в 700 тыс. особей (Пранге, 2015), и болота Рин-Хавель в окрестностях Берлина – до 90 тыс. особей (12% численности вида). При этом места миграционных остановок, используемых меньшим количеством журавлей, также могут быть выделены в Германии в качестве КЗТ, но на национальном уровне или на уровне административных единиц.

В Восточной Европе на балтийско-венгерском пролётном пути важнейшее место миграционной остановки в Национальном парке Хортобать в Венгрии может быть выделено как КЗТ регионального (европейского) уровня. Здесь собираются более 75 тыс. особей (Végyvári et al., 2010), что составляет половину популяции Восточной Европы, оцененной в 150 тыс. (Пранге, 2015). К КЗТ того же уровня можно отнести биосферный заповедник «Аскания-Нова» (Херсонская область Украины) и оз. Сиваш на Крымском перешейке. Здесь пересекаются пролётные пути журавлей, летящих главным образом из стран Прибалтики, северо-запада и центра европейской части России на места зимовки в Ближнем Востоке и северо-восточной Африке (Редчук и др., 2015). В урочище «Чапельский под» на территории заповедника концентрируются от 20 до 45 тыс. журавлей (Гавриленко и др., 2010), что составляет около 30% численности журавлей (230 тыс. особей), использующих пролётные пути в Восточной Европе и европейской части России.

Некоторые места зимовки также можно выделить как КЗТ глобального уровня. Например, Национальный парк «Агамон-Хула» в Израиле, через который пролетают до 80 тыс. журавлей и остаются на зимовку до 35 тыс. (Shanni et al., 2012); оз. Тана в Эфиопии с численностью до 40 тыс. особей (Aynalem et al., 2013); оз. Гайоканта и водно-болотные комплексы в автономной области Эстремадура в Испании, где зимуют 24 тыс., а на пролёте учитывают до 140 тыс. особей (Пуэйо и др., 2011). Численность на них журавлей составляет более 5% численности западного подвида, оцененной в 580 тыс. особей (Пранге, 2015). Обширное место зимовки в долине Амударьи в странах Средней Азии и приграничных районах Афганистана и Ирана также можно выделить как КТ глобального уровня для журавлей восточно-азиатской популяции, использующей западносибирский пролётный путь. Общая численность журавлей здесь составляет 40 – 50 тыс. особей (Сорокин и др., 2011; Рустамов, Лановенко, 2013; Митропольский, Марданова, 2014), т.е. почти половина западносибирской популяции, оцененной в 100 тыс. (Пранге, 2015).

Ухудшение условий на таких крупных миграционных остановках и зимовках может оказать негативное воздействие на состояние журавлей на глобальном уровне, так как такому большому количеству птиц придётся перераспределиться между другими местами миграционных остановок с меньшей ёмкостью угодий, не способных поддерживать большие концентрации. Поэтому большинство крупных мест скоплений, КЗТ, требуют управления для поддержания и сохранения мест ночёвок, выполнения различных мер, снижающих пресс журавлей на поля сельхозпроизводителей и т.д. В западных странах такие территории известны и, как правило, находятся под комплексным управлением с участием природоохранных, туристических и сельскохозяйственных организаций (Ильяшенко, 2015; Cranes..., 2005).

КЗТ, выделенные на местах внегнездовых концентраций журавлей, могут быть зонированы в соответствии с их значимостью для сохранения объекта.

Нередко места осенних предмиграционных скоплений включают несколько мест сбора журавлей, приуроченных к местам ночёвок (Маркин, 2013). В зону первой категории, например, могут быть отнесены ночёвки, расположенные на неохраемых территориях. На них необходима организация охраны, контроля над нелегальным отстрелом журавлей и регулирование охоты на водоплавающих и сбора грибов и ягод во избежание беспокойства птиц в период существования скопления. Поля, прилегающие к таким местам ночёвки и используемые журавлями для кормежки, могут быть включены в зону второй категории. Однако те участки полей, где организована искусственная подкормка или созданы ремизы для привлечения журавлей, или поля, которым большие стаи наносят серьезный ущерб, также могут быть включены в зону первой категории в связи с необходимостью их управления в сотрудничестве с сельхозпроизводителями.

На месте зимовки в Национальном парке «Агамон-Хула», рассматриваемом как единая КЗТ глобального уровня, возможно выделение двух зон с разными методами управления. Первая включает оз. Агамон (место ночёвки) и прилегающее к нему поле с искусственной подкормкой, где собираются до 80% особей. Она критически значима для поддержки зимующей популяции, отвлечения журавлей от фермерских полей в посевной период, развития туризма и экологического просве-

щения. Вторая – фермерские поля в пределах парка. На них журавлям до декабря позволяют кормиться оставшимся после уборки зерном, а после посева пшеницы, арахиса и других культур регулярно спугивают, чтобы они держались на поле с подкормкой и не причиняли ущерба (Shanni et al., 2012). Тем не менее, около 20% журавлей, преимущественно семьи, кормятся на полях фермеров в течение всей зимовки.

Предлагаемая КЗТ на месте зимовки в долине Амударьи занимает большую площадь. Здесь возможно выделение двух зон, различающихся по степени использования их журавлями. Одна из них включает места с более благоприятными кормовыми условиями, где птицы образуют наибольшие концентрации: район г. Термез в Узбекистане – до 30 тыс. особей (Сорокин и др., 2011), урочище Келиф-Зейит в Туркменистане – до 5 тыс. особей (Рустамов, Лановенко, 2013) и долина р. Вахш в Таджикистане – до 7.5 тыс. особей (Митропольский, Марданова, 2014), а также место ночёвки на заросшем тростниками берегу Амударьи в Афганистане. Остальная территория, где небольшие группы журавлей распределены дисперсно, входит во вторую зону. В настоящее время в управлении этой КЗТ нет ни необходимости, ни возможности главным образом из-за расположения большей её части в погранзоне. Однако в случае выполнения проекта по созданию искусственной зимовки стерха на определенном выбранном в её пределах участке в районе г. Термез (Сорокин и др., 2011) будет необходимо проведение определённых мероприятий.

Автор благодарит за ценные замечания сотрудников лаборатории биоразнообразия и использования биоресурсов Института проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН В. Ю. Ильяхенко, Д. В. Семенова, Л. А. Хляп, А. Л. Мищенко, В. В. Боброва.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бакка С. В., Киселева Н. Ю. Динамика численности и пространственного размещения серого журавля на Камско-Бакалдинский болотах под влиянием антропогенных факторов // Журавли Евразии (биология, распространение, миграции, управление) / под ред. Е. И. Ильяхенко, С. В. Винтера. М. : Россельхозакадемия, 2011. Вып. 4. С. 553 – 566.

Бакка С. В., Киселева Н. Ю., Денисов Д. А., Одрова Л. Н. Ключевые орнитологические территории Нижегородской области : метод. пособие / Экоцентр «Дронт». Н. Новгород, 2014. 96 с.

Белик В. П., Гугуева Е. В., Пименов В. Н., Милобог Ю. В. Серый журавль в Волгоградском Заволжье // Информ. бюл. Рабочей группы по журавлям Евразии. 2014. № 13. С. 29 – 31.

Букреева О. М. Состояние популяций журавля-красавки и серого журавля в Калмыкии // Стрепет : фауна, экология и охрана птиц Южной Палеарктики. 2003. № 2. С. 42 – 62.

Гавриленко В. С., Листопадский М. А., Полищук И. К., Думенко В. П. Конспект фауны хребетных Биосферного заповедника «Аскания-Нова» (з элементами популяционного анализа). Аскания-Нова : ПИ Андреева М. М., 2010. 117 с.

Гринченко О. С., Свиридова Т. В. Дубненское предотлетное скопление (Московская область) // Журавли Евразии (биология, распространение, миграции) / под ред. Е. И. Ильяхенко, А. Ф. Ковшаря, С. В. Винтера. М. : Россельхозакадемия, 2008. Вып. 3. С. 341 – 347.

Гринченко О. С., Макаров А. В., Скородумова С. С. Серый журавль на северо-востоке Московской области // Редкие виды птиц Нечернозёмного центра России : материалы IV совещания «Распространение и экология редких видов птиц Нечернозёмного центра России». М., 2009. С. 177 – 182.

КРИТИЧЕСКИ ЗНАЧИМЫЕ ТЕРРИТОРИИ ДЛЯ СЕРОГО ЖУРАВЛЯ

Ильяшенко Е. И. Международный опыт управления скоплениями журавлей в агроландшафтах // Журавли Евразии (биология, распространение, разведение) / под ред. Е. И. Ильяшенко, С. В. Винтера. М. ; Нижний Цасучей : Изд-во «Белый ветер», 2015. Вып. 5. С. 451 – 486.

Ильяшенко В. Ю., Шилин Н. И., Семенов Д. В., Бобров В. В., Мищенко А. Л., Волков С. В., Ильяшенко Е. И., Хляп Л. А., Рожнов В. В., Варшавский А. А., Поспелов И. Н. Каталог редких позвоночных животных России. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2014. 74 с.

Ильяшенко В. Ю., Хляп Л. А., Мищенко А. Л., Куваев А. В., Бобров В. В., Ильяшенко Е. И., Варшавский А. А. Аспекты территориального управления сохранением млекопитающих : значимые территории и ключевые территории // Териофауна России и сопредельных территорий : тез. междунар. совещ. (X Съезд Териологического о-ва при РАН). М., 2016. С. 149.

Исаков Ю. А., Казанская Н. С., Панфилов Д. В. Классификация, география и антропогенная трансформация экосистем. М. : Наука, 1980. 226 с.

Ключевые орнитологические территории. Ключевые орнитологические территории международного значения в Европейской России / под ред. Т. В. Свиридовой, В. А. Зубакина / Союз охраны птиц России. М., 2000. Т. 1. 702 с.

Маркин Ю. М. Серый журавль в европейской части России // Тр. Окского гос. природного биосферного заповедника. Рязань : НП «Голос Губернии», 2013. Вып. 29. 118 с.

Маркин Ю. М., Сотникова Е. И. О создании кадастра осенних мест скоплений серых журавлей в РСФСР // Тез. докл. Всесоюз. совещ. по проблемам кадастра и учета животного мира / Ин-т эволюционной морфологии и экологии животных им. А. Н. Северцова АН СССР. М. 1986. Ч. 1. С. 165 – 166.

Маркин Ю. М., Олексенко А. И., Волошина О. Н. О критериях мест ночевки серых журавлей // Экологические исследования и охрана птиц Прибалтийский республик : тез. докл. Прибалтийской конф. молодых ученых, посвящ. 100-летию со дня рождения проф. Т. Иванауиса. Каунас, 1982. С. 38 – 40.

Митропольский М. Г., Марданова Л. Б. Обследование восточного участка зимовки серых журавлей в долине Амударьи, Узбекистан, в 2014 г. // Информ. бюл. Рабочей группы по журавлям Евразии. 2014. № 13. С. 63 – 64.

Мищенко А. Л. О критическом подходе к использованию международных критериев выделения ключевых орнитологических территорий в условиях России // Достижения и проблемы орнитологии Северной Евразии на рубеже веков : тр. междунар. конф. «Актуальные проблемы охраны и изучения птиц Восточной Европы и Северной Азии». Казань : Магариф, 2001. С. 515 – 522.

Пранге Х. Распространение и миграции серого журавля на западно-европейском пролетном пути // Журавли Евразии (биология, распространение, разведение) / под ред. Е. И. Ильяшенко, С. В. Винтера / Рабочая группа по журавлям Евразии. М. ; Нижний Цасучей, 2015. Вып. 5. С. 287 – 312.

Пуэйо Х. М., Анадон А., Эдо М. П., Франко П. К., Хульве Ф. Х., Маньяс Л. Х., Росадо Ф., Салас Ф., Сальгуеро Э. Л., Торрихо А. Управление популяциями серых журавлей на зимовке в Испании (лагуна Гайоканта – Арагон и «Центральная зона» – Экстремадура) // Журавли Евразии (биология, распространение, миграции, управление) / под ред. Е. И. Ильяшенко, С. В. Винтера. М. : Россельхозакадемия, 2011. Вып. 4. С. 511 – 526.

Редчук П. С., Фээнко Г. В., Слюсарь Н. В. Миграционные пути серого журавля в Украине // Журавли Евразии (биология, распространение, разведение) / под ред. Е. И. Ильяшенко, С. В. Винтера / Рабочая группа по журавлям Евразии. М. ; Нижний Цасучей, 2015. Вып. 5. С. 313 – 334.

Рустамов Э. А., Лановенко Е. Н. Зимовка серых журавлей на пограничных территориях Туркменистана, Афганистана, Узбекистана и Таджикистана // Орнитол. вестн. Средней Азии и Казахстана. 2013. Вып. 2. С. 193 – 196.

Сальви А. Серый журавль во Франции : изменения за последние четыре десятилетия // Журавли Евразии (биология, распространение, разведение) / под ред. Е. И. Ильяшенко, С. В. Винтера / Рабочая группа по журавлям Евразии. М. ; Нижний Цасучей, 2015. Вып. 5. С. 191 – 205.

Сорокин А. Г., Лановенко Е. Н., Маркин Ю. М., Митропольский М. Г., Шилина А. П., Филатова Е. А. Учет серого журавля на зимовке в Узбекистане в 2011 г. // Журавли Евразии (биология, распространение, миграции, управление) / под ред. Е. И. Ильяшенко, С. В. Винтера. М. : Россельхозакадемия, 2011. Вып. 4. С. 378 – 383.

Худякова Е. И. Учеты серого журавля в Ивановской области в 2014 г. // Информ. бюл. Рабочей группы по журавлям Евразии. 2014 а. № 13. С. 25 – 28.

Худякова Е. И. Формирование предотлётных скоплений серого журавля в Ивановской области в 2014 г. // Информ. бюл. Рабочей группы по журавлям Евразии. 2014 б. № 13. С. 50 – 52.

Чернобай В. Ф., Гугуева Е. В. Состояние и проблемы охраны журавлей в Волгоградской области // Журавли Евразии (биология, распространение, миграции) / под ред. Е. И. Ильяшенко, А. Ф. Ковшаря, С. В. Винтера. М. : Россельхозакадемия, 2008. Вып. 3. С. 258 – 264.

Anderson S. Identifying Important Plant Areas. Plantlife International, 2002. 50 p.

Aynalem Sh., Nowald G., Schröder W. Biology and Ecology of Cranes : Wattled Cranes (*Grus carunculatus*), Black-crowned Cranes (*Balearica pavonina*), and Eurasian Cranes (*Grus grus*) at Lake Tana, Ethiopia // Proceedings of the VIIth European Crane Conference / eds. G. Nowald, A. Weber, J. Fanke, E. Weinhardt, N. Donner. Groß Mohrdorf : Crane Conservation Germany, 2013. P. 126 – 133.

Bridge D. The Great Crane Project – UK // Conference programme and Abstract volume of the 7th European Crane Conference. Stralsund, 2010. P. 20.

Cranes – where, when and why? // Vår Fågelvärld, Swedish Ornithol. Soc., Falköping / ed. G. Lundin. 2005. Suppl. 43. 228 p.

Ilyashenko E., Markin Y. Results of Questionnaires of 1982 and 2007 on the Eurasian Crane Staging Areas in the European Part of Russia // Proceedings of the VIIth European Crane Conference / eds. G. Nowald, A. Weber, J. Fanke, E. Weinhardt, N. Donner. Groß Mohrdorf : Crane Conservation Germany, 2013. P. 165 – 173.

IUCN Standard for the Identification of Key Biodiversity Areas, Version 1.0. First edition. Gland, Switzerland : IUCN, 2015. 22 p.

Nowald G., Mewes W., Prange H. Network, structure and projects of the European Crane Working Group (ECWG) // Cranes and People. Prologue to a New Approach for Conservation of the Red-crowned Crane. Kushiro : Tancho Protection Group, 2010. P. 15 – 20.

Shanni I., Labinger Z., Alon D. A review of the crane-agriculture conflict, Hula Valley, Israel // Cranes, Agriculture, and Climate Change : Proc. of a workshop organized by the International Crane Foundation and Muraviovka Park for Sustainable Land Use / ed. J. Harris / International Crane Foundation. Baraboo, 2012. P. 100 – 104.

Tichackova M., Lumpe P. Ecology and population development of the Eurasian crane (*Grus grus*) in the Czech Republic // VIII European Crane Conference : Scientific Abstracts of Oral and poster contribution. Gallocanta (Zaragosa), Spain, 2014. P. 39.

Végyvári Z., Széll A., Pellingner A., Kókai A., Mészáros C., Nagy T., Tokody B., Engi L. Migration of the Common Crane (*Grus grus*) in Hungary between 1999 – 2005 // Aquila. 2010. № 116 – 117. P. 187 – 194.

УДК 582.572.8(470-13)

**ОСОБЕННОСТИ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ СТРАТЕГИИ
TULIPA GESNERIANA L. (LILIACEAE, LILIOPSIDA)**

А. С. Кашин, Н. А. Петрова, И. В. Шилова

*Ботанический сад Саратовского национального исследовательского
государственного университета имени Н. Г. Чернышевского
Россия, 410010, Саратов, Навашина
E-mail: kashinas2@yandex.ru*

Поступила в редакцию 17.10.15 г.

Особенности экологической стратегии *Tulipa gesneriana* L. (Liliaceae, Liliopsida). – Кашин А. С., Петрова Н. А., Шилова И. В. – Жизненность 31 природной популяции *Tulipa gesneriana* основана на данных полевых исследований, проведённых в 2013 – 2015 гг. в различных районах европейской части России. По результатам анализа 14 морфологических признаков *T. gesneriana* выявлены основные факторы, оказывающие влияние на жизненность их популяций. Наиболее существенным фактором оказался выпас скота. Влияние других негативных факторов значительно ниже. В целом для исследованного вида характерна смешанная стресс-толерантно-рудеральная эколого-ценотическая стратегия. Так, при нарастании уровня стресса происходит уменьшение размеров всех надземных органов растения, что сопровождается увеличением разброса по высоте и диаметру растений. Однако большинство параметров, напротив, имеет слабое снижение вариабельности при стрессе. Указанные особенности свидетельствуют о сравнительно широкой экологической амплитуде исследованного вида.

Ключевые слова: *Tulipa gesneriana*, жизненность популяций, эколого-ценотическая стратегия.

Some features of the environmental strategy of *Tulipa gesneriana* L. (Liliaceae, Liliopsida). – Kashin A. S., Petrova N. A., and Shilova I. V. – The vitality of 31 natural populations of *Tulipa gesneriana* is based on our field surveys conducted in several parts of European Russia in 2013 – 2015. Basic factors affecting the population vitality were revealed by analysis of 14 morphological parameters of *T. gesneriana*. Cattle grazing have turned out to be the most essential factor. The effect of other negative factors is much lower. Overall, the mixed stress-tolerant and ruderal ecologically-ecenotic strategy is characteristic of the species studied. E.g., an increase in the stress level results in size reduction of the aboveground plant organs accompanied by considerable variations in the height and diameter of plants. However, most parameters, on the contrary, have a weak reduction of their variability under stress. The indicated features give evidence of relatively wide ecological amplitude of the examined species.

Key words: *Tulipa gesneriana*, vitality of population, ecologically-ecenotic strategy.

DOI: 10.18500/1684-7318-2016-2-209-221

ВВЕДЕНИЕ

В последнее время большое внимание уделяется исследованию проявления растениями различных стратегий жизни в условиях стресса (Злобин, 1989; Ишбирдин, Ишмуратова, 2004; Ишбирдин и др., 2005). Под стратегией при этом понимается совокупность приспособлений, обеспечивающих растению возможность обитать

совместно с другими организмами и занимать определённое место в соответствующей экосистеме (Работнов, 1975). Наиболее известными и часто применяемыми являются типы эколого-ценотических стратегий Раменского – Грайма (Раменский, 1971; Grime, 1977). При этом для каждого типа стратегий характерен свой комплекс адаптивных признаков. Оценка стратегий может быть дана при анализе реакций растений на эколого-ценотическое воздействие в ценопопуляциях, как правило, по характеру изменения популяционно-онтогенетических реакций на экоклин.

Чрезвычайно актуальны такие исследования в отношении редких и исчезающих видов флоры при мониторинге современного состояния популяций этих видов и изучении возможных причин сокращения их численности. В связи с подготовкой очередного третьего издания Красной книги Саратовской области современное состояние популяций охраняемых видов на территории региона представляет особый интерес.

Объектом нашего исследования является *Tulipa gesneriana* L. (= *T. schrenkii* Regel) (Мордак, 1990). Вид включен в Красную книгу РФ (Литвинская, 2008). Распространен в степях, полупустынях и пустынях (Введенский, 1935) в Восточной Европе, Западной Сибири, на Кавказе, в Средней и Малой Азии (Мордак, 1979; Перегрим и др., 2009; Everett, 2013). Встречается практически на всей территории Нижнего Поволжья (Сагалаев, 2006). Предпочитает дерновинно-злаковые и полынно-дерновинно-злаковые сообщества, степные, каменистые, щебнистые склоны балок, степные солонцы. Цветение приходится на конец апреля – начало мая. Опыляется насекомыми, цветки гелиофильные. Размножение происходит только семенами. В первые годы жизни развивается медленно. Продолжительность жизни одного растения составляет 30 – 40 лет (Литвинская, 2008). Согласно экологическим шкалам Раменского (Горбунов и др., 2010), растет на территориях с типом увлажнения от пустынного до сухостепного (У: 9-31). Однако как эфемероид по отношению к влаге является мезофитом.

К лимитирующим распространение данного вида факторам, кроме распашки целинных степей, относят выпас скота и сбор населением (Худякова, Давиденко, 2006).

Целью работы было выявление характера ответной реакции популяций *T. gesneriana* на негативные факторы и типа эколого-ценотической стратегии данного вида.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Жизненность популяций *T. gesneriana* изучали в течение трёх лет (2013 – 2015 гг.). Исследована 31 ценопопуляция этого вида из различных районов произрастания в европейской части России – Саратовской, Волгоградской, Ростовской, Астраханской областей и Республики Калмыкия (табл. 1, рис. 1). На этой весьма обширной территории обнаружены ценопопуляции, подверженные разной степени антропогенной нагрузки, – прежде всего, с разной степенью пастбищной дегрессии. Территория исследования расположена в пределах степной зоны в следующих типах степей: луговые, богато-разнотравно-ковыльные, разнотравно-ковыльные, типчаково-ковыльные, пустынные. Охватывает заволжско-казахстанскую, восточно-европейскую и понтическую степные провинции (Растительность..., 1980).

Таблица 1

Характеристика ценопопуляций *Tulipa gesneriana* L.

Типы степей	ЦП	Местоположение	Наблюдаемые негативные факторы	Год	IVC	Оценка выпаса, баллы
1	2	3	4	5	6	7
Восточно-европейская степная провинция						
Луговые	Hvl	Саратовская обл., окрестности г. Хвалынска	–	2015	1.43	1
	Vls	Саратовская обл., Вольский р-н, окрестности с. Н. Чернавка	–	2013	1.03	0
			–	2014	1.00	0
			–	2015	1.10	1
Разнотравно-ковыльные	Srt	Саратовская обл., окрестности г. Саратова	Рекреационный пресс	2015	0.75	3
	Krm-V	Саратовская обл., Красноармейский р-н, окрестности с. Гвардейское	–	2014	1.10	0
			–	2015	1.03	0
	Krm	Саратовская обл., Красноармейский р-н, окрестности с. Ахмат	–	2013	0.81	0
			–	2014	0.87	0
			–	2015	0.89	0
Заволжско-казахстанская степная провинция						
Богатознотравно-ковыльные	Sln	Саратовская обл., Пугачевский р-н, окрестности с. Солянка	–	2015	1.01	2
	Ivn	Саратовская обл., Ивантеевский р-н, окрестности пос. Ивантеевка	–	2015	1.01	1
Разнотравно-ковыльные	Pgv-1	Саратовская обл., Пугачевский р-н, окрестности с. Максютово, памятник природы	Слабый выпас	2013	1.13	1
				2014	0.97	1
				2015	0.99	1
	Pgv-2	Там же	Сильный выпас	2013	1.04	2
				2014	0.81	3
	Blk-1	Саратовская обл., Балаковский р-н, окрестности с. Б. Кушум	Сенокосение	2013	1.22	1
				2014	0.88	2
				2015	1.03	1
	Blk-2	Саратовская обл., Балаковский р-н, окрестности с. Б. Кушум	–	2014	0.93	2
	Prl	Саратовская обл., Перелюбский р-н, окрестности с. Бригадировка	Сильный выпас	2014	0.78	3
2015				0.81	3	
Типчакowo-ковыльные	Svt	Саратовская обл., Советский р-н, окрестности пос. Степное	–	2014	0.92	1
				2015	0.86	1
	Ozn	Саратовская обл., Озинский р-н, окрестности с. Непряхино	Умеренный выпас	2013	0.98	2
				2014	0.95	2
				2015	0.95	2
Типчакowo-ковыльные	Fdr	Саратовская обл., Федоровский р-н, окрестности с. Долина, памятник природы «Иваново поле»	Рекреационный пресс в период массового цветения	2013	1.08	2
				2014	1.01	2
				2015	0.95	2
	Eng	Саратовская обл., Энгельский р-н, окрестности с. Красноармейское	–	2014	1.09	0
				2015	0.94	0
	Drg	Саратовская обл., Дергачевский р-н, окрестности пос. Дергачи	Слабый выпас	2014	1.03	2
	Drg-2	Саратовская обл., Дергачевский р-н, окрестности д. Новозизеевка	Весенний пожар	2015	1.03	1
Пустынные	Lnn	Волгоградская обл., пос. Ленинск	Старая залежь	2015	1.13	1
	Blc	Волгоградская обл., Быковский р-н, окрестности пос. В. Балыклей	–	2015	1.08	2
	Elt	Волгоградская обл., Палласовский р-н, оз. Эльтон	–	2015	1.23	1

Окончание табл. 1

1	2	3	4	5	6	7
Пустынные	Rvp	Саратовская обл., Ровенский р-н, окрестности пос. Лиманный	Сильный выпас	2014	0.91	2
				2015	0.84	3
	Pls	Волгоградская обл., Палласовский р-н, окрестности с. Коршуновка	Расположена близ железной дороги	2014	1.10	0
				2015	1.03	0
	Alg	Саратовская обл., Александровогайский р-н, окрестности хут. Тюлюнев	-	2014	1.11	2
			Умеренный выпас	2015	0.89	2
Nvz	Саратовская обл., Новоузенский р-н, окрестности с. Олоновка	Рекреационный пресс	2014	1.19	1	
			2015	1.08	1	
Bsk	Астраханская обл., Ахтубинский р-н, оз. Баскунчак,	Умеренный выпас	2015	1.00	2	
Понтическая степная провинция						
Типчакowo-кoвoльнoе	Tng	Волгоградская обл., Светлоярский р-н, окрестности ст. Тингута	Слабый выпас	2015	0.80	2
	Ktl	Волгоградская обл., Котельниковский р-н, окрестности хут. Весёлый	Старая залежь, умеренный выпас	2015	0.84	2
	Rst-1	Ростовская обл., Зимовниковский р-н, окрестности пос. Глубокий	Старая залежь	2015	1.23	1
	Rst-2	Ростовская обл., Зимовниковский р-н, окрестности хут. Котов	-	2015	0.98	1
Пустынные	Klm	Республика Калмыкия, Приютненский р-н, окрестности пос. Приютное	Слабый выпас	2015	1.12	1
ISP					1.9	

Примечание. 0 – выпас отсутствует, 1 – слабый выпас; 2 – умеренный выпас; 3 – сильный выпас.

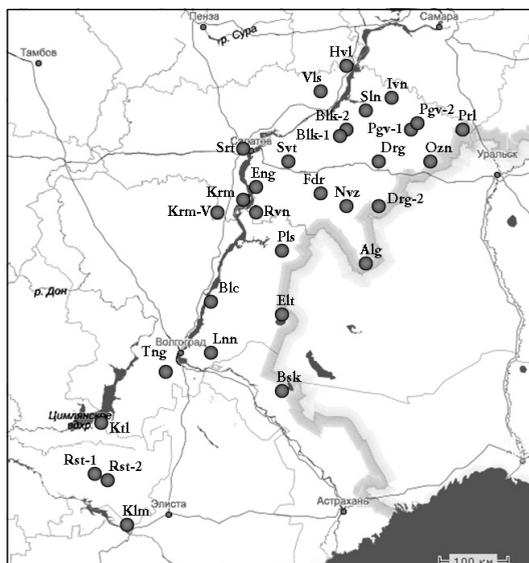


Рис. 1. Расположение исследованных ценопопуляций *Tulipa gesneriana*. Усл. обозначения см. табл. 1

Климатические условия на территории исследования отличаются среднегодовым количеством осадков и ходом температур. Характерно, в частности, в Саратовской области, нарастание аридности климата с северо-запада на юго-восток (Пряхина и др., 2006). Сумма осадков с 1 июня года, предшествующего цветению, по 31 мая года, в котором проводили измерения, представлена на рис. 2. По всей территории сезон, предшествующий цветению *T. gesneriana*, в 2014 г. был более влажным (в среднем в 1.5 раза), чем соответствующие сезоны 2013 и 2015 гг. Средние температуры в период роста и цветения *T. gesneriana* (апрель – май) изменялись не аналогично количеству осадков: в

ОСОБЕННОСТИ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ СТРАТЕГИИ *TULIPA GESNERIANA*

2013 г. они были в среднем на 2°С выше, чем в 2014 и 2015 г. В свою очередь, последние два года были близкими в этом отношении друг к другу (рис. 3).

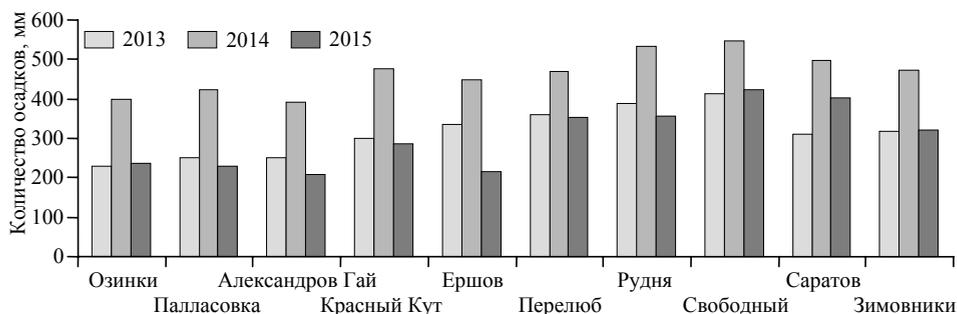


Рис. 2. Сумма осадков с 1 июня по 31 мая по данным метеостанций, ближайших к исследованным ценопопуляциям *T. gesneriana* (по данным сайта gr5.ru)

Исследования проводили в период массового цветения. В качестве учетной единицы принимали особи *T. gesneriana* генеративного онтогенетического состояния. В каждой популяции у 30 случайно выбранных особей измеряли ряд морфологических параметров: высоту растения, диаметр растения, длину побега, длину и ширину первого и второго листа, толщину листовой пластинки первого листа, длину первого междоузлия, диаметр стебля в области первого междоузлия, высоту и диаметр цветка, длину и ширину листочка внешнего круга околоцветника.

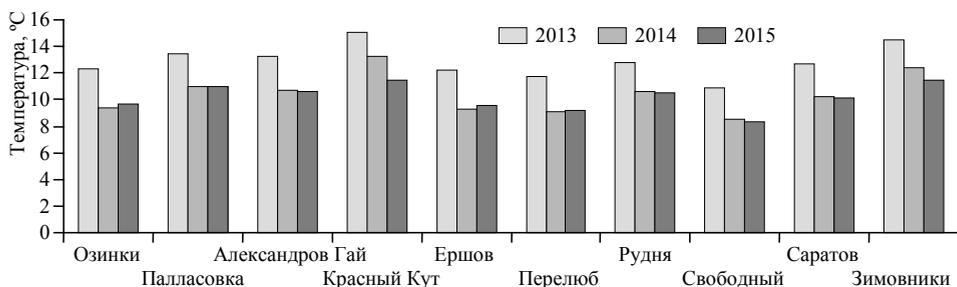


Рис. 3. Средняя температура за апрель – май по данным метеостанций, ближайших к исследованным ценопопуляциям *T. gesneriana* (по данным сайта gr5.ru)

Жизненность популяций оценивали с помощью индекса виталитета ценопопуляций (IVC) по размерному спектру особей (Ишбирдин, Ишмуратова, 2004; Ишбирдин и др., 2005):

$$IVC = \frac{\sum_{i=1}^N X_i^1 / X_i^2}{N}, \quad (1)$$

где X_i^1 – значение i -го признака в ЦП, X_i^2 – среднее значение i -го признака для всех ЦП, N – число признаков.

Об экологической амплитуде вида судили по индексу размерной пластичности, который рассчитывали по формуле (Ишбирдин, Ишмуратова, 2004; Ишмуратова, Ишбирдин, 2004)

$$ISP = IVC_{max}/IVC_{min}. \quad (2)$$

О характере местообитаний и степени пастбищной нагрузки судили по экологическим шкалам Раменского (Раменский и др., 1956) с изменениями и дополнениями, исходя из региональных особенностей (Горин, Болдырев, 2013; Шилова и др., 2014). Поскольку растения *T. gesneriana* поедаются скотом одними из первых, оценка пастбищной дигрессии по шкалам Раменского, характеризующая сообщество с ним, не отражает состояние популяций самого вида. Поэтому интенсивность весеннего выпаса в популяциях в конкретном вегетационном сезоне дополнительно оценивали глазомерно. Степени выпаса присваивали условный балл: 0 – отсутствует, 1 – слабый выпас (2-3-я степень пастбищной дигрессии сообщества по Раменскому), 2 – умеренный (встречаются растения с поврежденными частями и распотанные бутонны), 3 – сильный (4-я степень, генеративные растения единичны или отсутствуют).

Статистическая обработка данных выполнена средствами программы Microsoft Excel. Для выявления ключевых факторов, обуславливающих морфологическое развитие растений *T. gesneriana*, использовали факторный анализ (Давиденко и др., 2006). Факторный анализ методом главных компонент выполнен с помощью программы Statistica 6.0 (Боровиков В. П., Боровиков И. П., 1998). Визуализация данных выполнена средствами программы Past 3.0 (Hammer et al., 2001). В факторном анализе использовали данные из 29 популяций *T. gesneriana*, по 12 из которых – по двум годам наблюдения (2014 – 2015 гг.). Учитывали средние значения тех же 14 морфологических параметров. Из факторного анализа исключены популяции, имеющие пропущенные данные.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Исследованные ценопопуляции *T. gesneriana* входят в состав степных сообществ, в большинстве из которых доминируют *Stipa lessingiana*, *Festuca valesiaca*, *Poa bulbosa*, *Tanacetum achilleifolium*, реже – *Elytrigia repens*. В 13 из 18 исследованных сообществ среди доминантов отмечен *Tulipa gesneriana*. В одном сообществе господствуют сорно-рудеральные виды *Alyssum desertorum* и *Bromus japonicus*. Травяной покров зачастую неравномерный, проективное покрытие его в разных ценозах колеблется от 25 до 100% (Шилова и др., 2014). Зачастую сообщества имеют сходный состав и структуру.

Как показал анализ местообитаний по растительному покрову с использованием экологических шкал Л. Г. Раменского (Раменский и др., 1956), исследованные ценопопуляции произрастают в условиях умеренно переменного увлажнения, в большинстве случаев сухостепного, в отдельных случаях – среднестепного и полупустынного. Почвы чаще всего каштановые и темно-каштановые, богатые, иногда слабо солончаковатые и редко довольно богатые. Влияние выпаса слабое, в отдельных сообществах умеренное и даже сильное (ценопопуляция Pgv-2 из Пугачёвского района и ценопопуляция Pr1 из Перелюбского района).

Три из рассматриваемых ценопопуляций находятся на территории ООПТ: Pgv-1 и Pgv-2 – на территории ООПТ «Тюльпанная степь у села Максютново» в Пугачёвском районе, Fdr – ООПТ «Иваново поле» в Фёдоровском районе Саратовской области. Несмотря на природоохранный статус, в ценопопуляции Pgv-2 наблюдалось сильное влияние выпаса в 2014 и 2015 гг. Для растительного покрова памятника природы «Иваново поле», напротив, установлен высокий индекс биоценотического потенциала, что является показателем низкой антропогенной нарушенности степных местообитаний (Давиденко и др., 2013).

Индекс размерной пластичности (ISP) вида составил 1.9. Очевидно, что размерная пластичность вида относительно невысока по сравнению с индексами, рассчитанными А. Р. Ишбирдиным с соавторами (2005) для ряда видов рудеральных травянистых растений. Например, для циклохены дурнишниковидной ISP составил 4.95, для лебеды татарской – 6.28. Но размерная пластичность *T. gesneriana* соответствует пределам размерной пластичности для многолетних травянистых растений (Ишбирдин, Ишмуратова, 2004) и близка, например, размерной пластичности, рассчитанной для *Cephalanthera rubra* L. (Ишбирдин и др., 2005).

Исходя из анализа местообитаний (Шилова и др., 2014) и индекса размерной пластичности, мы приходим к заключению о том, что *T. gesneriana* обладает сравнительно узкой экологической амплитудой.

Как следует из табл. 1, только сильная пастбищная нагрузка ведет к снижению уровня жизнестойкости ценопопуляций *T. gesneriana*. Индекс виталитета (IVC) в таких случаях составляет 0.7–0.8. Так, в ценопопуляциях Rvn, Alg, Prl, Ktv наблюдалось снижение или просто низкое значение индекса виталитета. В ценопопуляции Pgv-2, подверженной сильному выпасу, в 2015 г. не были обнаружены генеративные растения. Ежегодно низкой жизнестойкостью характеризовалась ценопопуляция из окрестностей с. Ахмат Красноармейского района Саратовской области (Krm), которая занимает склон южной экспозиции со слабо гумусированной карбонатной почвой. Умеренные пастбищная и рекреационная нагрузки, сбор на букеты не ведут к значительному снижению жизнестойкости ценопопуляций.

Результаты факторного анализа изученных популяций по 14 признакам позволили выявить два значимых фактора, объясняющих 74.6% дисперсии (рис. 4). При этом первая главная компонента объясняет 53.8% вариаций в матрице данных, вторая – 20.8%.

Как следует из табл. 2, максимальные отрицательные значения факторной нагрузки (от -0.91 до -0.93) по первой главной компоненте имеют следующие параметры: длина листочка околоцветника и длина второго листа. Несколько меньшую нагрузку (от -0.72 до -0.88) имеют диаметр куста, длина и ширина нижнего листа, ширина второго листа, диаметр междуузлия, высота и диаметр бокала, ширина листочка околоцветника. По второй главной компоненте максимальны факторные нагрузки (от -0.87 до -0.96) имеют высота растения, длина побега и первого междуузлия. Первая компонента в большей степени отражает изменения растений по размерам листа и цветка, вторая – по вертикальной структуре особей.

Таким образом, первый фактор отражает градиент от популяций с крупными цветками, толстым междуузлем и широкими, длинными, широко расставленными листьями к популяциям с мелкими цветками и узкими прижатыми к стеблю листьям.

ми (горизонтальные признаки и цветок). Второй фактор отражает градиент увеличения высоты растений за счет удлинения стебля независимо от высоты бокала цветка.

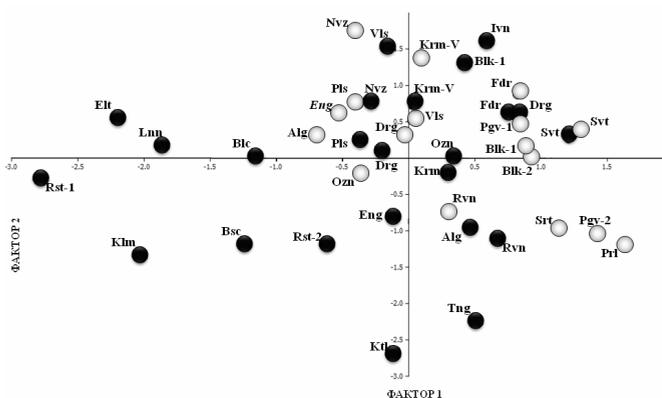


Рис. 4. Результаты факторного анализа методом главных компонент популяций *T. gesneriana*. Усл. обозначения ценопопуляций см. табл. 1. Светлые точки – 2014 г., черные точки – 2015 г.

ляции, произрастающие в пределах исследованной территории юго-западнее и южнее, а в правой части – популяции, произрастающие северо-восточнее и севернее. Данное обстоятельство даёт основание говорить о том, что первая компонента обусловлена географическим фактором и, следовательно, генетической неоднородностью популяций на столь значительном пространстве в совокупности с антропогенной нагрузкой. Популяции, испытывающие сильный антропогенный пресс, сосредоточены в левом нижнем углу факторного пространства. Растения в них имеют, как правило, малые размеры.

Таким образом, у *T. gesneriana* наблюдается тактика, направленная на уменьшение размеров вегетативных и генеративных органов в стрессовых условиях. При нарастании стресса происходит общая миниатюризация растений, увеличивается разброс по высоте цветonoса. При этом размеры цветка демонстрируют меньшую вариабельность, чем размеры вегетативных органов. Это говорит о стрессовой онтогенетической стратегии вида.

Распределение популяций по вертикальной оси на рис. 4 отражает изменение морфологической структуры в них по зонам растительности. В северных типах степей (луговые, богато- и разнотравно-ковыльные и др.) с большим проективным покрытием и высотой травостоя развиваются растения с более длинным стеблем и более прижатыми к стеблю листьями. В более разреженных типчаково-ковыльных и пустынных степях развивается короткий побег, выносящий бокал над низким травостоем, при этом листья растений оказываются расставленными в сторону далеко от стебля. В совокупности всё это подчёркивает своеобразие географической изменчивости внутри вида.

В целом результаты факторного анализа отражают ту же тенденцию, что и изменение жизнестойкости отдельных популяций по годам наблюдений (рис. 5). В

В отношении второго фактора можно сделать предположение, что он обусловлен изменением влажности как по географическому принципу, так и между двумя годами наблюдений. Первый фактор обусловлен либо возрастом антропогенной нагрузки, либо географической неоднородностью особей вида.

В левой части факторного пространства сосредоточены попу-

ОСОБЕННОСТИ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ СТРАТЕГИИ *TULIPA GESNERIANA*

большей части исследованных в этом отношении популяций, наблюдаемых в течение двух лет, в 2015 г. произошло снижение жизнеспособности. Исключение составили только популяция из Вольского района и популяция 1 из Балаковского района. При этом, по данным всех ближайших к популяциям метеостанций, суммарное годовое количество осадков снизилось в 2015 г. по сравнению с 2014 г. (см. рис. 2) при относительно сходной средней температуре во время цветения (апрель – май) (см. рис. 3). Поэтому снижение общей высоты растений, длины побега и междоузлия по данным этих двух лет наблюдения обоснованно считать результатом уменьшения увлажнения.

Таблица 2

Факторная нагрузка по морфологическим параметрам *Tulipa gesneriana* L.

Параметры	Фактор 1	Фактор 2	Фактор 3
Высота растения, см	0.053874	0.958219	0.206081
Длина побега, см	0.164165	0.960022	0.104736
Диаметр куста, см	-0.868301	-0.318182	-0.163766
Длина листа, см	-0.798265	0.306411	-0.326345
Ширина нижнего листа, мм	-0.778496	0.151290	-0.425419
Толщина листовой пластинки, мм	-0.684778	-0.046889	-0.193799
Длина второго листа, см	-0.926956	0.044181	-0.230322
Ширина второго листа, мм	-0.835803	0.104468	-0.361440
Длина первого междоузлия, мм	0.051962	0.873698	-0.142187
Диаметр междоузлия, мм	-0.724634	0.197876	0.052821
Высота бокала, мм	-0.826803	0.121431	0.376436
Диаметр бокала, мм	-0.843249	-0.128367	0.374570
Длина лепестка, мм	-0.913139	-0.031531	0.368445
Ширина лепестка, мм	-0.848701	-0.040515	0.472830
Дисперсия	0.537886	0.207805	0.089523

Однако в тех популяциях, наблюдения в которых проведены в 2013 г., параметры их жизнеспособности в большинстве случаев не подчиняются этой закономерности. Напротив, в условиях 2013 г., когда годовая сумма осадков существенно уступала 2014 г. и была близкой 2015 г., имела место жизнеспособность популяций более высокая, чем в 2014 г., да и 2015 г. Обращает на себя внимание тот факт, что по данным всех метеостанций в 2013 г. средняя температура в период цветения была на 1.5 – 2.0°C выше, чем в 2014 и 2015 гг. Это позволяет говорить о том, что именно более высокие средние температуры в 2013 г. обусловили более высокую жизнеспособность популяций в этот год.

По классификации Раменского – Грайма (Раменский, 1971; Миркин, Наумова, 1998; Grime, 1977) выделяют три первичных типа стратегии: *C* (виоленты), *S* (пациенты), *R* (эксплеренты). Сочетание промежуточных значений формирующих стратегии растений факторов предопределяет выделение не только первичных, но и переходных вторичных типов стратегий – *CS*, *CR*, *SR*, *CSR* (Миркин и др., 1999; Grime, 1979; Grime et al., 1988).

Жизненная форма эфемероида, каковым является *T. gesneriana*, предполагает быстрое развитие и завершение вегетации в условиях низкой конкуренции и до

наступления температурных стрессов середины лета. Хотя в фазу своего массового развития (цветения) в некоторых сообществах вид зачастую является доминантом и содоминантом травостоя, но непродолжительное время.

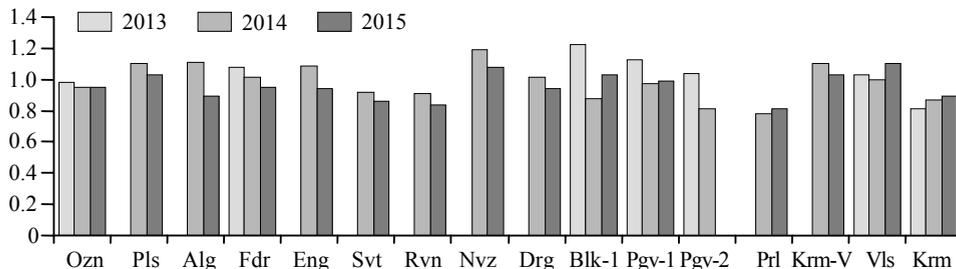


Рис. 5. Динамика жизнестойкости популяций *T. gesneriana* L. Усл. обозначения ценопопуляций см. табл. 1

С одной стороны, *T. gesneriana* можно отнести к фитоценоотическим эксплорентам (R1). Это – виды, которые в отличие от истинных эксплорентов постоянно присутствуют в сообществах, часто пребывают в покоящемся состоянии и дают вспышку развития лишь при ослаблении фитоценоотической конкуренции. С другой стороны, выраженность защитной составляющей в онтогенетической стратегии данного вида и низкий индекс размерной пластичности есть проявление патиентности вида (*S*-стратегия) (Ишмуратова, Ишбирдин, 2004). Следовательно, вид имеет смешанную *SR*-стратегию с преобладанием *S* или *R* составляющих в зависимости от условий произрастания и уровня стресса.

В условиях сильного стресса вид проявляет *S*-стратегию пациента, проявляющуюся в миниатюризации растений со стабилизацией признаков генеративной сферы, большей вариабельностью размеров вегетативных органов и перераспределением усилий от развития вегетативной сферы на поддержание генеративной сферы. Экологическая и фитоценоотическая патиентность проявляется в экологической специализации и в уходе от конкуренции через завершение активной вегетации и формирования генеративных органов до начала активного роста и развития других видов сообщества. При неблагоприятных условиях, вероятно, имеет склонность к неформированию генеративных органов и переходу в состояние вынужденного покоя (Поканинов, Куйкунов, 2005; Шилова и др., 2014).

В благоприятных условиях усиливается *R* составляющая комбинированной стратегии: увеличиваются и стабилизируются параметры вегетативных и генеративных органов, увеличивается количество цветущих особей (Поканинов, Куйкунов, 2005; Алпатов, 2013; Шилова и др., 2014). Растения могут заселять сильно эродированный или первичный субстрат, как это имеет место в ценопопуляции из окрестностей с. Ахмат (Красноармейский район, Саратовской область) (Шилова и др., 2014), да и в местах произрастания вида на слабо гумусированных каштановых солонцеватых почвах (Поканинов, Куйкунов, 2005; Джапова и др., 2010), столбчатых солонцах и мергелевых склонах (Янишевский, 1934). Могут произра-

стать и на вторичных местообитаниях, как это имеет место в ценопопуляции из Палласовского района Волгоградской области, где особи *T. gesneriana* заселяют, в том числе, и откосы железнодорожной насыпи, а целый ряд исследованных ценопопуляций занимают старые залежи (см. табл. 1). Как *R*-стратег, вид проявляет себя и через интенсивное семенное размножение (Шилова и др., 2015), позволяющее в условиях отсутствия конкуренции и хорошего увлажнения занимать новые территории.

Смешанный тип эколого-ценотической стратегии (*SR*) установлен и для другого вида рода тюльпан – *Tulipa biebersteiniana* Schult. Et Schult. Fil. в условиях южного Урала (Муллабаева, Бикбулатова, 2004). *S* составляющая эколого-ценотической стратегии проявляется у этого вида в избегании конкуренции с более поздно вегетирующими видами в сообществе через уход растений в состояние покоя. Как *R*-стратег, вид проявляет себя через интенсивное семенное и вегетативное размножение, расширяющее возможности в условиях отсутствия конкуренции занимать новые территории.

Таким образом, наши исследования позволяют охарактеризовать эколого-ценотическую стратегию *T. gesneriana* как смешанную стресс-толерантно-рудеральную (*SR*).

ВЫВОДЫ

Влияние выпаса приводит к значительному снижению жизнеспособности ценопопуляций *T. gesneriana*. Остальные негативные факторы в меньшей степени оказывают воздействие на состояние популяций вида.

При нарастании уровня стресса происходит уменьшение размеров всех надземных органов растения. При этом увеличивается разброс по высоте и диаметру растений, но большинство параметров демонстрируют склонность к слабому снижению вариабельности при стрессе.

Для *T. gesneriana* характерна смешанная стресс-толерантно-рудеральная эколого-ценотическая стратегия. Вид обладает сравнительно узкой экологической амплитудой.

Авторы выражают благодарность за консультационную помощь доценту кафедры ботаники и экологии Саратовского национального исследовательского государственного университета имени Н. Г. Чернышевского, кандидату биологических наук Ольге Николаевне Давиденко.

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 16-04-00142).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алпатов И. С. Фенологическое наблюдение тюльпана Шренка в междуречье Оренбургской области // Наука вчера, сегодня, завтра : материалы VII междунар. науч.-практ. конф. Новосибирск : Изд-во «СибАК», 2013. С. 25 – 29.
- Боровиков В. П., Боровиков И. П. STATISTICA – Статистический анализ и обработка данных в среде Windows. М. : Информ.-издат. дом «Филинь», 1998. 608 с.
- Введенский И. А. Тюльпан – *Tulipa* // Флора СССР. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1935. Т. 4. С. 320 – 364.

Горбунов В. С., Горин В. И., Маевский В. В., Баяков Д. А. Экологическая оценка естественных кормовых угодий с помощью шкал Л. Г. Раменского / ФГНУ РосНИИСК «Россорго». Саратов, 2010. 82 с.

Горин В. И., Болдырев В. А. Расширение шкал Раменского. Дополнение шкал данными по экологии видов флоры Саратовской области. Saarbrücken, Deutschland : LAPLAMBERT Academic Publishing, 2013. 62 с.

Давиденко Т. Н., Давиденко О. Н., Пискунов В. В., Болдырев В. А. Многомерные методы статистического анализа данных в экологии : учеб. пособие для студ. биол. фак. Саратов : Изд-во Саратов. ун-та, 2006. 56 с.

Джапова Р. Р., Хулхачева Г. С., Чоникова К. Ю. Эколого-биологические особенности ценопопуляции тюльпана Геснера (т. Шренка) на каштановых почвах // Проблемы сохранения и рационального использования биоразнообразия Прикаспия и сопредельных регионов : материалы VII междунар. науч.-практ. конф., посвящ. 40-летию Калмыцкого гос. ун-та. Элиста : Изд-во Калм. гос. ун-та, 2010. С. 26 – 29.

Злобин Ю. А. Принципы и методы изучения ценологических популяций растений Казань : Изд-во Казан. ун-та, 1989. 146 с.

Иибирдин А. Р., Ишмуратова М. М. Адаптивный морфогенез и эколого-ценологические стратегии выживания травянистых растений // Материалы докл. VII Всерос. популяционного семинара / Коми науч. центр Уральского отд-ния РАН. Сыктывкар, 2004. Ч. 2. С. 113 – 120.

Иибирдин А. Р., Ишмуратова М. М., Журнова Т. В. Стратегии жизни ценопопуляции *Cephalanthera rubra* (L.) Rich. на территории Башкирского гос. заповедника // Вестн. Нижегород. ун-та им. Н. И. Лобачевского. Сер. Биология. 2005. Вып. 1(9). С. 85 – 98.

Ишмуратова М. М., Иибирдин А. Р. Об онтогенетических аспектах эколого-ценологических стратегий травянистых растений // Материалы докл. VII Всерос. популяционного семинара / Коми науч. центр Уральского отделения РАН. Сыктывкар 2004. Ч. 1. С. 98 – 99.

Литвинская С. А. Тюльпан Шренка – *Tulipa schrenkii* Regel // Красная книга Российской Федерации (растения и грибы). М. : Т-во науч. изд. КМК, 2008. С. 333 – 334.

Миркин Б. М., Наумова Л. Г. Наука о растительности : (история и современное состояние основных концепций). Уфа : Гилем, 1998. 413 с.

Миркин Б. М., Усманов И. Ю., Наумова Л. Г. Типы стратегий растений : место в системах видовых классификаций и тенденции развития // Журн. общ. биологии. 1999. Т. 60, № 6. С. 581 – 594.

Мордак Е. В. Род 15. Тюльпан – *Tulipa* L. // Флора европейской части СССР. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1979. Т. 4. С. 232 – 236.

Мордак Е. В. Что такое *Tulipa schrenkii* Regel и *T. heteropetala* Ledeb. (Liliaceae)? // Новости систематики высших растений. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1990. Т. 27. С. 27 – 32.

Муллабаева Э. З., Бикбулатова А. Т. О некоторых характеристиках стратегии выживания *Tulipa biebersteiniana* в условиях Южного Урала // Материалы докл. VII Всерос. популяционного семинара / Коми науч. центр Уральского отделения РАН. Сыктывкар, 2004. Ч. 1. С. 148 – 149.

Перегрим М. М., Мойсієнко І. І., Перегрим Ю. С., Мельник В. О. *Tulipa gesneriana* L. (Liliaceae) в Україні. Київ : Київський університет, 2009. 135 с.

Поканинов Л. Б., Куйкунов И. И. Биология и ритмы развития тюльпана Шренка на островах озера Маньч-Гудило // Экология и природная среда Калмыкии : сб. науч. тр. гос. природного биосферного заповедника «Черные земли» / М-во природных ресурсов РФ. Элиста, 2005. С. 46 – 50.

Пряхина С. И., Фридман Ю. Н., Васильева М. Ю. Мониторинг климата Саратовской области // Изв. Саратов. ун-та. Нов. серия. Сер. Науки о Земле. 2006. Т. 6, вып. 1. С. 15 – 18.

ОСОБЕННОСТИ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ СТРАТЕГИИ *TULIPA GESNERIANA*

Работнов Т. А. Изучение ценологических популяций в целях выяснения «стратегий жизни» видов растений // Бюл. МОИП. Отд. биологии. 1975. Т. 80, № 2. С. 5 – 17.

Раменский Л. Г. Избранные работы. Проблемы и методы изучения растительного покрова. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1971. 334 с.

Раменский Л. Г., Цаценкин И. А., Чижиков О. Н., Антипин Н. А. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М. : Сельхозгиз, 1956. 472 с.

Растительность Европейской части СССР / под ред. С. А. Грибовой, Т. И. Исаченко, Е. М. Лавренко. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1980. 429 с.

Сагалаев В. А. Сем. 39. Liliaceae Juss. – Лилейные // Флора Нижнего Поволжья. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2006. Т. 1. С. 355 – 368.

Худякова Л. П., Давиденко О. Н. Тюльпан Геснера – *Tulipa gesneriana* L. // Красная книга Саратовской области. Грибы. Лишайники. Растения. Животные. Саратов : Изд-во Торгово-промышленной палаты Саратов. обл., 2006. С. 81.

Шилова И. В., Петрова Н. А., Кашин А. С., Забалуев А. П. Характеристика сообществ с *Tulipa gesneriana* L. (Liliaceae) в Саратовской области // Биоразнообразии аридных экосистем. М. : Планета, 2014. С. 106 – 119.

Шилова И. В., Петрова Н. А., Кашин А. С. Особенности семенного размножения *Tulipa gesneriana* L. в естественных популяциях севера Нижнего Поволжья // Научный фонд «Биолог». 2015. № 5 (9). С. 19 – 23.

Янишевский Д. Е. Из жизни тюльпанов на Нижней Волге // Советская ботаника. 1934. № 3. С. 72 – 103.

Everett D. The genus *Tulipa* : Tulips of the world. Kew : Kew Publishing Royal Botanic Gardens, 2013. 416 p.

Grime J. P. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory // American Naturalist. 1977. Vol. 111. P. 1169 – 1194.

Grime J. P. Plant Strategies and Vegetation Processes. Chichester : J. Wiley Publisher, 1979. 222 p.

Grime J. P., Hodgson J. G., Hunt R. Comparative Plant Ecology : a Functional Approach to Communities of British Species. London : Unwin Hyman Publisher, 1988. 892 p.

Hammer O., Harper D. A. T., Ryan P. D. PAST : Palaeontological Statistics software package for education and data analysis // Palaeontological Electronica. 2001. Vol. 4, № 1. P. 1 – 9.

УДК 631.27(470.67)

**МЕЖПОПУЛЯЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ
ПРИЗНАКОВ ГЕНЕРАТИВНЫХ ОРГАНОВ
JUNIPERUS POLYCARPOS С. КОХ (CUPRESSÁCEAE, PINOPSIDA)
В ДАГЕСТАНЕ**

Г. А. Садыкова, З. М. Асадулаев

*Горный ботанический сад Дагестанского научного центра РАН
Россия, 367000, Махачкала, М. Гаджиева, 45
E-mail: sadykova_gula@mail.ru*

Поступила в редакцию 21.04.15 г.

Межпопуляционная изменчивость признаков генеративных органов *Juniperus polycarpus* С. Koch (Cupressáceaе, Pinopsida) в Дагестане. – Садыкова Г. А., Асадулаев З. М. – Представлен сравнительный анализ изменчивости весовых и морфометрических признаков генеративных органов пяти географически изолированных дагестанских популяций *Juniperus polycarpus* С. Koch (1849). Показана бóльшая зависимость признаков шишкоягод от конкретных условий территорий, чем признаков семян. Высказано предположение о генетическом характере различий между популяцией с высоты 1140 м и остальными дагестанскими популяциями *J. polycarpus* в силу пространственной их разобщенности и специфичности условий Внутреннегорного Дагестана по сравнению с условиями Предгорного Дагестана.

Ключевые слова: *Juniperus polycarpus*, межпопуляционная изменчивость, шишкоягоды, Предгорный и Внутреннегорный Дагестан.

Interpopulation variability of signs of the generative organs of *Juniperus polycarpus* С. Koch (Cupressáceaе, Pinopsida) in Dagestan. – Sadykova G. A. and Asadulaev Z. M. – The paper presents a comparative analysis of the variability of the weight and morphometric characters of the generative organs of five geographically isolated populations of *Juniperus polycarpus* С. Koch (1849) in Dagestan. The stronger dependence of the signs of gallberries than those of seeds on specific territorial conditions is shown. The genetic nature of the differences between the 1,140 m height populations of *J. polycarpus* and the other Dagestan ones due to their spatial fragmentation and specificity of the conditions of the Innermountain Dagestan in comparison with the Piedmont Dagestan is suggested.

Key words: *Juniperus polycarpus*, interpopulation variability, gallberry, Piedmont and Innermountain Dagestan.

DOI: 10.18500/1684-7318-2016-2-222-229

ВВЕДЕНИЕ

Сохранение биоразнообразия растений невозможно без тщательного изучения популяций видов, при котором первоочередное значение придается изучению их пространственной дифференциации, численности, структуры и оценки гетерогенности по морфологическим и иным признакам (Путенихин, и др., 2005).

Исследование закономерностей внутривидовой изменчивости дает возможность более глубокого познания микроэволюционных процессов, происходящих под влиянием условий среды. Наиболее информативными при этом считаются признаки генеративной сферы (Мамаев, 1973; Петрова, Санников, 1996).

МЕЖПОПУЛЯЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПРИЗНАКОВ

Такие исследования приобретают особую актуальность при изучении природных популяций редких и исчезающих видов для оценки их биологического потенциала, прогнозирования перспектив воспроизводства и сохранения. В Дагестане одним из таких видов является *Juniperus polycarpus* С. Koch.

Исследования по данному виду в Дагестане сведены к изучению возрастной структуры популяции Высокогорного Дагестана (Алиев и др., 2010).

В настоящей работе дан сравнительный анализ изменчивости весовых и морфометрических признаков генеративных органов географически изолированных дагестанских популяций *J. polycarpus*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Изучение популяций *J. polycarpus* проводилось на основе анализа изменчивости количественных признаков (масса, длина, ширина, количество) шишкоягод и семян в зависимости от природно-климатических условий.

Четыре популяции (153, 650, 878 и 900 м н. у. м.) произрастают небольшими массивами на слонах передовых хребтов Предгорного Дагестана в пределах 50 км, где материнскими почвообразующими породами являются песчаники и известняки. Различия условий произрастания здесь больше связаны с экспозицией склонов, чем с географическими координатами. Пятая популяция произрастает на склонах Богосского хребта, на границе Внутреннегорного и Высокогорного Дагестана. Почвы здесь формировались на сланцах и частично на известняках. По занимаемой территории и численности внутреннегорная популяция значительно превосходит предгорные популяции.

Для изучения было отобрано по 30 шишкоягод с 10 деревьев из каждой популяции. Всего обработано 1500 шишкоягод по 7 признакам. Ниже представлены географические координаты мест сбора шишкоягод *J. polycarpus*:

Популяции	Высота, м. н. у. м.	Координаты		Экспозиция склона	Крутизна склона
		с.ш.	в.д.		
Миатлинская	153	43°03'54.8"	46°49'51.2"	С	40–45°
Талгинская	650	42°52'59.8"	47°24'30.7"	Ю	35–45°
Дубкинская	878	42°59'51.7"	46°51'42.6"	СВ	20–40°
Губденская	900	42°32'47.4"	47°28'74.9"	ЮВ	40–45°
Урчухская	1140	42°20'11.4"	46°27'15.2"	ЮВ	40–45°

Анализ изменчивости признаков генеративной сферы проводился с учетом методических разработок, описанных в работах М. М. Магомедмирзаева (1973, 1976, 1977, 1990), Н. В. Глотова (1983), С. А. Мамаева (1973), Л. А. Животовского (1980), В. А. Драгавцева (2005). Обработка полученных данных проведена с использованием программы Statistica 5.5 и методов многомерной статистики.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

На основе полученных данных (табл. 1) установлено преобладание показателей признаков шишкоягод в дубкинской популяции (463.7 мг – масса, 9.7 мм – длина, 10.1 мм – ширина) и низкие показатели массы шишкоягод (332.5 мг) в ми-

атлинской популяции, несмотря на близкое их произрастание. Высокая вариабельность массы шишкоягод (48.5%), при минимальных показателях ширины шишкоягоды (8.9 мм) отмечена в талгинской популяции. Наименьшие размеры (длина шишкоягоды 8.4 мм) при низкой изменчивости (по 9.5%) длины и ширины шишкоягоды выявлены в урчухской популяции.

Таблица 1

Межпопуляционная изменчивость количественных признаков шишкоягод и семян *Juniperus polycarpus* (2014 г.)

Популяции	Масса шишкоягоды, мг	Длина шишкоягоды, мм	Ширина шишкоягоды, мм	Количество семян, шт.	Масса семени, мг	Длина семени, мм	Ширина семени, мм
Миатлинская	332.5 ± 5.0 26.0	9.4 ± 0.05 9.7	9.8 ± 0.06 10.0	4.4 ± 0.06 23.8	22.4 ± 0.19 30.6	5.5 ± 0.02 10.3	2.6 ± 0.01 18.7
Талгинская	393.2 ± 11.0 48.5	8.6 ± 0.08 15.5	8.9 ± 0.07 14.0	3.3 ± 0.06 32.6	20.2 ± 0.26 40.1	5.0 ± 0.02 14.4	2.5 ± 0.02 23.7
Дубкинская	463.7 ± 8.68 32.4	9.7 ± 0.06 10.3	10.1 ± 0.07 11.4	4.5 ± 0.06 22.6	21.2 ± 0.23 40.4	5.1 ± 0.02 14.1	2.5 ± 0.01 19.5
Губденская	438.9 ± 7.72 30.5	8.9 ± 0.05 10.2	9.4 ± 0.07 12.2	3.3 ± 0.07 35.5	18.4 ± 0.23 39.5	4.8 ± 0.02 14.8	2.5 ± 0.02 25.4
Урчухская	358.9 ± 5.6 26.8	8.4 ± 0.05 9.5	9.2 ± 0.05 9.5	3.6 ± 0.09 42.3	13.4 ± 0.29 71.4	4.0 ± 0.03 25.4	2.1 ± 0.02 36.3
Общее	397.4 ± 3.74 36.5	9.0 ± 0.03 12.4	9.5 ± 0.03 12.3	3.8 ± 0.03 34.0	19.4 ± 0.12 45.0	4.9 ± 0.01 18.6	2.5 ± 0.01 25.3

Примечание. В числителе – $\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$, в знаменателе – CV, %.

Наиболее мелкие семена (масса – 13.4 мг, длина – 4.0 мм, ширина – 2.1 мм) при высокой изменчивости показателей (CV 71.4, 25.4, 36.3% соответственно) обнаружены в урчухской (высокогорной) популяции. Тогда как наибольшие показатели (масса – 22.4 мг, длина – 5.5 мм, ширина – 2.6 мм) и меньшая изменчивость семян (30.6, 10.3, 18.7% соответственно) характерна для миатлинской популяции.

Стабильность признаков семян при высоких абсолютных показателях в миатлинской популяции можно однозначно объяснить стабильностью процессов опыления, оплодотворения, а также питания семян, что указывает на благоприятность условий (северный склон и низкий высотный уровень произрастания) для растений *J. polycarpus*. На больших высотах произрастания (урчухская популяция – 1140 м н. у. м.) разнокачественность семян усиливается, что предположительно может быть следствием ухудшения комплекса условий среды с высотой над уровнем моря для развития семян у растений *J. polycarpus*.

Наибольшее количество семян в шишкоягодах в миатлинской и дубкинской популяциях (1304 и 1394 шт. соответственно) также подтверждает наличие здесь более благоприятных условий для *J. polycarpus* (табл. 2).

Для этих популяций выявлено и наиболее стабильное число семян (4 и 5) в шишкоягодах (70% в дубкинской, 73% в миатлинской популяций). В урчухской, талгинской и губденской популяциях 4–5-семянных шишкоягод меньше (43, 39, 38% соответственно). Много здесь шишкоягод с двумя и тремя семенами, что подтверждено количественным анализом семян в трехстах шишкоягодах, собранных в

МЕЖПОПУЛЯЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПРИЗНАКОВ

каждой популяции. Увеличение количества и веса семян в популяциях *J. polycarpus* объясняется успешностью полового размножения (Некрасова, 1985), благоприятными условиями произрастания (Мухамедшин, Таланцев, 1982; Сунцов, 1985) и отсутствием энтомовердителей и паразитов (Варданян, 1979; Daneshvar et al., 2014). В нашем случае большое значение, видимо, имеет и произрастания особей данных популяций на склонах северных экспозиций, где складываются более благоприятные условия по влажности почвы.

Таблица 2

Частоты шишкоягод по количеству семян в различных популяциях

Популяции	Частоты групп шишкоягод по количеству семян									Всего семян
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	
Миатлинская	0	7	40	134	85	23	9	1	1	1304
Талгинская	5	73	98	82	37	5	0	0	0	988
Дубкинская	1	3	35	113	97	43	7	1	0	1364
Губденская	11	73	91	88	27	7	3	0	0	980
Урчухская	33	42	65	64	66	26	3	1	0	1018

По результатам дисперсионного анализа различия между выборками значительны по всем признакам на высоком уровне значимости ($p < 0.01$). При этом влияние внешних условий (как комплексного фактора) наиболее сильно проявилось в показателях признаков «длина семени» – 32.3% и «длина шишкоягоды» – 18.5% (табл. 3).

Таблица 3

Коэффициенты корреляции и детерминации для признаков шишкоягод *Juniperus polycarpus* по итогам регрессионного анализа

Признаки	Масса шишкоягоды	Длина шишкоягоды	Ширина шишкоягоды	Масса семени	Длина семени	Ширина семени
h^2 – влияние внешних факторов, %	11.3	18.5	12.8	12.9	32.3	9.1
r – коэффициент корреляции	0.20	-0.17	-0.05	-0.25	-0.43	-0.17
r^2 – влияние высоты, %	4.0	2.89	0.3	6.3	18.5	2.89

Наибольшее влияние высотного фактора по итогам регрессии проявилось на показателях длины семени (18.5%) и массы семени (6.3%), что логично с учетом большей генетической детерминированности этих признаков (см. табл. 3).

Дискриминантный анализ показателей семян (табл. 4) не выявил 100%-ной корректности прогноза ни для одной выборки.

Наблюдается значительный разброс признаков, квалифицированных по собственным популяциям – от 0.1% у выборки с высоты 650 м (Талгинское ущелье) до 60.5% – с высоты 153 м (Миатли). Всего 2 семени отнесены к собственно талгинской выборке, основная доля семян которой (75.4%) квалифицирована как миатлинская и дубкинская (878 м) популяции. Подобная картина наблюдается и для объединенных показателей всех семян: 31.9% – миатлинская популяция и 39.6% – дубкинская популяция.

Таблица 4

Классификационная матрица выборок показателей шишкоягод и семян по результатам дискриминантного анализа

		Признаки шишкоягод / признаки семян				
Высота, м н. у. м.	Корректность прогноза, %	153	650	878	900	1140
		$p = 0.20 /$ $p = 0.23$	$p = 0.20 / p$ $= 0.17$	$p = 0.20 /$ $p = 0.24$	$p = 0.20 /$ $p = 0.17$	$p = 0.20 /$ $p = 0.19$
153	74.2/60.5	222/794	7/0	30/438	2/47	38/33
650	42.3/0.10	25/267	127/1	25/478	74/96	49/146
878	38.3/43.7	93/523	31/0	115/596	25/86	36/158
900	41.1/14.3	8/199	90/1	39/453	123/139	39/183
1140	48.0/58.5	6/43	32/0	55/303	63/105	144/637
Всего	48.7/37.8	354/1826	287/2	264/2268	287/473	306/1157

Оценка различий признаков шишкоягод популяций на основе дискриминантного анализа (см. табл. 4) также не выявила 100%-ной корректности прогноза ни для одной из выборок. Наиболее специфичной оказалась выборка с высоты 153 м (74.2%), наименее специфичной – выборка с высоты 878 м (38.3%). В целом корректность прогноза по признакам шишкоягод выше, чем по признакам семян.

Специфичность признаков выборок, выявленная дискриминантным анализом, отражает, на наш взгляд, прежде всего значительное различие условий произрастания популяций. Кроме того, различия между признаками, по которым дискриминируются выборки, могут быть связаны и с достаточно глубокими адаптивными микроэволюционными изменениями. Мы полагаем, что относительно низкая корректность прогноза показателей выборок с высот 650, 878 и 900 м н. у. м. связана со сходными условиями их произрастания на отрогах передовых хребтов, а различия экспозиций склонов не вызывают дискриминирующие их изменения.

Кроме того, высокая корректность прогноза показателей признаков шишкоягод указывает и большую их зависимость от конкретных условий территорий. Наоборот, низкая корректность прогноза признаков семян подчеркивает независимость их показателей от условий произрастания и сохранение определенных генетически обусловленных значений независимо от изменяющихся условий среды.

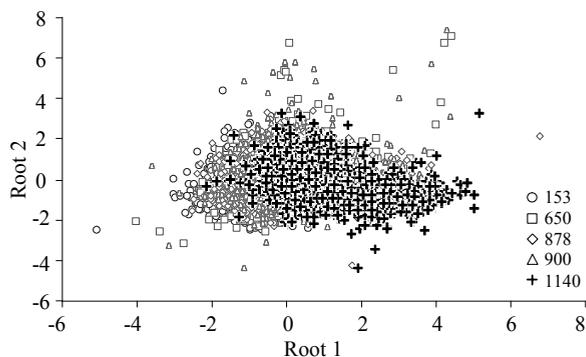


Рис. 1. Области рассредоточения точек множества признаков семян *Juniperus polycarpus* для различных популяций

Для определения вероятности того, что некоторый набор точек в N -мерном евклидовом пространстве принадлежит конкретному множеству, применяют различные методы многомерной статистики. Для признаков шишкоягод и семян нами вычислено расстояние Махаланобиса (рис. 1). Выбор этого показателя обусловлен тем, что в нашем случае распределение точек множества

МЕЖПОПУЛЯЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПРИЗНАКОВ

признаков семян в пространстве не сферическое, а эллипсоидное (см. рис. 1). Поэтому при определении вероятности принадлежности точки к определенной совокупности необходимо учитывать не только расстояние до центра масс, но и направление до него. Расстояние Махаланобиса учитывает такое положение точек и представляет собой именно расстояние между заданной точкой и центром масс, делённое на ширину эллипсоида в направлении заданной точки.

В нашем случае выявлена значительная дистанция между выборками с высот 153 и 650 м, 153 и 900 м по признакам шишкоягод, а также между выборкой с высоты 1140 м и остальными выборками по признакам семян (табл. 5).

Таблица 5

Расстояния Махаланобиса для признаков шишкоягод и семян *Juniperus polycarpus* различных популяций

Высота	Расстояния Махаланобиса между выборками (по признакам семян)			
	G_1:153	G_2:650	G_3:878	G_4:900
G_2:650	0.6032			
G_3:878	0.3324	0.0483		
G_4:900	0.9854	0.0762	0.2340	
G_5:1140	4.3627	1.8763	2.4127	1.4130
	(по признакам шишкоягод)			
G_2:650	6.040525			
G_3:878	1.819422	2.578563		
G_4:900	5.540728	0.403441	2.044331	
G_5:1140	3.511697	1.057875	1.783268	0.812276

Можно утверждать, что различия между выборками с высот 153, 878, 900 и 650 м не столь значительны и, на наш взгляд, связаны только с некоторыми особенностями микроусловий произрастания на отрогах передовых хребтов Дагестана. Между выборкой с высоты 1140 м и остальными выборками выявлено многократное превышение расстояний Махаланобиса. Это дает нам основание утверждать о существовании

значительных различий генетического характера между урчухской и остальными популяциями *J. polycarpus* в результате адаптации первой к условиям Внутреннегорного Дагестана.

Корреляционный анализ биоморфологических показателей кустов со средними показателями размерных и ве-

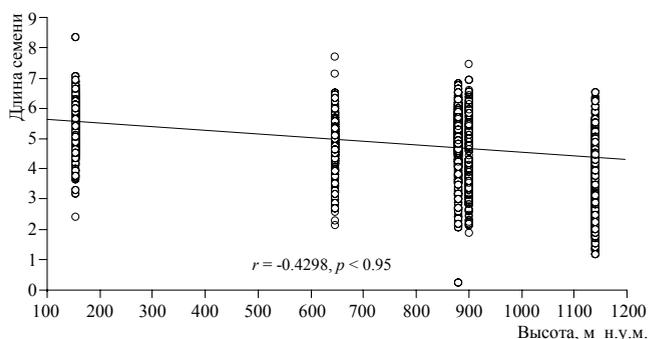


Рис. 2. Зависимость длины семени *Juniperus polycarpus* от высоты

совых признаков плодов показал незначительные как положительные, так и отрицательные недостоверные связи. Положительная ($r = 0.72$) на высоком уровне значимости ($p < 0.05$) связь установлена лишь для диаметра кроны и длины семени, а отрицательная связь ($r = -0.64$) – для высоты куста и его урожайности.

По результатам регрессионного анализа выявлена достоверная положительная связь массы плодов с высотой над уровнем моря ($r = 0.20$) и достоверные отрицательные связи других признаков плода и семян в диапазоне от $r = -0.05$ для ширины шишкоягоды до $r = -0.43$ для длины семени (рис. 2).

ВЫВОДЫ

1. На основе дискриминантного анализа показана большая корректность прогноза и зависимость показателей признаков шишкоягод от условий территорий, чем признаков семян. Низкая корректность прогноза признаков семян обусловлена большей независимостью их показателей от изменяющихся условий произрастания.

2. Значительное различие значений расстояния Махаланобиса для групп признаков шишкоягод с высоты 153 м (миатлинская популяция) и остальными популяциями Предгорного Дагестана связано со специфичностью условий произрастания этой популяции на склонах северной солярности в отличие ориентаций склонов других популяций.

3. Между выборкой с высоты 1140 м и остальными выборками выявлено многократное превышение расстояний Махаланобиса по признакам семян, что позволяет утверждать о существовании различий генетического характера между урчухской и остальными популяциями *J. polycarpus* в результате адаптации первой к существенно различающимся условиям Внутреннегорного Дагестана.

4. Показано, что влияние биоморфологических показателей кустов на размерные и весовые признаки плодов незначительное. По результатам регрессионного анализа выявлена достоверная положительная связь массы плодов с высотой над уровнем моря мест произрастания популяций *J. polycarpus*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алиев Х. У., Асадулаев З. М., Абакарова Б. А., Хасаева З. Б. Оценка состояния популяции *Juniperus polycarpus* С. Koch в Высокогорном Дагестане // Natural preservation of botanical gardens at modern times. Baku : Elm, 2010. P. 417 – 423.

Варданян Ж. А. Аридные редколесья Вайка и пути их восстановления // Биол. журн. Армении. 1979. Т. 32, № 1. С. 51 – 56.

Глотов Н. В. Оценка генетической гетерогенности природных популяций : количественные признаки // Экология. 1983. № 1. С. 3 – 9.

Драгацев В. А. О «пропастях» между генетикой и селекцией растений и путях их преодоления // Идентифицированный генофонд растений и селекция / Всерос. науч.-исслед. ин-т растениеводства им. Н. И. Вавилова. СПб., 2005. С. 13 – 19.

Животовский Л. А. Меры популяционной изменчивости комплекса количественных признаков // Журн. общ. биологии. 1980. Т. 41, № 2. С. 177 – 191.

Магомедмирзаев М. М. Популяционные методы фенотипики количественных признаков растений. Сообщение I. Дисперсионный анализ // Генетика. 1973. Т. 9, № 9. С. 143 – 152.

МЕЖПОПУЛЯЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПРИЗНАКОВ

Магомедмирзаев М. М. О проблемах морфологического измерения и счета с позиций феноетики растений // Журн. общ. биологии. 1976. Т. 37, № 3. С. 331 – 342.

Магомедмирзаев М. М. Анализ структуры изменчивости морфологических признаков высших растений и его использование в решении общих и прикладных задач популяционной биологии : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Л., 1977. 36 с.

Магомедмирзаев М. М. Введение в количественную морфогенетику. М. : Наука, 1990. 230 с.

Мамаев С. А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений (на примере сем. Pinaceae на Урале). М. : Наука, 1973. 284 с.

Мухамедшин К. Д., Таланцев Н. К. Можжевельниковые леса. М. : Лесная пром-сть, 1982. 184 с.

Некрасова Т. П. Практические аспекты проблемы опыления и оплодотворения в семеноводстве хвойных // Половое размножение хвойных растений : тез. докл. II Всесоюз. симп. / под ред. Т. П. Некрасовой / Ин-т леса и древесины им. В. Н. Сукачева СО АН СССР. Новосибирск, 1985. С. 28 – 30.

Петрова И. В., Санников С. Н. Изоляция и дифференциация популяций сосны обыкновенной. Екатеринбург : Изд-во УрО РАН, 1996. 246 с.

Путенихин В. П., Шигапов З. Х., Фарукишина Г. Г. Ель сибирская на южном Урале и в Башкирском Предуралье (популяционно-генетическая структура). М. : Наука, 2005. 180 с.

Сунцов А. В. О некоторых причинах снижения семенной продуктивности сосны обыкновенной на южном пределе ее произрастания // Половое размножение хвойных растений : тез. докл. II Всесоюз. симп. / под ред. Т. П. Некрасовой / Ин-т леса и древесины им. В. Н. Сукачева СО АН СССР. Новосибирск, 1985. С. 111 – 112.

Daneshvar A., Tigabu M., Karimidoost A., Farhadi M., Oden P. C. Growth characteristics and reproductive output of dwarf mistletoe-infected *Juniperus polycarpus* in Iran // J. of Forestry Research. 2014. Vol. 25, № 4. P. 827 – 834.

УДК 631.467.2

ДОЖДЕВЫЕ ЧЕРВИ (LUMBRICIDAE, ANNELIDA) КАК КОМПОНЕНТ ИСКУССТВЕННЫХ ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМ В ПОЛУПУСТЫНЕ СЕВЕРНОГО ПРИКАСПИЯ

М. Л. Сиземская, Т. С. Всеволодова-Перель

Институт лесоведения РАН

Россия, 143030, Московская обл., Одинцовский р-н, с. Успенское, Советская, 21

E-mail: sizem@mail.ru

Поступила в редакцию 10.08.15 г.

Дождевые черви (Lumbricidae, Annelida) как компонент искусственных лесных экосистем в полупустыне Северного Прикаспия. – Сиземская М. Л., Всеволодова-Перель Т. С. – Анализируются результаты продолжающегося на протяжении 50 лет эксперимента по интродукции вида *Eisenia nordenskioldi* в массивные насаждения дуба черешчатого (*Quercus robur* L.) в полупустыне Северного Прикаспия. Рассмотрено изменение количественного соотношения массовых видов дождевых червей в связи с ростом и состоянием лесных культур, а также их воздействие на лугово-каштановые почвы.

Ключевые слова: дождевые черви, насаждения дуба, интродукция, трансформация почв.

Earthworms (Lumbricidae, Annelida) as a component of artificial forest ecosystems in the Northern Caspian semi-desert. – Sizemskaya M. L. and Vsevolodova-Perel T. S. – The results of the ongoing 50-year experiment of introduction of the *Eisenia nordenskioldi* species into massive oak plantations (*Quercus robur* L.) in the Northern Caspian semi-desert are analyzed. The change of the quantitative proportion of the dominant earthworm species due to the growth and conditions of forest cultures as well as their impact on the meadow-chestnut soils is considered.

Key words: earthworms, oak forest plantations, introduction, soil transformation.

DOI: 10.18500/1684-7318-2016-2-230-239

ВВЕДЕНИЕ

Состав и структура почвенного населения беспозвоночных являются не только показателем складывающихся почвенных условий, но одновременно и фактором их изменений (Гиляров, 1965). При этом не только почвы, но и весь биогеоценоз в целом отражает и определяет их особенности. Изучение взаимодействия искусственных лесных насаждений и почвенных беспозвоночных в аридных регионах позволяет выявить основные закономерности их функционирования в условиях недостаточного увлажнения и высоких температур. Ранее было показано, что в отличие от целины, где под травянистой растительностью наиболее массовую группу в почвенном населении составляют растительоядные жесткокрылые (Всеволодова-Перель, 2002, 2009; Всеволодова-Перель, Колесников, 2010; Хрулева и др., 2011), в лесных насаждениях одним из важнейших агентов разложения становятся участвующие в переработке опада сапротрофные личинки двукрылых (Всеволодова-Перель, 2002, 2006, 2009; Всеволодова-Перель, Сиземская, 2007; Всеволодова-Перель и др., 2010). Велика также роль в этом процессе дождевых червей

(Lumbricidae). Результатам их изучения на протяжении 50-летнего эксперимента по интродукции вида *E. nordenskioldi* в массивные насаждения дуба черешчатого (*Quercus robur* L.) в связи с ростом и состоянием этих культур и посвящена данная работа.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проведены на Джаныбекском стационаре Института лесоведения РАН. Он организован в 1950 г. в составе Комплексной экспедиции АН СССР по вопросам полезащитного лесоразведения с целью разработки научно обоснованных приемов лесомелиорации в условиях полупустыни Северного Прикаспия. Стационар расположен в междуречье Волги и Урала в 30 км к северу от оз. Эльтон на Прикаспийской низменности, которая представляет собой дельтово-морскую аккумулятивную равнину раннехвалынского возраста. Она приурочена к безводной и недренированной части Волго-Уральского междуречья и относится к Джаныбекскому плоскоравнинному суглинистому солонцово-пустынно-степному падинному району (Копыл, Николаев, 1984).

Климат района характеризуется ярко выраженной континентальностью и засушливостью, что свойственно полупустыням суббореального пояса. Это проявляется, прежде всего, в многократном превышении испаряемости (около 1000 мм) над осадками (около 300 мм), а отличительной особенностью погодных условий является неустойчивость атмосферного увлажнения. Среднегодовая температура воздуха 6,9°, летом иногда достигает +42°, зимой -38°. Глубина промерзания почв может составлять до одного метра (Биогеоценотические основы..., 1974).

В почвенном покрове солонцы занимают 40 – 60% площади, лугово-каштановые почвы – до 15%, светло-каштановые почвы – до 25%, что обусловлено ярко выраженным микрорельефом. Мезопонижения рельефа (большие падины) глубиной до 1 – 1,5 м занимают площадь 10 – 20%, в них развиты лугово-каштановые незасоленные почвы с периодически промывным типом водного режима (Роде, Польский, 1961). Это приводит к формированию под западинами и падинами линз пресных грунтовых вод, имеющих гидрокарбонатно-кальциевый состав и с минерализацией 0,2 – 0,4 г/л. Уровень их залегания составляет 5 – 7 м. На лугово-каштановых почвах больших педин развиты разнотравно-злаковые растительные сообщества с продуктивностью до 30 ц/га (Гордеева, Ларин, 1965).

Именно на этих участках возможно создание лесных насаждений без предварительной мелиорации.

Объектами исследования стали культуры дуба 1951 г. посадки, расположенные в пределах одной педины, где находится дендрарий. Сюда в 1966 г. из Саратовской области было доставлено несколько сот особей дождевых червей вида *E. nordenskioldi* (Арнольди и др., 1971). Они населяют верхний слой почвы и лесную подстилку, питаются листовым опадом и почвенным детритом. Кроме интродуцированного, здесь локально встречается вид *Aporrectodea rosea*, завезенный сюда случайно, вероятно, с посадочным материалом. Этот вид относится к дождевым червям, питающимся содержащимся в почве детритом и гниющими корнями растений, в связи с чем особенно велика их роющая роль.

Учеты почвенной мезофауны, начатые в 1965 – 1967 гг. (Арнольди и др., 1971), с нерегулярной периодичностью продолжались до 2003 г., в 2014 – 2015 гг. были возобновлены. Использовали метод раскопок с применением ручной разборки. Площадь каждой пробы – 0.25 м², глубиной до 30 см. Обычно на исследованном участке закладывали не менее 4 площадок. Исследования проводили в конце апреля – мае, а иногда также осенью, если выпадало достаточно дождей. Образцы почв исследовали стандартными методами в 5-кратной повторности (Воробьева, 1998). В 2014 г. определение содержания органического углерода в исследуемых образцах провели с помощью CHNOS-элементного анализатора Vario MicroCube (Elementar Analysensysteme GmbH).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

На Джаныбекском стационаре культуры дуба черешчатого на лугово-каштановых почвах в понижениях мезорельефа (больших падинах) начали выращивать с начала 1950-х гг. Небольшие многорядные массивы различались способом создания (из желудей и посадкой двухлетних семян), географическим происхождением посадочного материала, разными фенологическими формами (ранняя var. praecox Czern. и поздняя var. tardiflora Czern.), составом (чистые и смешанные). Всего было создано около 12 га культур.

До 30-летнего возраста на многих участках в период интенсивного роста дуба, оцениваемого Ia – III классом бонитета, проводились преимущественно низовые 1 – 7-кратные рубки ухода (Сапанов, 2003, 2005). В 43 – 45-летнем возрасте (к середине 1990-х гг.) средняя высота отдельных древостоев достигала 14 – 16 м в зависимости от способов ведения хозяйства (табл. 1).

Таблица 1

Таксационные характеристики и сохранность культур дуба черешчатого на падинах (Сапанов, 2005, с нашими дополнениями, 2015)

Параметры	Годы				История выращивания
	1978	1995	2000	2015	
Возраст, лет	28	45	50	65	До 1970 г. 5-кратные умеренные рубки ухода, далее санитарные. В 1990-е гг. начинается распад насаждения, внедряется самосев кустарников
Высота, м	13.0	14.9	14.7	15.0	
Диаметр, см	12.8	23.2	20.7	22.0	
Кол-во, шт./га	1770	760	Нет данных	240	
Сухостой, %	0	17	79	85	
Сомкнутость крон, %	100	60	5	Разомкнуты	

К сожалению, в это же время (в 40 – 45-летних насаждениях) начинается распад срединной части массивов вследствие усыхания дуба. Гибель каждого дерева происходит в течение нескольких лет. Состояние ухудшается постепенно: разреживается крона, появляются побеги из спящих почек на стволе (так называемые «водяные» побеги). Признаков суховершинности не наблюдается, наоборот, листья приурочены к вершинным ветвям дерева. В последний год листья распускаются на оставшихся живых побегах (в том числе и на «водяных»), однако к осени

ДОЖДЕВЫЕ ЧЕРВИ (LUMBRICIDAE, ANNELIDA) КАК КОМПОНЕНТ

дерево полностью усыхает. Причем, такой сценарий гибели характерен для деревьев всех рангов развития, вплоть до господствующих, вне зависимости от географического происхождения желудей, феноформы (Сапанов, 2005).

К началу 2000 г. на некоторых участках внутри многорядных насаждений наблюдался почти полный распад древостоя дуба 50-летнего возраста. Наиболее вероятной причиной гибели деревьев внутри насаждения является ухудшение влагообеспеченности за счет прогрессирующего засоления пресных грунтовых вод до пороговой величины – 6 г/л, после которой уменьшается их использование, тогда как ранее пресные грунтовые воды обеспечивали более 60% от всей эвапотранспирации насаждений (Сапанов, 2002, 2005). Отсутствие затоплений падьины в течение последних 14 лет и, соответственно, невосполнение линзы пресных грунтовых вод усугубляют ситуацию (Сапанов, 2010).

Из-за размыкания древесного полога в насаждения начинает проникать самосев лесных пород, преимущественно кустарников: боярышников однопестичного (*Crataegus monogyna* Jacq.) и полумягкого (*C. submollis* Sarg.), ирги (*Amelanchier spicata* (Lam.) C. Koch), смородины золотой (*Ribes aureum* Pursh.), крушины (*Rhamnus cathartica* L.), черемухи (*Padus virginiana* (L.) Mill.). Изменяется сомкнутость, освещенность и, как следствие, температурный и водный режимы почв. Большему иссушению почв способствует поверхностная корневая система кустарников.

К 2014 г., по сравнению с началом 2000-х, состояние деревьев дуба еще более ухудшилось. В срединной части насаждения полог дуба оказался полностью разомкнут, оставшиеся единичные деревья дуба продолжают усыхать (см. табл. 1). К этому времени в пределах исследованного насаждения сформировался густой подлесок высотой 5 – 6 м из клёна остролистного (*Acer platanoides* L.) с долей участия 20 – 30%, единично груши обыкновенной (*Pyrus communis* L.), ирги высотой 1 – 3 м (20 – 30% участия), боярышника высотой до 1.5 м и черемухи высотой до 1 м (по 10% участия), клёна татарского высотой до 0.5 м. Сомкнутость подлеска превысила 70%. Травянистая растительность под ним отсутствует, лишь в небольших окнах, свободных от древесно-кустарниковой растительности, продолжает произрастать интродуцированный ландыш майский (*Convallaria majalis* L.).

Таким образом, меняется облик насаждения, превращающегося из высокоствольного лесного массива в низкорослые заросли с единичным включением сохранившихся деревьев дуба.

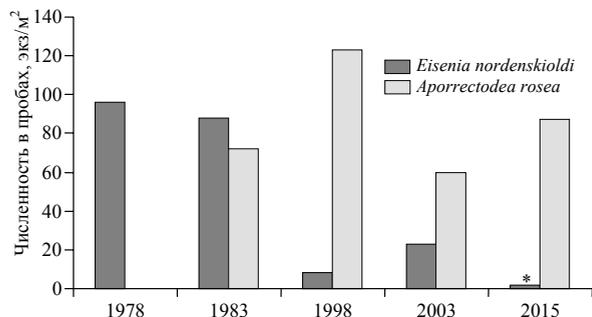
Такое развитие насаждений и, соответственно, среды обитания, повлияло на состав и деятельность почвенных беспозвоночных и, в том числе, дождевых червей – одной из массовых групп в составе мезофауны.

Особенности населения дождевых червей. Создание искусственных лесных насаждений, как отмечалось ранее, сопровождается коренной перестройкой почвенного населения (мезофауны), его трофической структуры. Уже в молодых 16 – 17-летних насаждениях дуба черешчатого начинают доминировать сапротрофные беспозвоночные. Первоначально, однако, они были представлены сорными видами, такими как гусеницы сенной совки (*Orthopygia rubidalis*), питающимися обычно сухими травянистыми растениями. Их доля в почвенном населении беспозво-

ночных достигала 60%. В дальнейшем, уже в средневозрастных насаждениях, формируется полноценный сапротрофный комплекс, в котором в качестве содоминантов появляются личинки двукрылых: бибионид (*Bibionidae*) и типулид (*Tipulidae*), составляющих до 20% в количественном отношении (Арнольди и др., 1971; Всеволодова-Перель, Сиземская, 2000). Однако их деятельность ограничивается поверхностным, подстилочным слоем почвы. С этим была связана предпринятая попытка ввести в почвенное население лесных насаждений, произрастающих в падинах, дождевых червей. Это казалось возможным, поскольку на приусадебных участках и в старых заброшенных плодовых садах здесь встречались люмбрициды, принадлежащие к космополитной партеногенетической форме *A. rosea*. Однако для интродукции был выбран другой вид, *E. nordenskioldi*, в отличие от собственнопочвенной *A. rosea*, способный использовать в качестве пищи лесной опад. Как и у многих других люмбрицид, активность этого почвенно-подстилочного вида прерывается при неблагоприятных гидротермических условиях, но с их изменением обычно достаточно быстро восстанавливается.

Оказалось, что *E. nordenskioldi* в местных условиях способен успешно размножаться, поэтому не возникает необходимости в каком-либо дополнительном вмешательстве. В дальнейшем с нерегулярными промежутками здесь проводились лишь количественные учеты.

Высокая численность этого вида наблюдалась в пробах 1978 г. и 1983 г. (рисунок). В неблагоприятном 1998 г. их численность сократилась, в среднем до 8 экз./м², однако к моменту следующего учета в 2003 г. она вновь несколько возросла. В дальнейшем сокращение их численности продолжилось, как показали учеты 2014 –



2015 гг. К этому времени *E. nordenskioldi* выбывает из числа доминантов (см. рисунок), но сохраняется в составе фауны (Всеволодова-Перель, Сиземская, 2000; Всеволодова-Перель и др., 2010).

Изменение количественного соотношения массовых видов дождевых червей в процессе распада дубовых насаждений. * – *Eisenia nordenskioldi* в эти годы выбывает из числа доминантов, но остается в составе фауны, тогда как *Aporrectodea rosea*, встречавшаяся локально, распространяется по всей территории насаждения

Эти изменения могут быть вызваны комплексом воздействия абиотических и биотических факторов. К ним следует отнести отсутствие поверхностного стока талых вод в падины в период 1995 – 2010 гг. (ранее пополнение происходило через каждые 3 – 6 лет), что существенным образом ухудшило водный

режим почв в насаждении (особенно весной, в период наибольшей активности червей). Кроме того, в начале 2000-х гг. произошло резкое осветление участка вследствие массовой гибели дуба (Сапанов, 2005, 2010). В дальнейшем, в результате

ДОЖДЕВЫЕ ЧЕРВИ (LUMBRICIDAE, ANNELIDA) КАК КОМПОНЕНТ

спонтанного появления самосева, начал формироваться затеняющий древесно-кустарниковый полог. На уменьшении численности *E. nordenskioldi* могло сказаться более быстрое весеннее иссушение поверхностных слоев почвы корнями растений.

Кроме исследованного насаждения *E. nordenskioldi* единично встречается также и за его пределами в пробах, взятых в 2015 г., в других культурах дуба, находящихся на расстоянии 200 м. Это обстоятельство свидетельствует о том, что при изменении условий этот вид может вернуть себе утраченные позиции, вновь достигнув высокого уровня численности.

В отличие от *E. nordenskioldi*, у *A. rosea* численность в годы учетов оставалась довольно высокой, в пределах от 60 до 123 экз./м² (см. рисунок).

Полученные результаты позволяют рассматривать названные виды любрицид в условиях данного региона как взаимозамещающие. Это обусловлено их значительными экологическими различиями и, прежде всего, их реакциями на изменение гидротермических условий. При подсыхании верхнего слоя почвы *E. nordenskioldi* уходит в глубину, но обычно не более чем на 15 – 20 см от поверхности почвы. При устойчивом изменении к лучшему эти черви довольно быстро вновь становятся активны. Собственнопочвенные *A. rosea* менее требовательны к влажности почвы, но при неблагоприятных для них условиях они уходят на глубину до 40 см и более. При этом червь свертывается клубком внутри предварительно построенной им земляной капсулы. В таком состоянии *A. rosea* могут оставаться длительное время, вплоть до момента, когда происходит достаточно глубокое промачивание почвы.

Имеет значение также то, что в этом регионе встречается широко распространенная партеногенетическая форма *A. rosea*. Известно, что партеногенез обеспечивает возможность резкого увеличения численности потомства. Ареал амфимиктической, размножающейся половым путем формы более ограничен. На севере Италии она встречается в местах произрастания дуба пушистого, не образующего обычно сплошных массивов. Амфимиктические *A. rosea* отмечены на Кавказе в кустарниковых зарослях-шибляках, куртины которых перемежаются с полянами (Всеволодова-Перель, 1997). Как и у *E. nordenskioldi*, у амфимиктических *A. rosea*, в отличие от партеногенетической формы, процессу откладки коконов должно предшествовать спаривание.

Для размножения *A. rosea* условия более благоприятны на открытых участках, где при выпадении осадков глубокое промачивание почвы происходит быстрее. В значительной степени условия, складывающиеся в последние десятилетия в насаждениях дуба, где из-за их распада образуется все больше «окон», а древесный полог разомкнут, способствуют расселению этого вида.

Результаты воздействия дождевых червей на почву под дубовым насаждением. Некоторые особенности изменения строения лугово-каштановых почв под воздействием массивных лесных насаждений и деятельности дождевых червей *E. nordenskioldi* описаны нами ранее (Всеволодова-Перель, Сиземская, 1989, 2000, 2005, 2010; Сиземская, 2013).

Отмечалось, что в культурах дуба появляется лесная подстилка мощностью 0 – 3 см, представляющая собой слой неразложившегося до конца листового опада

(АО1), у контакта с почвой частично перемешанного с копролитами дождевых червей. Соответственно, и запас подстилки в нем характеризуется наиболее низким показателем (1.09 кг/м^2) по сравнению с данными, полученными на других пробных площадях (Оловяникова, 2000; Всеволодова-Перель, Сиземская, 2005), в частности, в естественных спирейниках, колковых насаждениях из вяза приземистого и дуба (в среднем 3.1 кг/м^2). При этом в лесных насаждениях основная масса подстилки сосредоточена в хорошо разложившемся слое АОЗ, который отличается от АО1 не только значительно более высокой зольностью (56% против 26%), но и тем, что с переходом от верхнего слоя к нижнему (АОЗ) заметно сужается отношение C/N (с 23 до 18). Происходит и подщелачивание нижней части подстилки – рН возрастает с 6.12 до 7.21.

Однородный в целинных условиях гумусовый горизонт в ходе лесомелиорации дифференцируется. За 50-летний период выращивания дубового насаждения к началу 2000-х гг. с 35-летним сроком интродукции дождевых червей в лугово-каштановой почве произошло увеличение общей мощности гумусового горизонта с 30 до 34 см и усложнение строения гумусового профиля, что проявляется в его разделении на три подгоризонта: $A1^I$ – с копрогенной, зернистой структурой, связанной с активной деятельностью дождевых червей, $A1^{II}$ – с мелкокомковатой (1 – 2 см) и крупнокомковатой (до 3 см) и в $A1^{III}$ – с блоково-комковатой структурой (до 5 см) (Верба и др., 2005).

Биогенная переработка способствует появлению ярко выраженной копрогенной структуры в гор. А1, содержание фракций 7 – 5 мм, соответствующих размерам копролитов, во фракционном составе почв увеличивается в 6 – 7 раз, а коэффициент структурности возрастает с 0.55 до 4.08.

Почвы под насаждениями, в отличие от целины, характеризуются меньшей плотностью, более высокой пористостью и водопроницаемостью, а также повышенной гумусированностью (табл. 2), особенно там, где ранее были интродуцированы дождевые черви.

Таблица 2

Некоторые физико-химические показатели верхнего (0 – 10 см) слоя гумусового горизонта лугово-каштановых почв больших падин ($n = 5$)

Участок	рН	Объемная масса, г/см^3	Скорость впитывания 100 мм, мин.	Кэфф. структ.	C, %	Запас гумуса, кг/м^2	N общий, %	C/N
Целина	7.30–7.44	1.30±0.03	85	0.55	2.62±0.35	1.75	0.25±0.02	10.48
					1.98±0.18	3.11	0.19±0.06	10.44
Насаждение дуба, 50 лет	6.43–6.86	1.04±0.02	22	4.08	4.12±0.30	2.21	0.34±0.04	12.12
					3.07±0.38	3.85	0.24±0.05	12.86

Примечание. В числителе – в слое 0 – 3 см, в знаменателе – в слое 3 – 10 см.

В этих почвах усиливается вертикальная дифференциация гумусового горизонта по агрегированности и содержанию гумуса. При микроморфологическом исследовании выявлена трансформация микроформ органического вещества: мягкий, темно-серый дисперсный гумус (исходно степной мулль) целинных почв ста-

ДОЖДЕВЫЕ ЧЕРВИ (LUMBRICIDAE, ANNELIDA) КАК КОМПОНЕНТ

новится относительно более грубым – коричневато-бурым сгустковым гумусом (лесной мулль), обогащенным размельченными растительными остатками на разных стадиях разложения биотой (Верба и др., 2005).

Исследованные почвы в гумусовом горизонте содержат более 2.5% $C_{орг}$, и по этому показателю они близки к южным черноземам и темно-каштановым почвам (Орлов, 1990). По результатам анализов, проведенных в 2014 г., содержание $C_{орг}$ в слое 0 – 5 см лугово-каштановых почв под 65-летним насаждением дуба составляло $4.85 \pm 0.93\%$, в слое 5 – 10 см – $2.29 \pm 0.37\%$. Относительно показателей для 50-летнего насаждения (см. табл. 2) это увеличение достоверно и подтверждает выявленную тенденцию к накоплению органики почвой.

С использованием этих данных мы подсчитали, какое количество гумуса было накоплено в слое 0 – 10 см за 65 лет произрастания дубовых насаждений, в том числе с 50-летним участием дождевых червей после их интродукции. Эта величина составляет 1.53 кг/м^2 и представляется нам существенной, учитывая скорость накопления и доступность гумуса и других питательных веществ для растений. В частности, отмечалась роль дождевых червей в переходе прочно связанного калия в более подвижные соединения, доступные для растений (Basker et al., 1992), что также было подтверждено и для насаждений дуба черешчатого Джаныбекского стационара (Кулакова, 2010).

Таким образом, длительное (около 50 лет) воздействие дождевых червей на лугово-каштановые почвы и в целом на массивное насаждение из дуба черешчатого можно рассматривать как важный фактор трансформации компонентов искусственных лесных экосистем и их долговременного функционирования.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

За 65 лет функционирования искусственных лесных насаждений из дуба черешчатого, созданных на лугово-каштановых почвах понижений мезорельефа в полупустыне Северного Прикаспия, произошла существенная перестройка комплекса почвенной мезофауны. Изученные насаждения дуба по составу почвенных сапрофагов наиболее близки к юго-восточным лесостепным дубравам на темно-серых лесных почвах.

Деятельность интродуцированных в падину под массивные насаждения из дуба черешчатого почвенно-подстилочных дождевых червей *Eisenia nordenskioldi* и случайно занесенных сюда червей почвенного вида *Aporrectodea rosea* приводит к дополнительному накоплению в почве гумуса, способствует формированию высокой биогенной агрегированности почвы, определяет изменение процессов гумусообразования, а также влияет на состояние и доступность питательных элементов: азота, фосфора и калия. Это связано с функционированием лесного биогеоценоза и, в первую очередь, с принципиальным изменением круговорота веществ, одним из основных звеньев которого становятся накопление и разложение лесного опада.

После интродукции длительное время дождевые черви остаются важным и постоянным компонентом искусственных лесных экосистем. Их воздействие, активность и соотношение численности видов находятся в зависимости от происходящих в дубовом насаждении сукцессий. Сохранность в фауне на протяжении

50 лет интродуцированного вида *E. nordenskioldi* дает основание предполагать, что этот вид может вернуться в состав доминантов при соответствующем изменении условий. Взаимозаменяемость и продолжительность существования дождевых червей в жестких климатических условиях указывает на успешность и целесообразность таких зоомелиоративных мероприятий.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 13-04-00469).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Арнольди К. В., Перель Т. С., Шарова И. Х. Влияние искусственных лесных насаждений на почвенных беспозвоночных глинистой полупустыни // Животные искусственных лесных насаждений в глинистой полупустыне. М. : Наука, 1971. С. 34 – 55.

Биогеоценологические основы освоения полупустыни Северного Прикаспия. М. : Наука, 1974. 360 с.

Верба (Лебедева) М. П., Ямнова И. А., Сиземская М. Л. Эволюция свойств темноцветных черноземовидных почв больших палин Северного Прикаспия при выращивании массивных лесных насаждений // Почвоведение. 2005. № 11. С. 1297 – 1309.

Воробьева Л. А. Химический анализ почв. М. : Изд-во МГУ, 1998. 272 с.

Всеволодова-Перель Т. С. Дождевые черви фауны России : Кадастр и определитель. М. : Наука, 1997. 102 с.

Всеволодова-Перель Т. С. Население почвенных беспозвоночных мезофауны в комплексной полупустыне Прикаспия и его изменение при создании защитных лесных полос // Зоол. журн. 2002. Т. 81, № 3. С. 298 – 305.

Всеволодова-Перель Т. С. Формирование населения почвенных беспозвоночных (мезофауны) в лесных насаждениях комплексной полупустыни Прикаспия // Зоол. журн. 2006. Т. 85, № 11. С. 1327 – 1332.

Всеволодова-Перель Т. С. Состав почвенного населения глинистой полупустыни. Эколого-фаунистическая характеристика почвообитающих видов беспозвоночных // Животные глинистой полупустыни Заволжья (конспекты фаун и экологические характеристики). М. : Т-во науч. изд. КМК, 2009. С. 135 – 149.

Всеволодова-Перель Т. С., Колесников А. В. Количественная характеристика почвенного населения комплексной полупустыни Северного Прикаспия // Почвоведение. 2010. № 11. С. 1381 – 1386.

Всеволодова-Перель Т. С., Сиземская М. Л. Интродукция дождевых червей в почву под лесными насаждениями в Прикаспии // Почвоведение. 1989. № 5. С. 136 – 141.

Всеволодова-Перель Т. С., Сиземская М. Л. Изменение почвенной мезофауны и некоторых свойств лугово-каштановой почвы при лесоразведении в Прикаспии // Почвоведение. 2000. № 11. С. 1356 – 1364.

Всеволодова-Перель Т. С., Сиземская М. Л. Лесная подстилка и роль почвообитающих беспозвоночных в ее формировании в условиях глинистой полупустыни Северного Прикаспия // Почвоведение. 2005. № 7. С. 864 – 870.

Всеволодова-Перель Т. С., Сиземская М. Л. Пространственная структура почвенного населения глинистой полупустыни Северного Прикаспия // Изв. РАН. Сер. биологическая. 2007. № 6. С. 748 – 754.

Всеволодова-Перель Т. С., Сиземская М. Л., Колесников А. В. Изменение видового состава и трофической структуры почвенного населения при создании искусственных лесных насаждений в полупустыне Прикаспия // Поволж. экол. журн. 2010. № 2. С. 142 – 150.

Гиляров М. С. Зоологический метод диагностики почв. М. : Наука, 1965. 275 с.

ДОЖДЕВЫЕ ЧЕРВИ (LUMBRICIDAE, ANNELIDA) КАК КОМПОНЕНТ

Гордеева Т. К., Ларин И. В. Естественная растительность полупустыни Прикаспия как кормовая база животноводства. М. : Наука, 1965. 160 с.

Копыл И. В., Николаев В. А. Физико-географическое районирование Прикаспийской низменности по материалам космической съемки // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 5. География. 1984. № 1. С. 65 – 70.

Кулакова Н. Ю. Влияние лесомелиорации на содержание основных элементов питания в лугово-каштановой почве западин полупустыни Северного Прикаспия // Агрохимия. 2010. № 5. С. 22 – 28.

Оловяникова И. Н. Особенности лесной подстилки в насаждениях вяза приземистого с колониями грачей // Почвоведение. 2000. № 11. С. 1349 – 1355.

Орлов Д. С. Гумусовые кислоты почв и общая теория гумификации. М. : Изд-во МГУ, 1990. 325 с.

Роде А. А., Польский М. Н. Почвы Джаньбекского стационара, их морфологическое строение, механический и химический состав и физические свойства // Тр. Почв. ин-та им. В. В. Докучаева. 1961. Т. 56. С. 3 – 214.

Сапанов М. К. Влагообеспеченность лесных культур на разных типах почв Северного Прикаспия // Почвоведение. 2002. № 9. С. 1089 – 1097.

Сапанов М. К. Экология лесных насаждений в аридных регионах. Тула : Гриф, 2003. 248 с.

Сапанов М. К. Причины усыхания культур дуба черешчатого на гидроморфных лугово-каштановых почвах Северного Прикаспия // Лесоведение. 2005. № 5. С. 10 – 17.

Сапанов М. К. Влияние изменения климата на обводненность Северного Прикаспия // Аридные экосистемы. 2010. Т. 16, № 5. С. 25 – 30.

Сиземская М. Л. Современная природно-антропогенная трансформация почв полупустыни Северного Прикаспия. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2013. 276 с.

Хрулева О. А., Чернов Ю. И., Коротяев Б. А., Питеркина Т. В. Жуки надсемейства Curculionioidea (Coleoptera) комплексной полупустыни в связи с изменением климата Северного Прикаспия // Зоол. журн. 2011. Т. 90, № 3. С. 311 – 324.

Basker A., Macgregor A., Rirkman J. Influence of soil ingestion by earthworms on the availability of potassium in soils : An incubation experiment // Biology and Fertility of Soils. 1992. Vol. 14, № 4. P. 300 – 303.

УДК 504.5:661+599.323.4+591.11

СИСТЕМА КРОВИ ЛЕСНЫХ ПОЛЁВОК (CRICETIDAE, RODENTIA) В УСЛОВИЯХ ПРОМЫШЛЕННОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ

Э. А. Тарахтий, С. В. Мухачева

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

Поступила в редакцию 28.12.14 г.

Система крови лесных полёвок (Cricetidae, Rodentia) в условиях промышленного загрязнения. – Тарахтий Э. А., Мухачева С. В. – Исследован комплекс параметров системы крови, концентрация тяжёлых металлов (Cu, Zn, Cd, Pb) в печени рыжей (*Clethrionomys glareolus*) и красной (*Clethrionomys rutilus*) полёвок с фоновой и техногенно загрязненной территорий. Установлено влияние тяжелых металлов на структуру эритроцитов, состав клеток крови, концентрацию клеток в кроветворных органах. Выявленные различия реакции системы крови рыжей и красной полёвок к условиям загрязнения обусловлены разными уровнями накопления поллютантов в организме.

Ключевые слова: промышленное загрязнение, тяжёлые металлы, структура и функция клеток крови, селезенка, костный мозг, *Clethrionomys glareolus*, *Clethrionomys rutilus*.

Blood system of voles under (Cricetidae, Rodentia) industrial pollution. – Tarakhtii E. A. and Mukhacheva S. V. – A complex of the blood system characteristics and the concentrations of heavy metals (Cu, Zn, Cd, and Pb) in the liver of bank voles (*Cl. glareolus*) and red voles (*Cl. rutilus*) from background and industrial polluted areas were studied. Heavy metals were found to affect the structure of erythrocytes, the blood cell composition and concentration in the hematopoietic organs. The revealed differences between the blood system's responses of bank and red voles to pollution conditions are due to different levels of the pollutant accumulation in the body.

Key words: industrial pollution, heavy metals, structure and function of blood cells, spleen, bone marrow, *Clethrionomys glareolus*, *Clethrionomys rutilus*.

DOI: 10.18500/1684-7318-2016-2-240-250

ВВЕДЕНИЕ

Длительное промышленное освоение Среднего Урала привело к интенсивному загрязнению природной среды, деградации естественных экосистем и, как следствие, к неблагоприятной экологической ситуации в регионе. Несмотря на наличие в природных экосистемах сложной барьерной системы, ограничивающей избыточное вовлечение химических элементов в биогенные циклы, загрязнение природной среды не исключает попадание загрязнителей (в том числе тяжёлых металлов) по трофической цепи в организм животного и человека (Безель, 2006). Для оценки состояния природных экосистем в качестве биоиндикаторов традиционно используют мелких млекопитающих (Гильденскиольд и др., 1992; Мухачева, Безель, 1995; Ковальчук и др., 2002; Козинец и др., 2007; Talmage, Walton, 1991).

СИСТЕМА КРОВИ ЛЕСНЫХ ПОЛЁВОК

О негативном влиянии тяжёлых металлов на организм животных и человека свидетельствуют результаты экспериментальных работ и натурных исследований (ATSDR, 1999 *a, b*, 2002, 2003). Накапливаясь в организме, тяжёлые металлы способны вызывать изменения нормального функционирования систем и органов вплоть до патологических (Куценко, 2002; Тугарев, 2003; Донник и др., 2007; Москвитина, Кохонов, 2012; Piao et al., 2003; Damek-Poprawa, Sawicka-Kapusta, 2004; Rogival et al., 2006). Оценить влияние условий измененной среды на организм, его адапционно-компенсаторные возможности позволяет изучение морфофизиологических показателей системы крови, выступающих в качестве чутких индикаторов экологического неблагополучия среды обитания (Рязанов и др., 2001; Козинец и др., 2007; Ильинских и др., 2011; Тарахтий, Мухачева, 2011; Tersago et al., 2004; Rogival et al., 2006).

Цель работы – определить концентрации тяжелых металлов (Cu, Zn, Cd, Pb) в организме лесных полёвок, населяющих территории в зоне действия крупного медеплавильного комбината; оценить влияние тяжёлых металлов на систему крови животных и адаптационные способности животного организма в условиях измененной среды.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объектом исследования выбраны два вида лесных полёвок: рыжая (*Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780) и красная (*Clethrionomys rutilus* Pall., 1779), различающихся по спектру кормовых объектов и требованиям к местообитанию, что в условиях мозаичного загрязнения может сказываться на аккумуляции в организме тяжелых металлов. Отлов животных проводили в июле 2007 – 2008 гг. в зоне действия Среднеуральского медеплавильного завода (1 – 2 км от факела выбросов, опытная территория) и на контрольном участке (в 30 км к западу от завода), где техногенная нагрузка приближалась к уровню регионального фона. Подробное описание участков приведено в опубликованных источниках (Мухачева, 2007). Исходный тип лесных сообществ – пихтово-еловый лес. Для отлова полёвок использовали трапиковые живоловки, которые устанавливали в линию по 25 шт. на 4 суток. Ловушки проверяли 2 раза в сутки, добытых животных содержали индивидуально в клетках на стандартном корме. В связи с наличием возрастной специфики в накоплении элементов в организме животных (Мухачева, Безель, 1995) в работе использовали только половозрелых сеголетов, сформированных в группы в зависимости от видовой принадлежности и участка отлова (табл. 1).

Таблица 1

Объем исследованного материала

Номер группы	Вид	Удаление от завода, км	Участок отлова	Число исследованных животных (самцов/самок)
1	<i>Cl. glareolus</i>	1–2	Опытный	4 (4/0)
2	<i>Cl. glareolus</i>	30	Контрольный	9 (7/2)
3	<i>Cl. rutilus</i>	1–2	Опытный	9 (8/1)
4	<i>Cl. rutilus</i>	30	Контрольный	4 (4/0)

В лаборатории у каждого животного под эфирным наркозом брали кровь из орбитального синуса и в течение 10 минут с момента взятия на гемоанализаторе Abacus junior vet (Австрия) определяли концентрацию эритроцитов, лейкоцитов, гемоглобина, гематокрит, содержание и концентрацию гемоглобина в эритроците, средний объем эритроцитов. С помощью Celloscope 401 (Lars Yungberg & Co, Швеция) определяли распределение эритроцитов по диаметру в диапазоне 3.5 – 8.9 мкм, всего 10 точек. Вычисляли толщину, сферичность (отношение диаметра к толщине), площадь поверхности эритроцитов каждого диаметра, концентрацию гемоглобина на единицу площади поверхности. Состав лейкоцитов исследовали на мазках, окрашенных по Паппенгейму, концентрацию ретикулоцитов – на мазках, окрашенных бриллиант-крезиловым голубым, активность системы пероксидаза-пероксид водорода лейкоцитов – на мазках по методу В. В. Роговина и П. Г. Бута (Способ определения активности..., 1994). У животных, забитых дислокацией шейных позвонков, определяли массу тела и селезенки, число клеток селезенки и костного мозга в бедренной кости с помощью камеры Горяева. Концентрацию эритроцитов и клеток костного мозга нормировали на массу тела. Концентрацию металлов (Pb, Cd, Cu, Zn) в печени определяли методом атомной абсорбции на спектрометре AAS 6 Vario (Analytik Jena AG, Германия) с использованием пламенного и электротермического варианта атомизации. Образцы высушивали, взвешивали (0.1 г) и озоляли методом мокрой минерализации в 65%-ной азотной кислоте в микроволновой печи MWS-2 (Berghof, Германия). Статистический анализ полученных данных проводили с помощью «Statistica for Windows» (дискриминантный, дисперсионный, ковариационный анализ), при оценке различий показателей ($p < 0.05$) использовали Tukey-тест для разного числа животных.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Масса тела животных из контрольных и опытных групп не различалась (у рыжей полёвки – 21.1 и 21.0, у красной – 19.9 и 19.4 г соответственно). По совокупности показателей системы крови изученные выборки в зависимости от видовой принадлежности и места отлова сформировали в плоскости двух первых дискриминантных функций различимые группы (табл. 2). Согласно классификационной матрице дискриминантного анализа однородность выборки животных групп 1, 3 и 4 составляет 100%, группы 2 – 80%.

Таблица 2
Результаты дискриминантного анализа показателей системы крови рыжей и красной полёвок

Номер группы	1	2	3	4
1		60.714*	38.894*	7.040*
2	222.617*		10.216*	23.000*
3	124.785*	32.777*		9.075*
4	51.627*	168.667*	62.391*	

Примечание. Цифрами обозначен номер группы полевок (см. табл. 1); над диагональю приведено F -значение, под диагональю – квадрат расстояния Махалобиса, * $p < 0.05$.

СИСТЕМА КРОВИ ЛЕСНЫХ ПОЛЁВОК

С помощью дисперсионного анализа установлено, что концентрации металлов в печени красной и рыжей полёвок (табл. 3) различаются между видами полёвок и участками отлова ($R\text{-Paо}_{12,47} = 9.682, p < 0.0001$). У рыжих полёвок с опытной территории больше Cd, чем у животных трех других групп: контрольных рыжих полёвок – в 16.8 раза, контрольных красных полёвок – в 17.5 раза, опытных красных полёвок – в 3.2 раза. В то же время Pb интенсивнее накапливался в печени красных полёвок опытной группы: его концентрация в 3.5 раза превышала средние значения, отмеченные для контрольных особей, в 1.8 раза – в сравнении с рыжими полёвками с опытного участка. Концентрации Cu и Zn в печени животных исследованных групп не различались. В целом уровни накопления тяжёлых металлов в организме лесных полёвок соответствуют данным литературы (Кохонов, 2005; Sawicka-Kapusta et al., 1987; Damek-Poprawa, Sawicka-Kapusta, 2004).

Таблица 3

Концентрации металлов в печени полёвок
с исследованных территорий, мкг/г сухой массы

Металл	Результаты дисперсионного анализа		Исследованная группа				$P < 0.05$
	$MS_{\text{ост}}$	$F_{3,21}$	1	2	3	4	
Cu	2.028	2.598**	10.47	9.22	10.75	8.76	–
Zn	108.02	1.298	102.05	89.99	92.14	91.70	–
Cd	7.223	51.724*	20.53	1.22	6.34	1.17	1–2, 3, 4
Pb	0.717	8.684*	1.39	0.62	2.55	0.73	2–3; 3–4
Zn/Cd	–	–	4.97	73.62	14.53	78.38	–

Примечание. $MS_{\text{ост}}$ – остаточный средний квадрат, $F_{3,21}$ – критерий, * $p < 0.05$, ** $p < 0.1$.

Данные о концентрациях металлов, полученные для небольшой выборки, в целом сопоставимы с результатами, полученными при анализе массовой (более 1500 особей) выборки (рис. 1). Для последней не отмечено значимых межвидовых и зональных отличий в уровнях накопления Cu и Zn, но зарегистрировано более интенсивное накопление Cd в печени рыжей полёвки, Pb – красной. Однако концентрации Pb и, особенно, Cd для малой выборки оказались существенно выше, чем для массовой. Данный факт может быть следствием высокой мозаичности загрязнения среды, специфики демографического состава населения, либо других неучтенных факторов.

Известно, что при пероральном попадании в организм тяжёлые металлы из просвета кишечника оседают на слизистую, далее поступают в кровь и неравномерно распределяются между органами, конкурируя с эссенциальными элементами за места связывания в клетке (Куценко, 2002; Тугарев, 2003; Кохонов, 2005; Гармаза, Слобожанина, 2014). Однако величина отношения Zn/Cd в печени рыжей полёвки с опытной территории существенно меньше, чем у красной (см. табл. 3), что обусловлено лишь высокой концентрацией Cd. У животных контрольной территории межвидовых отличий этого показателя не регистрировали.

При химическом загрязнении среды в организм одновременно может поступать несколько тяжёлых металлов, при этом их взаимодействие может вызывать

эффекты антагонизма, синергизма и аддитивного действия (Гильденскиольд и др., 1992; Безель, 2006). Оказывают ли негативное влияние на кровь тяжёлые металлы, накопленные в организме полёвок?

По данным двухфакторного дисперсионного анализа, установлено влияние загрязнения на концентрацию клеток в селезёнке ($F_{3,18} = 5.65, p < 0.037$) и костном мозге ($F_{3,18} = 6.49, p < 0.027$).

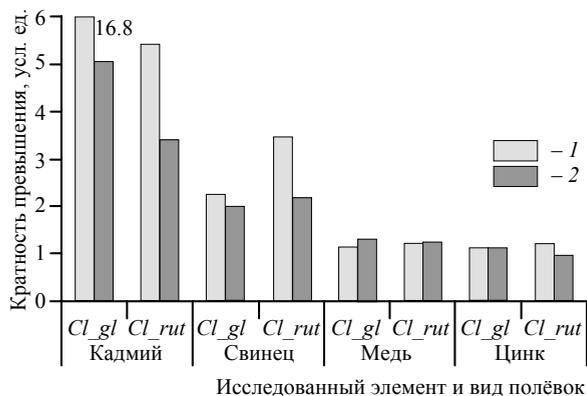


Рис. 1. Концентрация металлов в печени рыжей (*Cl_{gl}*) и красной (*Cl_{rut}*) полёвок с опытного участка по данным химического анализа малой (1) и массовой (2) выборок. По оси ординат приведена кратность превышения контрольных значений

С помощью ковариационного анализа показателей системы крови полёвок, где ковариатой взята концентрация каждого элемента в печени, установлено, что тяжёлые металлы ($p < 0.05$), и в большей мере Cd, оказывают влияние на параметры эритроцитов, состав клеток белой и красной крови, число клеток в селезёнке, Pb и Cu – на костный мозг (табл. 4). Так, у рыжей полёвки (рис. 2) в случае пары Cd – Zn возрастает ($p < 0.05$) концентрация лейкоцитов в крови (9.3 против 4.4 тыс./мкл), среди них – гранулоцитов (3.91 против 0.66 тыс./мкл), в случае Cd – Pb – метамиелоцитов (0.06 против 0.01 тыс./мкл). При этом снижается активность системы пероксидаза–пероксид водорода лейкоцитов (коэффициент активности 11.2 против 14.3 в контроле), что и компенсирует возросшее их число (см. рис. 2). Комплекс Cd – Pb – Zn сопровождается практически трехкратное возрастание числа моноцитов ($p < 0.07$) у рыжей полёвки, у красной же под влиянием только Cd, накопленного при этом в меньшей концентрации, оно менее выражено (см. табл. 3, 4). Снижение ($p < 0.04$) абсолютного (в 1.2) и относительного (в 1.4 раза) числа лимфоцитов, выявленное разными методами, может быть обусловлено действием Zn (см. рис. 2). Разнонаправленная реакция моноцитов и лимфоцитов, отмеченная и для крупных животных (Донник и др., 2007), интерпретируется как сдвиг иммунного ответа в сторону фагоцитоза. Эти клетки относят к ключевым в инициации и регуляции клеточного иммунитета, регуляции гемопоэза (Козинец и др., 2007). Влияние тяжёлых металлов на иммунную систему отмечено и у лесных мышей (Tersago et al., 2004).

Отклонения от контрольных значений отмечены у полёвок с загрязнённых территорий и в красной крови (см. рис. 2). Так, у рыжей полёвки изменяется состав эритроцитов, их сферичность, концентрация гемоглобина на единицу площади поверхности эритроцитов, что может быть обусловлено влиянием комплекса элементов (см. табл. 4). При анализе изменчивости числа эритроцитов диаметром 7.5 и 3.5 мкм (как и площади их поверхности) показано, что воздействие Cd при-

СИСТЕМА КРОВИ ЛЕСНЫХ ПОЛЁВОК

водит к увеличению числа клеток большего диаметра и снижению меньшего, Zn – противоположному действию, а Pb связано с увеличением числа и тех, и других (см. табл. 4, рис. 2). Показанное нами изменение состава эритроцитов у природных животных с загрязненных территорий другие исследователи наблюдали в эксперименте при длительной затравке крыс Cd (Тугарев, 2003). У особой красной полёвки в отличие от рыжей не изменяется число моноцитов (0.09 против 0.11 тыс./мкл, $p < 0.1$) и лейкоцитов (3.27 против 4.69 тыс./мкл в контроле); активность системы пероксидаза-эндогенная перекись водорода лейкоцитов выше, чем у рыжей (коэффициент активности 38.2 против 14.3), у особой с загрязненной территории он возрастает (44.8 против 38.2 у контрольных, см. рис. 2). Имеющую место тенденцию к изменению величин показателей можно связать с меньшим уровнем накопления металлов (см. табл. 3).

Таблица 4

Результаты ковариационного анализа показателей системы крови рыжей и красной полёвок, населяющих техногенно загрязненные территории

Зависимая переменная	Ковариата	b_i	s.e.(b_i)	β_i	$t(1)$	$p \leq$
Красная полёвка						
Эритроциты диаметром 3.5 мкм	Cu	-0.681	0.062	-0.720	-11.03	0.058
	Zn	0.159	0.009	1.262	18.661	0.034
	Cd	0.365	0.011	0.816	31.922	0.020
	Pb	-0.295	0.025	-0.311	-11.93	0.053
Число клеток в селезенке	Cd	0.142	0.033	0.923	4.287	0.008
Рыжая полёвка						
Гемоглобин/единица поверхности эритроцита	Cd	0.002	0.000	0.926	5.462	0.032
Эритроциты диаметром 6.8 мкм	Cd	0.067	0.013	0.968	5.254	0.034
Эритроциты диаметром 7.5 мкм	Zn	-0.009	0.002	-1.068	-5.021	0.037
	Cd	-0.030	0.007	-0.759	-4.364	0.049
	Pb	0.173	0.033	1.044	5.212	0.035
	Cu	0.044	0.013	0.759	3.337	0.079
Сферичность эритроцитов	Cd	-0.132	0.022	-0.820	-6.113	0.026
	Cu	-0.138	0.041	-0.593	-3.380	0.077
	Zn	0.020	0.006	0.567	3.456	0.074
Содержание гемоглобина в эритроците	Cd	0.655	0.231	0.771	2.841	0.030
Лейкоциты	Zn	-0.318	0.064	-0.934	-4.957	0.003
	Cd	0.859	0.289	0.478	2.977	0.025
Метамиелоциты	Cd	0.170	0.038	0.520	4.474	0.002
	Pb	0.583	0.135	0.462	4.324	0.003
Моноциты	Zn	-0.642	0.187	-0.832	-3.427	0.009
	Cd	2.418	0.893	0.501	2.708	0.027
	Pb	-11.94	3.168	-0.641	-3.768	0.005
Лимфоциты	Zn	0.917	0.330	0.946	2.774	0.024
Гранулоциты	Zn	-0.099	0.038	-0.550	-2.610	0.040
	Cd	0.808	0.170	0.853	4.748	0.003
Число клеток костного мозга в бедренной кости	Cu	4.031	0.818	1.389	4.927	0.004
	Pb	-5.661	2.078	-0.648	-2.725	0.042

Примечание. b_i – коэффициент регрессии (угол наклона), s.e.(b_i) – его стандартная ошибка, β_i – стандартизованный коэффициент регрессии, t – критерий Стьюдента, p – уровень значимости.

У обоих видов полёвок с загрязненных территорий возрастает число базофильных лейкоцитов, одной из функций которых является продукция супероксида и пероксида водорода, сжигающих активные радикалы, продуценты этих клеток оказывают влияние на пролиферативные процессы в тканях. Увеличение числа

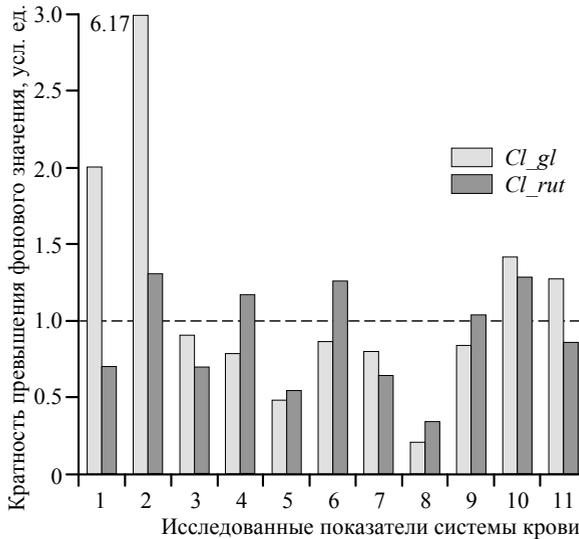


Рис. 2. Изменение показателей системы крови рыжей (*Cl_{gl}*) и красной (*Cl_{rut}*) полёвок с опытной территории относительно контроля. На контрольной территории значения исследованных показателей приняты за единицу: 1 – концентрация лейкоцитов, тыс./мкл; 2 – концентрация гранулоцитов, тыс./мкл; 3 – концентрация лимфоцитов, тыс./мкл; 4 – активность системы пероксидаза – эндогенная перекись водорода лейкоцитов; 5 – число клеток в селезёнке, млн/орган; 6 – концентрация клеток в селезёнке, млн/г массы селезёнки; 7 – концентрация клеток костного мозга, млн/бедро/г массы тела; 8 – концентрация ретикулоцитов, %; 9 – концентрация эритроцитов диаметром 6.1 мкм, млн/мкл; 10 – концентрация эритроцитов диаметром 3.5 мкм, млн/мкл; 11 – сферичность эритроцитов (отношение диаметра к толщине)

базофилов в крови крыс наблюдали при многократном введении Zn, суммарная доза которого не различалась с его концентрацией в норме (Piao et al., 2003). Также выявлено снижение числа ретикулоцитов (в 4.9 раза у рыжей и в 2.9 у красной), характеризующих состояние кроветворения в органах. Действительно, у рыжей полёвки клеток в костном мозге меньше (12.8 против 16.3 млн/бедро), что может быть связано с воздействием Pb и Cu, у красной – выше концентрация клеток в селезёнке (1.48 против 1.17 млн/г массы, $p < 0.05$), что, возможно, связано с действием Cd (см. рис. 2).

Установлена корреляция (при $p < 0.05$) ряда параметров крови и концентрации металлов в печени животных с загрязненной территории. Так, у красной полёвки концентрация Cu имеет связь с эритроцитами диаметром 3.5 и 6.8 мкм ($r = 0.79$ и 0.98 соответственно) и числом лимфоцитов ($r = -0.71$), Zn – с числом и площадью поверхности эритроцитов диаметром 8.2 мкм ($r = 0.91$). Для обоих металлов (Cu и Zn) выявлена прямая связь с объемом эритроцитов ($r = 0.79$ и 0.80), содержанием гемоглобина в клетке ($r = 0.79$ и 0.78), концентрацией нормированных к массе тела эритроцитов ($r = 0.79$ и 0.87) и обратная – с числом клеток костного мозга ($r = -0.76$ и -0.78). У рыжей полёвки коррелированы концентрация Cu, Cd и содержание гемоглобина в эритроците ($r = 0.99$), концентрация Zn и число моноцитов ($r = -0.98$), Cu ($r = 0.99$) и Pb ($r = 0.95$) – с активностью лейкоцитов.

СИСТЕМА КРОВИ ЛЕСНЫХ ПОЛЁВОК

О повышенной токсической нагрузке на организм полёвок с загрязненной территории свидетельствуют данные суточного потребления тяжёлых металлов с кормом. Так, у рыжей полёвки поступление Cd (мг/кг массы тела) у контрольных и опытных особей (соответственно) варьирует в пределах от 0.2 – 0.4 до 0.4 – 1.8, Pb – от 0.9 – 2.1 до 2.4 – 15.6, Cu – от 2.3 – 4.5 до 11.5 – 57.6, Zn – от 12.0 – 16.7 до 25.8 – 45.0 (Мухачева, 2005). Принимая во внимание прямую корреляцию содержания Cd в пище и крови (Гильденскиольд и др., 1992; Rogival et al., 2006), поглощенные полёвками дозы токсикантов, существенно ($p < 0.05$) превышающие контрольные значения, как и уровни нормы у разных видов животных (Кохонов, 2005; Донник и др., 2007; Москвитина, Кохонов, 2012; Rogival et al., 2006), не исключают развитие в организме патологических нарушений.

В рамках действующих токсических нагрузок на полёвок обнаруженные нами изменения гематологических показателей сопоставимы с результатами токсикологических экспериментов. Показано, что длительное поступление с питьевой водой в организм мышей солей Pb (0.3 мг/л) и Cd (0.01 мг/л) вызывает увеличение кислотной резистентности эритроцитов и количества ДНК-белковых сшивок в лимфоцитах селезёнки, уменьшение активности миелопероксидазы нейтрофилов (Рязанов и др., 2001). Схожие свойства эритроцитов и лейкоцитов нами выявлены у рыжей полёвки (Тарахтий, Мухачева, 2011). Установлено, что увеличение концентрации Cd (в пределах 4.79 – 7.28 мкг/л) и Pb (в пределах 25.96 – 41.57 мкг/л) в крови лесных мышей вызывает изменение гематологических характеристик и газотранспортной функции крови (Rogival et al., 2006). У красных полёвок, обитающих в среде с высоким природным содержанием Cd, найдены нарушения в числе и структуре хромосом клеток костного мозга, установлена прямая зависимость уровня цитогенетических нарушений от концентрации Cd в крови (Ильинских и др., 2011). Тяжёлые металлы оказывают вредное действие на все органы и ткани, ситуация усугубляется при дефиците в питании кальция, железа, полноценного белка, витаминов (Гармаза, Слобожанина, 2014), что вполне допустимо у исследованных нами животных, обитающих в условиях деградированной среды.

Если Cu и Zn выполняют в организме важнейшие физиологические функции, а механизмы минерального гомеостаза контролируют их содержание в органах и тканях, то Cd и Pb не относятся к эссенциальным элементам. Cd является одним из наиболее токсичных элементов, он может оказывать негативное влияние как непосредственно на клетки крови, так и предшественников эритро- и лейкопоэза (Тугарев, 2003). Согласно литературным данным токсическое влияние Pb на кровь связано с его воздействием на морфофункциональное состояние эритробластов и эритроцитов, нарушением в них биохимических процессов, что приводит к ускоренной их гибели (Куценко, 2002; ATSDR, 1999 a). Концентрация Pb в крови лабораторных животных в норме составляет 20 – 80 мкг/л, 350 мкг/л вызывает клинические симптомы (Rogival, 2006).

Между «эссенциальными» и токсичными свойствами Zn существует тонкая концентрационная грань, нарушение которой может привести к запуску процессов запрограммированной клеточной гибели. В эксперименте показано, что в крови крыс концентрация Zn (6.9 мкг/г), не отличающаяся от нормальной, накопленная

при многократном введении (7.31 мкг/г), вызывает увеличение числа базофилов в крови, микроядер – в костном мозге (Piao et al., 2003). По-видимому, действие Zn на параметры крови неслучайно выявлено и в нашем исследовании (см. табл. 4) при статистически незначимых концентрациях элемента в печени контрольных и опытных полевок (см. табл. 3). Увеличение концентрации ионов Zn в сыворотке крови человека (до 100 мкМ против физиологической концентрации 2 – 15 мкМ) незамедлительно вызывает морфологические изменения поверхности мембран эритроцитов, формы клеток; последнее отмечено нами и у полёвок с загрязненной территории. Эритроциты и их мембраны предлагается использовать в качестве биомаркера для оценки статуса Zn у человека (Гармаза, Слобожанина, 2014), что не исключает их применение и для мелких млекопитающих.

Cu в организме необходима для регулирования процессов образования гемоглобина и «созревания» эритроцитов, снабжения клеток кислородом. Ее дефицит, как и избыток, вызывает гемолиз эритроцитов и анемию. В усвоении и обмене Cu существует физиологический антагонизм с Zn, Pb, Cd, Sr, Ca и другими элементами (ATSDR, 2002). У рыжей полёвки антагонизм Zn и Cd отмечен для таких показателей, как концентрация лейкоцитов, моноцитов, состав и сферичность эритроцитов (см. табл. 4), практически ни для одного показателя не выявлено антагонизма Cu и Pb.

Выявленные нами изменения параметров крови на клеточном уровне хорошо согласуются с данными литературы. Так, например, показано, что увеличение концентрации Cd и Pb вызывает изменение гематологических характеристик и газотранспортной функции крови лесных мышей (Rogival et al., 2006), приводит к нарушениям числа и структуры хромосом клеток костного мозга. Установлена зависимость цитогенетических нарушений в костном мозге красных полёвок, обитающих в среде с высоким природным содержанием Cd, от накопления этого элемента в организме (Ильинских и др., 2011)

Результаты нашего исследования дают основание полагать, что изменчивость показателей системы крови животных из природных популяций, обитающих в условиях загрязнения среды выбросами медеплавильного производства, наряду с влиянием других, не рассмотренных в данной работе факторов, связана с воздействием комплекса тяжёлых металлов. Сопоставляя собственные и литературные данные можно заключить, что металлы могут оказывать влияние как непосредственно на клетки крови, так и на предшественников эритро- и лейкопоэза (Куценко, 2002; Тугарев, 2003; Гармаза, Слобожанина, 2014).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Для двух видов лесных полёвок (рыжей и красной), населяющих территории в зоне действия крупного медеплавильного производства, определены концентрации тяжёлых металлов в печени, установлено их влияние на показатели системы крови.

Выявлены межвидовые различия в аккумуляции Pb и Cd в печени полёвок с опытных территорий: рыжие полёвки интенсивно накапливали Cd (в 3.3 раза), красные – Pb (в 1.8 раза). Отмеченные различия обусловлены главным образом неодинаковым поступлением элементов с рационом. При этом полёвки с кон-

СИСТЕМА КРОВИ ЛЕСНЫХ ПОЛЁВОК

трольных территорий аккумулировали металлы в сходных количествах. Концентрации Cu и Zn не различались ни в одной из изученных групп.

В рамках наблюдаемых токсических нагрузок реакция параметров системы крови рыжей и красной полёвок не однотипна, что обусловлено как разным уровнем накопления металлов, так и разной их токсичностью. У обоих видов полёвок выявлено изменение состава клеток крови, структуры эритроцитов, снижение концентрации клеток в селезёнке и костном мозге. Установлена корреляция концентрации металлов в печени и изменения показателей системы крови. Влияние Cd найдено на клеточном, тканевом и органном уровне, Pb и Zn – на тканевом уровне. В механизме действия поступивших в организм токсических (Cd и Pb) и эссенциальных (Cu и Zn) элементов допускаются эффекты антагонизма, синергизма и аддитивного действия.

Изменения, выявленные на уровне клеток, тканей и органов, отражают согласованное взаимодействие изменчивости числа и состава клеток в крови и кровеносной ткани. Их можно отнести к адаптивным реакциям, направленным на устранение или ограничение влияния неблагоприятных внешних факторов, на поддержание гомеостаза, обеспечение относительного динамического равновесия внутренней среды и функций организма.

Мы не исключаем влияние на систему крови полёвок из природных популяций и других экзо- и эндогенных факторов, однако результаты исследования свидетельствуют о влиянии на показатели системы крови тяжёлых металлов, поступивших в организм полёвок.

Работа выполнена при финансовой поддержке Программы Уро РАН (проект № 15-3-4-28).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Безель В. С. Экологическая токсикология: популяционный и биоценотический аспекты. Екатеринбург : Изд-во «Голицынский», 2006. 280 с.
- Гармаза Ю. М., Слобожанина Е. И. Эссенциальность и токсичность цинка. Биофизические аспекты // Биофизика. 2014. Т. 59, вып. 2. С. 322 – 337
- Гильденскиольд Р. С., Новиков Ю. В., Хамидулин Р. С., Анискина Р. И., Винокур И. А. Тяжелые металлы в окружающей среде и их влияние на организм (обзор) // Гигиена и санитария. 1992. № 5 – 6. С. 6 – 9.
- Донник И. М., Шкуратова И. А., Шушарин А. Д., Верещак Н. А., Бейкин Я. Б. Влияние экологических факторов на организм животных // Ветеринария. 2007. № 6. С. 38 – 42.
- Ильинских Н. Н., Козлова С. А., Ильинских И. Н., Ильинских Е. Н., Юркин А. Ю. Цитогенетические изменения в костном мозге красной полевки (*Clethrionomys rutilus* Pall.), обитающей на территории с повышенным содержанием кадмия в окружающей среде (Республика Алтай) // Вестн. Том. гос. ун-та. Биология. 2011. № 2 (14). С. 110 – 116.
- Ковальчук Л. А., Сатонкина О. А., Тарханова А. Э. Тяжелые металлы в окружающей среде Среднего Урала и их влияние на организм // Экология. 2002. № 5. С. 358 – 361.
- Козинец Г. И., Высоцкий В. В., Захаров В. В., Оприщенко С. А., Погорелов В. М. Кровь и экология. М. : Практ. медицина, 2007. 432 с.
- Кохонов Е. В. Содержание и особенности накопления химических элементов в организме мелких млекопитающих юга Западной Сибири : автореф. дис. ... канд. биол. наук / Том. гос. ун-т. Томск, 2005. 19 с.

- Куценко С. А. Основы токсикологии. СПб. : Фолиант, 2002. 395 с.
- Москвитина М. С., Кохонов Е. В. Некоторые показатели состояния животных из разных популяций красной полевки (*Clethrionomys rutilus*) Горного Алтая // Вестн. Том. гос. ун-та. Биология. 2012. № 2 (18). С. 186 – 193.
- Мухачева С. В. Особенности питания рыжей полевки в условиях техногенного загрязнения среды обитания // Сиб. экол. журн. 2005. № 3. С. 523 – 533.
- Мухачева С. В. Особенности пространственно-временного размещения населения рыжей полевки в градиенте техногенного загрязнения среды обитания // Экология. 2007. № 3. С. 178 – 184.
- Мухачева С. В., Безель В. С. Уровни токсических элементов и функциональная структура популяций мелких млекопитающих в условиях техногенного загрязнения // Экология. 1995. № 3. С. 237 – 240.
- Рязанов И. А., Осипов А. Н., Сытин В. Д., Пучков П. В., Григорьев М. В. Изменения структурно-функциональных показателей клеток системы крови мышей при длительном воздействии свинца и кадмия // Токсикол. вестн. 2001. № 5. С. 2 – 5.
- Способ определения активности системы пероксидаза-эндогенная перекись водорода в крови на мазках : патент № 2021208 РФ, МПК G01N001/28 / В. В. Роговин, П. Г. Бут. № 4755113/14 ; заявл. 14.11.1989 ; опубл. 30.10.1994. Бюл. № 30.
- Тарахтий Э. А., Мухачева С. В. Характеристика системы крови рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*) в градиенте хронического химического загрязнения среды // Изв. РАН. Сер. Биол. 2011. № 5. С. 603 – 613.
- Тугарев А. А. Влияние кадмия на морфофункциональные характеристики эритроцитов : автореф. дис. ... канд. биол. наук / Моск. пед. гос. ун-т. М., 2003. 20 с.
- ATSDR. Cadmium – ATSDR Toxicological Profile, Atlanta, GA : Agency for Toxic Substances and Disease Registry, 1999 a. 391 p.
- ATSDR. Lead – ATSDR Toxicological Profile, Atlanta, GA : Agency for Toxic Substances and Disease Registry, 1999 b. 581 p.
- ATSDR. Copper – ATSDR Toxicological Profile, Atlanta, GA : Agency for Toxic Substances and Disease Registry, 2002. 248 p.
- ATSDR. Zinc – ATSDR Toxicological Profile, Atlanta, GA : Agency for Toxic Substances and Disease Registry, 2003. 303 p.
- Damek-Poprava M., Sawicka-Kapusta K. Histopathological changes in the liver, kidneys, and testes of bank voles environmentally exposed to heavy metal emissions from the steelworks and zinc smelter in Poland // Environmental Research. 2004. Vol. 96, № 1. P. 1 – 10.
- Piao F., Yokoyama K., Mab N., Yamauchi T. Subacute toxic effects of zinc on various tissues and organs of rats // Toxicology Letters. 2003. Vol. 145, № 1. P. 28 – 35.
- Rogival D., Sclleirs J., Wim De Coen, Verllagen R., Blust R. Metal blood level and hematological characteristics in wood mice (*Apodemus sylvaticus*) along a metal pollution gradient // Environmental Toxicology and Chemistry. 2006. Vol. 25, № 1. P. 149 – 157.
- Sawicka-Kapusta K., Gorecki A., Lange R. Heavy Metals in rodents from polluted forests in Southern Poland // Ecologia Polska. 1987. Vol. 35, № 2. P. 345 – 354.
- Talmage S. S., Walton B. T. Small mammals as monitors of environmental Contaminants // Reviews of Environmental Contamination and Toxicology. 1991. Vol. 119. P. 47 – 145.
- Tersago K., Coen W., Scheirs J., Vermeulen K., Blust R., Bockstaele D., Verhagen R. Immunotoxicology in wood mice along a heavy metal pollution gradient // Environmental Pollution. 2004. Vol. 132. P. 385 – 394.