



СОДЕРЖАНИЕ

- Антонова Е. П., Илюха В. А., Комов В. Т., Хижкин Е. А., Сергина С. Н., Гремячих В. А., Камшилова Т. Б., Белкин В. В., Якимова А. Е.** Содержание ртuti и антиоксидантная система у насекомоядных (Insectivora, Mammalia) и грызунов (Rodentia, Mammalia) различного экогенеза 371
- Жигилева О. Н., Култышева М. Е., Сватов А. Ю., Урюпина М. В.** Генетическое разнообразие популяций серебряного караса *Carassius auratus gibelio* (Cyprinidae, Cypriniformes) в зависимости от типа размножения и размера водоёма 381
- Кирдей Т. А., Веселов А. П.** Фитопротекторный эффект гумата аммония при высоких концентрациях меди в среде 390
- Литвинова Н. В., Федяева Л. А.** Влияние развития макрофитов в формировании структуры зоопланктона низовьев дельты р. Волги 399
- Олькова А. С., Березин Г. И., Ашихмина Т. Я.** Оценка состояния почв городских территорий химическими и эколого-токсикологическими методами 411
- Опарин М. Л., Кондратенков И. А., Опарина О. С., Мамаев А. Б., Тихомирова Е. И.** Статистический анализ влияния фактора беспокойства на формирование пространственной структуры заволжской популяции дрофы (*Otis tarda* L.) (Otidae, Aves). 424
- Розенцвет О. А., Нестеров В. Н., Богданова Е. С.** Физиолого-биохимические аспекты экологии галофитов 434
- Сапанов М. К.** Влияние природно-климатических факторов на численность сайгаков (*Saiga tatarica* Pall.) (Bovidae, Artiodactyla) в Волго-Уральском междуречье 445
- Трофимов И. А., Трофимова Л. С., Яковлева Е. П.** Развитие системного подхода к изучению сельскохозяйственных земель и управлению агроландшафтами 455
- Трусей И. В., Гуревич Ю. Л., Ладыгина В. П.** Влияние агрохимической обработки нефтезагрязненной почвы на динамику численности мезофильных и психрофильных микроорганизмов 467
- Харитонов С. П., Красильников Ю. И., Звонов Б. М., Золотарев С. С.** Восстановление исчезнувшей колонии озёрных чаек (*Larus ridibundus*) (Charadriiformes, Aves): роль раздражителей в формировании новых колоний птиц ... 476
- Цветкова А. А., Опарин М. Л.** Динамика численности и структуры сообществ мелких млекопитающих в саратовском Заволжье. 493
- Черноусова Н. Ф.** Динамика численности и демографической структуры популяций малой лесной мыши (*Apodemus uralensis* Pallas, 1811) (Rodentia, Muridae) на урбанизированных территориях южнотаёжной лесной зоны 507



CONTENTS

Antonova E. P., Ilyukha V. A., Komov V. T., Khizhkin E. A., Sergina S. N., Gremyachikh V. A., Kamshilova T. B., Belkin V. V., and Yakimova A. E. Mercury content and antioxidant system in insectivorous (Insectivora, Mammalia) and rodents (Rodentia, Mammalia) of various ecogenesis 371

Zhigileva O. N., Kultysheva M. E., Svatov A. Yu., and Urupina M. V. Genetic diversity in populations of the silver crucian carp *Carassius auratus gibelio* (Cyprinidae, Cypriniformes) as depends on reproduction type and reservoir size . . . 381

Kirdey T. A. and Veselov A. P. Phytoprotective effect of ammonium humate at high copper concentrations in the environment 390

Litvinova N. V. and Fedyaeva L. A. Influence of macrophyte development in the zooplankton structure formation in the lower reaches of the Volga river delta . . 399

Olkova A. S., Berezin G. I., and Ashikhmina T. Ya. Soil status assessment in urban areas by chemical and environmental toxicological methods 411

Oparin M. L., Kondratenkov I. A., Oparina O. S., Mamayev A. B., and Tikhomirova E. I. Statistical analysis of the disturbance factor influence on the spatial structure formation of the Great Bustard (*Otis tarda* L.) (Otidae, Aves) population in the Trans-Volga region 424

Rozentsvet O. A., Nesterov V. N., and Bogdanova E. S. Physiological and biochemical aspects of halophyte ecology 434

Sapanov M. K. Influence of natural and climatic factors on the numbers of saigas (*Saiga tatarica* Pall.) (Bovidae, Artiodactyla) between the Volga and Ural Rivers 445

Trofimov I. A., Trofimova L. S., and Yakovleva E. P. Development of the systematic approach to studying agricultural land and agrolandscape management . . . 455

Trusey I. V., Gurevich Y. L., and Ladygina V. P. Influence of the agrochemical treatment of oil-contaminated soil on the abundance dynamics of mesophilic and psychrophilic microorganisms 467

Kharitonov S. P., Krasilnikov Yu. I., Zvonov B. M., and Zolotarev S. S. Restoration of a black-headed gull (*Larus ridibundus*) (Charadriiformes, Aves) colony: the role of irritants in the formation of a new bird colony 476

Tsvetkova A. A. and Oparin M. L. Dynamics of the abundance and community structure of small mammals in the Saratov Trans-Volga region 493

Chernousova N. F. Dynamics of the abundance and demographic structure of populations of the small wood mouse (*Apodemus uralensis* Pallas, 1811) (Rodentia, Muridae) at urbanized sites of the southern taiga subzone 507

**СОДЕРЖАНИЕ РТУТИ И АНТИОКСИДАНТНАЯ СИСТЕМА
У НАСЕКОМОЯДНЫХ (INSECTIVORA, MAMMALIA)
И ГРЫЗУНОВ (RODENTIA, MAMMALIA) РАЗЛИЧНОГО ЭКОГЕНЕЗА**

**Е. П. Антонова¹, В. А. Илюха^{1,2}, В. Т. Комов³, Е. А. Хижкин¹,
С. Н. Сергина¹, В. А. Гремячих³, Т. Б. Камшилова³,
В. В. Белкин¹, А. Е. Якимова¹**

¹ *Институт биологии Карельского научного центра РАН
Россия, 185910, Республика Карелия, Петрозаводск, Пушкинская, 11*

² *Петрозаводский государственный университет
Россия, 185910, Республика Карелия, Петрозаводск, Ленина, 33*

³ *Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН
Россия, 152742, пос. Борок, Некоузский р-н, Ярославская обл.*

E-mail: antoonkina@rambler.ru

Поступила в редакцию 16.06.15 г.

Содержание ртути и антиоксидантная система у насекомоядных (Insectivora, Mammalia) и грызунов (Rodentia, Mammalia) различного экогенеза. – Антонова Е. П., Илюха В. А., Комов В. Т., Хижкин Е. А., Сергина С. Н., Гремячих В. А., Камшилова Т. Б., Белкин В. В., Якимова А. Е. – Целью данного исследования было определение концентрации ртути в тканях млекопитающих, адаптированных к полуводному и подземному образу жизни, и анализ возможной роли антиоксидантной системы в детоксикации тяжелого металла. Исследуемыми видами являлись водяная кутора (*Neomys fodiens* Pennant, 1771), обыкновенный крот (*Talpa europaea* Linnaeus, 1758), ондатра (*Ondatra zibethicus* Linnaeus, 1766) и водяная полёвка (*Arvicola terrestris* Linnaeus, 1758). Результаты нашего исследования показывают, что накопление ртути тканями зависит от возраста, типа ткани и рациона питания вида. У водяной куторы выявлено максимальное содержание ртути по сравнению с другими видами. Отмечены возрастные особенности накопления токсиканта у животных. Выявлена корреляция между концентрацией ртути и активностью каталазы в почках исследуемых видов.

Ключевые слова: *Neomys fodiens, Talpa europaea, Arvicola terrestris, Ondatra zibethicus*, ртуть, антиоксидантная система.

Mercury content and antioxidant system in insectivorous (Insectivora, Mammalia) and rodents (Rodentia, Mammalia) of various ecogenesis. – Antonova E. P., Ilyukha V. A., Komov V. T., Khizhkin E. A., Sergina S. N., Gremyachikh V. A., Kamshilova T. B., Belkin V. V., and Yakimova A. E. – The present study was aimed at analyzing the total mercury in the tissues of mammals adapted to the semi-aquatic or subterranean lifestyle and at analyzing the possible role of their antioxidant system in heavy metal detoxification. The water shrew (*Neomys fodiens* Pennant, 1771), European mole (*Talpa europaea* Linnaeus 1758), muskrat (*Ondatra zibethicus* Linnaeus, 1766), and water vole (*Arvicola terrestris* Linnaeus, 1758) were the species under study. Our results indicate that the tissue mercury accumulation depends on age, the tissue type and diet of the species. The largest mercury deposition occurred in the water shrew tissues as compared with the other species. Age features of toxicant accumulation in the animals were noted. A correlation between the mercury concentration and the catalase activity in the kidneys of the species investigated was revealed.

Key words: *Neomys fodiens, Talpa europaea, Arvicola terrestris, Ondatra zibethicus, mercury, antioxidant system.*

DOI: 10.18500/1684-7318-2016-4-371-380

ВВЕДЕНИЕ

В природных водах, не испытывающих сильного антропогенного воздействия, ртуть присутствует в очень малых количествах: как правило, несколько нг/л (Лапердина, 2000). Особенностью поверхностных вод Карелии является повышенная заболоченность водосборной площади и, как следствие, высокое содержание гуминовых веществ и водородных ионов (Немова, 2005). Известно, что при низких значениях pH увеличивается подвижность и биодоступность ртути за счет повышенного ее метилирования (Немова, 2005; Комов и др., 2010). При этом метилированные соединения интенсивнее, чем неорганические, аккумулируются биотой и медленнее выводятся из организма, что приводит к более эффективному переносу ртути по трофической цепи по сравнению с прямым поглощением металла животными из окружающей среды (Scheuhammer et al., 2007).

В последнее время уделяется большое внимание изучению аккумуляции ртути и метилртути водными экосистемами (Немова, 2005; Scheuhammer et al., 2007; Brookens et al., 2008), тогда как подобные процессы в наземной фауне остаются малоизученными (Cristol et al., 2008). При этом практически не рассматривается взаимосвязь между физиолого-биохимическим статусом, систематической принадлежностью, экологическими особенностями млекопитающих и интенсивностью накопления ртути в онтогенезе. Для таких исследований удобной моделью могут служить мелкие полуводные млекопитающие, являющиеся консументами различных порядков среднего трофического уровня и участвующие в миграции тяжелых металлов в наземных трофических сетях (Martiniaková et al., 2010). Они имеют относительно короткую продолжительность жизни и не мигрируют на большие расстояния (Talmage, Walton, 1991), что обеспечивает возможность решения временного и пространственного мониторинга распределения металлов в различных биотопах наземных экосистем (Vucetich et al., 2001; Martiniaková et al., 2010).

Полуводные млекопитающие обладают рядом физиологических адаптаций к условиям периодической гипоксии-реоксигенации, связанной с нырянием. Некоторые виды способны снижать метаболический уровень за счёт региональной гипотермии (Butler, Jones, 1997). Ныряльщики также обладают мощной системой антиоксидантной защиты, которая служит для предотвращения потенциальных окислительных повреждений клеточных структур вследствие избыточного образования активных форм кислорода в условиях гипоксии-реоксигенации (Wilhelm Filho et al., 2002).

Известно, что, аккумулируясь в тканях, ртуть и ее соединения блокируют ферменты, контролирующие жизненно важные функции, нарушают структуру молекулы ДНК, а также обмен витаминов и микроэлементов (Lund, Miller, 1993; Mozaffarian, Rimm, 2006). Накопление этого токсического вещества может оказы-

вать негативное влияние на функционирование ферментов системы антиоксидантной защиты, участвующей в приспособительных реакциях полуводных млекопитающих.

Целью настоящего исследования являлось сравнительно-видовое изучение накопления ртути и выявление взаимосвязи этого процесса с физиолого-биохимическими и экологическими особенностями мелких млекопитающих, которые являются потенциальными объектами интоксикации соединениями ртути.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследование выполнено на научном оборудовании Центра коллективного пользования Института биологии Карельского научного центра РАН с соблюдением правил проведения работ с использованием экспериментальных животных (Этическая экспертиза..., 2005).

Исследовали добытых на территории Республики Карелия мелких млекопитающих, принадлежащих к различным систематическим группам и различающихся по типу питания. Образцы тканей органов отбирали после декапитации у отловленных в окрестностях пос. Каскеснаволок (Карелия) представителей отряда насекомоядные (Insectivora, Mammalia) – молодых ($n = 15$) и взрослых особей ($n = 3$) куторы водяной (*N. fodiens*) и крота обыкновенного (*T. europaea*) ($n = 6$), а также отряда грызуны (Rodentia, Mammalia) – молодых ($n = 7$) и взрослых особей ($n = 10$) полёвки водяной (*A. terrestris*). Ондатры (*O. zibethicus*) ($n = 23$) отловлены на оз. Миккельское в окрестностях пос. Эссойла (Карелия). Выборка состояла из самцов ($n = 5$) и самок ($n = 6$) первой генерации (возраст 5 – 6 месяцев) и взрослых самцов ($n = 8$) и самок ($n = 4$) (возраст от 12 месяцев).

Содержание ртути в образцах определяли на ртутном анализаторе РА-915+ с приставкой ПИРО («Люмэкс», г. Санкт-Петербург) атомно-абсорбционным методом холодного пара без предварительной пробоподготовки. Точность аналитических методов измерения контролировали с использованием сертифицированного биологического материала DORM-2 и DOLM-2 (Институт химии окружающей среды, Оттава, Канада). Концентрации ретинола и α -токоферола определяли методом высокоэффективной жидкостной хроматографии (Скурихин, Двинская, 1989), стандартами служили ретинол и α -токоферол фирмы «Sigma» (США). Активность антиоксидантных ферментов (АОФ) измеряли спектрофотометрически: супероксиддисмутазы (СОД) – по модифицированной адренохромной методике (Misra, Fridovich, 1972) и каталазы – по количеству разложенной H_2O_2 (Bears, Sizer, 1952).

Полученные данные обрабатывали общепринятыми методами вариационной статистики, сравнение проводили с применением непараметрического критерия Вилкоксона – Манна – Уитни.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Содержание ртути у животных различного экогенеза. В результате проведенного исследования выявлена тканеспецифичность распределения ртути у представителей двух отрядов млекопитающих. Печень и почки характеризовались максимальным количеством ртути, тогда как скелетная мышца – минимальным. При

этом необходимо отметить, что у обыкновенного крота, водяной полёвки и ондатры максимальное содержание ртути обнаружено в почках, а у водяной куторы – в печени (таблица). Отмеченные нами органо-тканевые особенности накопления токсиканта связаны, вероятно, с детоксикационной функцией органов (Brookens et al., 2008; Cristol et al., 2008).

Содержание ртути и активность антиоксидантных ферментов в органах и тканях четырех видов млекопитающих ($M \pm m$)

Вид животного / Исследуемый орган (ткань)	Содержание ртути, мг/кг ткани	Активность СОД, у.е./г ткани	Активность каталазы, у.е./г ткани
Кутора водяная, $n = 18$			
Печень	0.972±0.419	561.2±36.9	669.5±26.8
Почки	0.347±0.045	274.8±23.6	102.3±8.0
Ск. мышца	0.622±0.253	186.7±13.3	46.1±4.8
Крот обыкновенный, $n = 6$			
Печень	0.078±0.0199 ¹	479.6±96.1 ¹	1044.6±67.1 ¹
Почки	0.184±0.059	310.7±34.9	251.2±12.9 ¹
Ск. мышца	0.053±0.024 ¹	223.9±7.1	60.8±6.3
Полёвка водяная, $n = 17$			
Печень	0.002±0.001 ^{1,2}	525.7±43.4 ¹	598.8±36.7 ²
Почки	0.005±0.002 ^{1,2}	304.3±29.6	255.5±6.6 ¹
Ск. мышца	0.002±0.001 ¹²	156.9±19.2 ¹²	38.9±3.8
Ондатра, $n = 24$			
Печень	0.006±0.001 ^{1,2}	880.6±64.1 ^{2,3}	929.4±29.8 ^{1,3}
Почки	0.015±0.004 ^{1,2,3}	464.6±18.1 ^{2,3}	231.0±4.7 ^{1,3}
Ск. мышца	0.003±0.001 ^{1,2}	213.7±8.6 ^{1,3}	23.4±1.9 ^{1,2}

Примечание. ¹ – различия достоверны по сравнению с водяной куторой ($p < 0.05$); ² – различия достоверны по сравнению с кротом ($p < 0.05$); ³ – различия достоверны по сравнению с водяной полёвкой ($p < 0.05$).

Межвидовые различия концентрации ртути в тканях у мелких млекопитающих связаны, прежде всего, с типом питания. Так, исследованные представители отряда насекомоядные, питающиеся в основном животной пищей, имели более высокий уровень токсиканта в отличие от животных отряда грызуны (см. таблицу). Среди всех изученных видов наибольшие концентрации ртути в органах обнаружены у водяной куторы (насекомоядные). У более крупного представителя этого же отряда – обыкновенного крота – содержание ртути в тканях было значительно выше по сравнению с водяной полёвкой и ондатрой. При этом у последних (представители отряда грызуны) накопление токсиканта органами различалось незначительно. Уровень ртути был несколько выше у ондатры, чем у водяной полёвки (см. таблицу).

Возрастные особенности содержания ртути. Накопление ртути в онтогенезе у всех исследованных видов характеризовалось прямой зависимостью concentra-

ции токсиканта от возраста. Содержание ртути в органах было значительно выше у взрослых животных по сравнению с молодыми. При этом у насекомоядных (водяная кутора) возрастное накопление ртути происходило интенсивнее в печени и скелетной мышечной ткани, а у грызунов – в почках. Так, у молодых особей водяной куторы в печени и скелетной мышце содержание ртути более чем в 5 раз ниже, чем у взрослых, обитающих в одинаковых экологических условиях. Во всех тканях водяной полёвки и ондатры обнаружено достоверное увеличение уровня ртути с возрастом. В почках у взрослых особей ондатры концентрация токсиканта в два раза выше ($p < 0.05$), чем у молодых, обитающих в одинаковых экологических условиях (оз. Микельское) (рис. 1).

Активность антиоксидантных ферментов. Исследование активности АОФ у представителей отрядов насекомоядные и грызуны позволило выявить общие, свойственные и другим млекопитающим, закономерности распределения активности антиоксидантных ферментов в органах (Marklund, Karlsson, 1990; Wilhelm Filho et al., 2002): максимальная активность данных ферментов обнаружена в печени, меньшая – в почках и самая низкая – в скелетной мышце (см. таблицу). Тем не менее, в тканях изученных животных выявлена высокая межвидовая вариабельность активности и СОД, и каталазы. Наибольшая активность

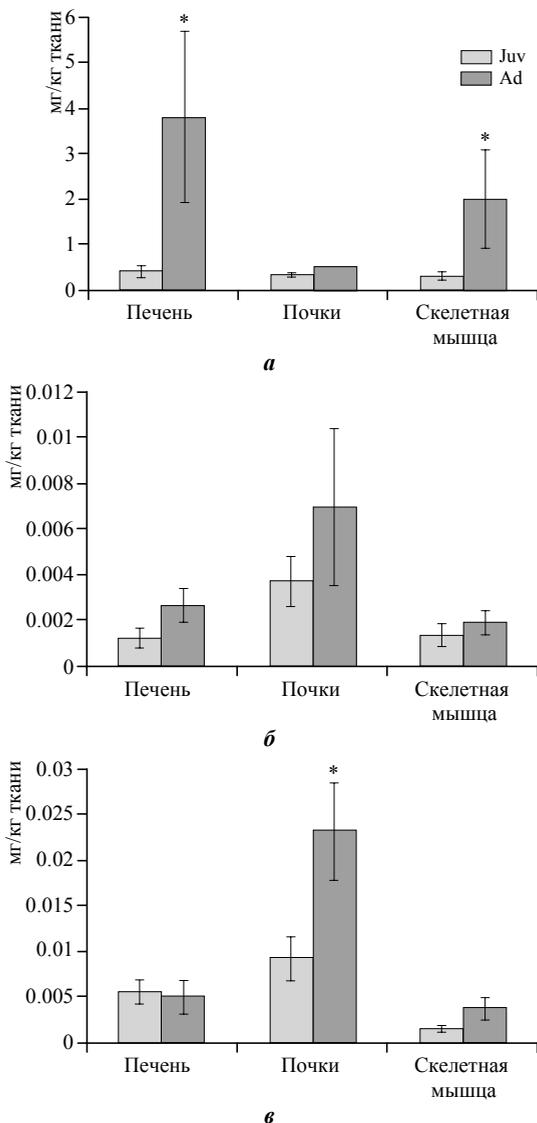


Рис. 1. Содержание ртути в органах водяной куторы (а), водяной полёвки (б) и ондатры (в) разных возрастов ($M \pm m$): Juv – молодые животные, Ad – взрослые животные, * – различия достоверны по сравнению с молодыми животными у одного вида ($p < 0.05$)

СОД обнаружена в печени ондатры, а каталазы – в печени обыкновенного крота. У водяной полёвки (представитель отряда грызуны) активность СОД во всех исследованных органах была достоверно ниже, чем у ондатры. У куторы, отличающейся высокой интенсивностью метаболизма, в печени и скелетной мышце активность изучаемых ферментов была выше, чем у водяной полёвки, тогда как активность каталазы в почках – достоверно ниже при сравнении с ондатрой, водяной полёвкой и кротом (см. таблицу).

Проведенные исследования позволили выявить особенности накопления ртути и реакций ферментов антиоксидантной системы на повышение уровня токсиканта у млекопитающих различного экогенеза, представителей отрядов насекомоядные и грызуны. В большинстве ранее проведенных исследований содержание Hg определялось в печени и почках млекопитающих, т.е. в органах, выполняющих функцию детоксикации (Brookens et al., 2008; Cristol et al., 2008). Однако для более объективной оценки накопления и распределения ртути в организме млекопитающих необходимо расширить спектр анализируемых органов, так как соотношение различных форм ртути между органами не одинаково. Доля более токсичной для теплокровных животных метилртути выше в мышцах и мозге, чем в печени и почках (Strom, 2008). Мышечная ткань, составляющая значительную долю массы тела млекопитающих, вероятно, выступает в их организме основным депо аккумулированной ртути.

Содержание ртути в органах насекомоядных северо-запада России варьирует в пределах 0.035 – 0.43 мг/кг сырой массы (Vucetich et al., 2001). В нашем исследовании обращает на себя внимание факт значительно более высокой концентрации токсиканта у представителя насекомоядных – водяной куторы (0.62 – 0.97 мг/кг сырой массы) (см. таблицу). Такое высокое содержание ртути в органах куторы может быть связано с физиолого-биохимическими особенностями, присущими этому виду. Куторы для обеспечения интенсивного метаболизма потребляют преимущественно животные корма, что наряду с высокой скоростью обменных процессов и приводит к усиленному накоплению ртути. Сходные результаты были получены в исследовании В. Т. Комова и соавт. (2010). Авторами показано, что концентрация ртути во всех исследованных органах бурозубок статистически значимо выше концентраций, зарегистрированных в органах полёвок. Предполагается, что ртуть в организм мелких млекопитающих поступает преимущественно с животными объектами питания (основа кормового спектра обыкновенной бурозубки) и в меньшей степени – с растительной пищей (основа кормового спектра рыжей полёвки). Подтверждением этого служат ранее установленные закономерности биоаккумуляции металла: увеличение концентрации Hg в живых организмах с продвижением по трофической цепи (Wiener et al., 2002), а также более интенсивное накопление тяжелых металлов плотоядными и всеядными млекопитающими по сравнению с растительноядными видами (Ma et al., 1991).

Некоторые авторы связывают высокую вариабельность концентраций тяжелых металлов в организмах мелких млекопитающих с различной долей содержания дождевых червей в их рационе питания (Ma et al., 1991). Имея максимальную биомассу среди почвенных беспозвоночных, дождевые черви являются важным звеном пищевых цепей, включающих в том числе и представителей мелких млекопитающих (Hsu et al., 2006). Считается, что земляные черви играют значитель-

ную роль в биогеохимическом круговороте тяжелых металлов и накапливают их более интенсивно, чем растения и насекомые, что связано с условиями их жизни и особенностями питания (Reinecke et al., 1999). Тем не менее, утверждение о том, что преобладание земляных червей в рационе приводит к большему накоплению ртути, не подтверждается нашими данными. Дождевые черви – это основа питания крота обыкновенного (Соколов, 1984), в печени и скелетной мышце которого содержание ртути достоверно ниже по сравнению с куторой ($p < 0.05$), у которой в пищевом спектре преобладают водные насекомые и их личинки, дождевые черви, реже моллюски, мелкая рыба, головастики лягушек (Авагян, 2009).

У растительноядных млекопитающих – полуводных крупных грызунов (*Castor fiber* Linnaeus, 1758 и *O. zibethicus*), а также у представителей семейств зайцеобразных (Lagomorpha) и парнокопытных (Artiodactyla) – содержание ртути в органах, как правило, не превышает 0.2 мг/кг (Kryncki et al., 1982). То, что пищевой фактор влияет на содержания ртути, подтверждают и данные по водяной полёвке и ондатре. У полёвки как растительноядного вида накопление ртути в печени и почках почти в два раза ниже, чем у ондатры (см. рис. 1). В качестве корма ондатра использует не только растения, но и моллюсков, лягушек, раков и жуков (Харадов, Кустарева, 2012).

При изучении возрастных особенностей накопления ртути у исследуемых животных выявлено, что у куторы, водяной полёвки и ондатры с возрастом содержание ртути увеличивается. Необходимо отметить, что содержание токсиканта у ювенильных кутор в печени в 8 раз и скелетной мышце более чем в 5 раз ниже, чем у взрослых особей, тогда как у половозрелых ондатр только в почках обнаружено достоверное увеличение концентрации ртути (см. рис. 1). Значительное увеличение с возрастом концентрации ртути в органах водяной куторы по сравнению с ондатрой может быть связано не только с типом питания, но и с экологическими особенностями этих видов. Некоторые исследователи относят кутору к околводным животным, поскольку она менее всех связана с водной средой и проводит гораздо больше времени на суше, чем в воде, питаясь при этом не только водными, но и почвенными беспозвоночными (Галанцев, 1977). Возможно, выявленное нами значительное возрастное увеличение концентрации ртути у куторы зависит от уровня токсиканта в почве. Так, например, в исследовании Е. С. Ивановой (2013) была установлена корреляционная зависимость между содержанием ртути во всех органах бурозубок и количеством металла в почве, тогда как такая зависимость в органах мышевидных грызунов выражена в меньшей степени или не достоверна.

Спектр патологических изменений в клетках живых организмов при воздействии ртути достаточно широк: подавление белкового синтеза и снижение активности ферментов, приводящее в том числе к нарушениям метаболизма многих биологически активных веществ; активация свободнорадикального и перекисного окисления с повреждением важнейших молекулярных структур и биомембран (Габайдуллин и др., 1999). Известно, что активность АОФ зависит в значительной степени от уровня метаболизма, присущего для каждого организма. Чем он выше, тем, как правило, больше активность АОФ.

Токсические эффекты ртути связаны со способностью метилртути взаимодействовать с сульфгидрильными группами ферментов, ионных каналов и рецепторов, что приводит к нарушению работы антиоксидантной системы и усиленной

генерации свободных радикалов и активных форм кислорода (Lund, Miller, 1993; Mozaffarian, Rimm, 2006). Исследование состояния систем генерации и тушения активных форм кислорода крыс показало, что уже при концентрациях загрязнителя 1.5 мкг/кг массы происходят существенные изменения этих систем (Lund, Miller, 1993).

Нами была выявлена зависимость изменения активности каталазы в почках исследованных видов от уровня ртути, которая описывается уравнением $y = \exp(5.49 - 1.66 \cdot x)$, где y – активность каталазы, а x – содержание ртути ($r = -0.64$; $p < 0.0001$) (рис. 2). Анализ этого уравнения позволяет сделать вывод об отрицательном влиянии ртути на активность каталазы. Возможно, значительно более высокое содержание ртути в почках у куторы (0.347 ± 0.045 мг/кг ткани) при сравнении с водяной полёвкой (0.005 ± 0.002 мг/кг ткани) оказало негативное воздействие

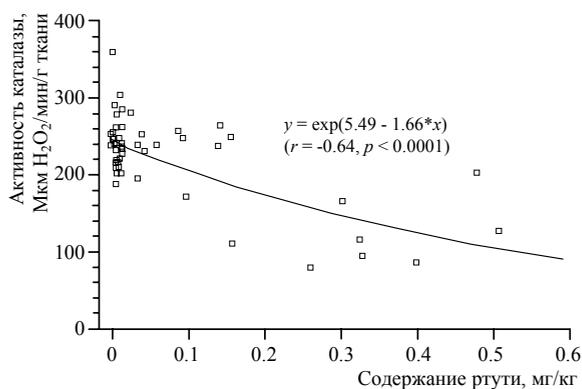


Рис. 2. Зависимость между уровнем активности каталазы и содержанием ртути в почках у исследованных млекопитающих

на активность каталазы. У куторы, отличающейся высокой интенсивностью метаболизма, в печени и скелетной мышце активность изучаемых антиоксидантных ферментов была выше, чем у водяной полёвки, тогда как в почках – ниже. Нами не было обнаружено зависимости между содержанием ртути и количеством витаминов Е и А, что свидетельствует об отсутствии существенной нагрузки на этот компонент антиоксидантной системы животных. Отмеченное влияние ртути на ферменты, вероятно, связано с воздействием на SH-группы низкомолекулярных соединений, что подтверждается нашими предыдущими исследованиями на фермерских хищных млекопитающих (Хижкин и др., 2012). Было показано, что при низких концентрациях ртути в почках (до 0.15 мг/кг ткани) количество небелковых SH-групп, с которыми может связаться металл для последующего выведения, возрастает параллельно с увеличением концентрации токсиканта. При дальнейшем увеличении его концентрации организм не способен обеспечить достаточное количество соединений с SH-группами, чтобы эффективно выводить ртуть из организма.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, накопление ртути у исследованных млекопитающих зависело от экологических особенностей вида, прежде всего от типа питания и, соответственно, от интенсивности клеточного и тканевого метаболизма. Важную роль в передаче ртути внутри экосистемы играет способность металла накапливаться по пищевой цепи (Wiener, 2002; Scheuhammer et al., 2007). В организм мелких млеко-

питающих ртуть преимущественно поступает с животными объектами питания и в меньшей степени с растительной пищей. Сравнение молодых и взрослых животных, обитающих в одинаковых экологических условиях (ондатра, водяная полёвка, кутора), показало, что с возрастом у этих видов количество ртути увеличивается. Максимальная концентрация ртути в органах отмечена у насекомоядных (водяная кутора, обыкновенный крот), а у растительноядных грызунов (полёвка водяная и ондатра) уровень металла был минимальным. У изученных животных выявлена высокая межвидовая вариабельность активности СОД и каталазы в исследуемых органах. Наибольшая активность СОД обнаружена в печени ондатры, у обыкновенного крота в этом же органе выявлена максимальная активность каталазы. Накопление высоких концентраций ртути приводило к ингибированию активности каталазы в почках исследованных видов насекомоядных и грызунов.

Работа выполнена при финансовой поддержке грантов Президента РФ (проект № НШ-1410.2014.4) и Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 16-34-00283 мол_а), средств федерального бюджета на выполнение государственного задания (тема № 0221-2014-0001 и тема № 0221-2014-0006), программы фундаментальных исследований Отделения биологических наук «Биологические ресурсы России: динамика в условиях глобальных климатических и антропогенных воздействий» и программы стратегического развития Петрозаводского государственного университета.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Авагян А. А. Экология и распространение водяной землеройки (куторы) *Neomys fodiens* в Армении // Биол. журн. Армении. 2009. № 2 (61). С. 49 – 52.
- Габайдуллин А. Г., Ильина Е. М., Рыжов В. В., Халитова Р. Я. Охрана окружающей среды от ртутного загрязнения. Казань : Изд-во «Магариф», 1999. 95 с.
- Галанцев В. П. Эволюция адаптаций ныряющих животных. Эколого- и морфофизиологические аспекты. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1977. 191 с.
- Иванова Е. С. Закономерности накопления и распределения ртути в компонентах наземных экосистем Вологодской области : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Борок, 2013. 24 с.
- Комов В. Т., Гремячих В. А., Сапельников С. Ф., Удоденко Ю. Г. Содержание ртути в почвах и в мелких млекопитающих различных биотопов Воронежского заповедника // Ртуть в биосфере : эколого-геохимические аспекты : материалы междунар. симп. / Ин-т геохимии и аналитической химии им. В. И. Вернадского РАН. М., 2010. С. 281 – 286.
- Лапердина Т. Г. Определение ртути в природных водах. Новосибирск : Наука. Сиб. отд-ние, 2000. 222 с.
- Немова Н. Н. Биохимическая адаптация накопления ртути у рыб. М. : Наука, 2005. 164 с.
- Скурихин В. Н., Двинская Л. М. Определение α -токоферола и ретинола в плазме крови сельскохозяйственных животных методом микроколоночной высокоэффективной жидкостной хроматографии // Сельскохозяйственная биология. 1989. № 4. С. 127 – 129.
- Соколов Ф. П. Экологические особенности обыкновенного крота (*Talpa europaea* L.) Верхнего Поволжья : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 1984. 22 с.
- Харадов А. В., Кустарева Л. А. Животные корма в питании ондатры *Ondatra zibethicus* L. // Бюл. МОИП. Отд. биологический. 2012. Т. 117, № 6. С. 3 – 10.
- Хижкин Е. А., Илюха В. А., Комов В. Т., Паркалов И. В., Ильина Т. Н., Башишникова И. В., Сергина С. Н., Гремячих В. А., Камшилова Т. Б., Степина Е. С. Видовые особенности содержания ртути в органах хищных млекопитающих различного экогенеза // Тр. Карельского науч. центра РАН. 2012. № 2. С. 147 – 153.

Этическая экспертиза биомедицинских исследований. Практические рекомендации / под ред. Ю. Б. Белоусова / Рос. о-во клинических исследователей. М., 2005. 156 с.

Bears R. F., Sizer I. N. A spectral method for measuring the breakdown of hydrogen peroxide by catalase // *J. Biological Chemistry*. 1952. Vol. 195, № 1. P. 133 – 140.

Brookens T. J., O'Hara T. M., Taylor R. J., Bratton G. R., Harvey J. T. Total mercury body burden in *Pacific harbor seal, Phoca vitulina richardii*, pups from central California // *Marine Pollution Bull.* 2008. Vol. 56. P. 27 – 41.

Butler P. J., Jones D. R. Physiology of diving of birds and mammals // *Physiological Reviews*. 1997. Vol. 77, № 3. P. 837 – 899.

Cristol D., Brasso R. L., Condon A. M., Fovargue R. E., Friedman S. L., Hallinger K. K., Monroe A. P., White A. E. The movement of aquatic mercury through terrestrial food webs // *Science*. 2008. Vol. 320. P. 335.

Hsu M. J., Selvaraj K., Agoramorthy G. Taiwan's industrial heavy metal pollution threatens terrestrial biota // *Environmental Pollution*. 2006. Vol. 143, № 2. P. 327 – 334.

Krynski A., Kaluzinski J., Wlazeiko M., Adamowski A. Contamination of roe deer by mercury compounds // *Acta Theriol.* 1982. Vol. 27. P. 499 – 507.

Lund B. O., Miller D. M. Studies in Hg-induced H₂O₂ production and lipid peroxidation *in vitro* in rat kidney mitochondria // *Biochemical Pharmacology*. 1993. Vol. 45, № 10. P. 2017 – 2024.

Ma W. C., Denneman W., Faber J. Hazardous exposure of groundliving small mammals to Cd and Pb in contaminated terrestrial ecosystems // *Archives of Environmental Contamination and Toxicology*. 1991. Vol. 20, № 2. P. 266 – 270.

Marklund S. L., Karlsson K. Extracellular superoxide dismutase, distribution in the body and therapeutic implications // *Antioxidants in Therapy and Preventive Medicine*. N. Y. : Plenum Press, 1990. P. 1 – 4.

Martiniaková M., Omelka R., Grosskopf B., Jančová A. Yellow-necked mice (*Apodemus flavicollis*) and bank voles (*Myodes glareolus*) as zoomonitors of environmental contamination at a polluted area in Slovakia // *Acta Veterinaria Scandinavica*. 2010. Vol. 52, № 1. P. 58 – 68.

Misra H. P., Fridovich I. The role of superoxide anion in the autoxidation of epinephrine and a simple assay for superoxide dismutase // *J. Biological Chemistry*. 1972. Vol. 247, № 10. P. 3170 – 3175.

Mozaffarian D., Rimm E. B. Fish intake, contaminants, and human health evaluating the risks and the benefits // *JAMA*. 2006. Vol. 296, № 15. P. 1885 – 1899.

Reinecke S. A., Prinsloo M. W., Reinecke A. J. Resistance of *Eisenia fetida* (Oligochaeta) to cadmium after long-term exposure // *Ecotoxicology and Environmental Safety*. 1999. Vol. 42, № 1. P. 75 – 80.

Scheuhammer A. M., Meyer M. W., Sandheinrich M. B., Murray M. W. Effects of environmental methylmercury on the health of wild birds, mammals, and fish // *Ambio*. 2007. Vol. 36, № 1. P. 12 – 18.

Strom S. M. Total mercury and methylmercury residues in river otters (*Lutra canadensis*) from Wisconsin // *Archives of Environmental Contamination and Toxicology*. 2008. Vol. 54, № 3. P. 546 – 554.

Talmage S. S., Walton B. T. Small mammals as monitors of environmental contaminants // *Reviews Environmental Contamination Toxicology*. 1991. Vol. 119. P. 47 – 145.

Vucetich L. M., Vucetich J. A., Cleckner L. B., Gorski P. R., Peterson R. O. Mercury concentration in deer mouse (*Peromyscus maniculatus*) tissues from Isle Royale National Park // *Environmental Pollution*. 2001. Vol. 114. P. 113 – 118.

Wiener J. G., Krabbenhoft D. P., Heinz G. H., Scheuhammer A. M. Ecotoxicology of mercury // *Handbook of Ecotoxicology*. Boca Raton : Lewis Publishers, 2002. P. 409 – 463.

Wilhelm Filho D., Sell F., Ribeiro L., Ghislandi M., Carrasquedo F., Fraga C. G., Wallauer J. P., Simões-Lopes P. C., Uhart M. M. Comparison between the antioxidant status of terrestrial and diving mammals // *Comparative Biochemistry and Physiology*. 2002. Vol. 133, № 3. P. 885 – 892.

УДК 575.2.597:551

**ГЕНЕТИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ПОПУЛЯЦИЙ СЕРЕБРЯНОГО КАРАСЯ
CARASSIUS AURATUS GIBELIO (CYPRINIDAE, CYPRINIFORMES)
В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ТИПА РАЗМНОЖЕНИЯ И РАЗМЕРА ВОДОЁМА**

О. Н. Жигилева, М. Е. Култышева, А. Ю. Сватов, М. В. Урюпина

*Тюменский государственный университет
Россия, 625003, Тюмень, Семакова, 10
E-mail: zhigileva@mail.ru*

Поступила в редакцию 24.07.15 г.

Генетическое разнообразие популяций серебряного карася *Carassius auratus gibelio* (Cyprinidae, Cypriniformes) в зависимости от типа размножения и размера водоёма. – Жигилева О. Н., Култышева М. Е., Сватов А. Ю., Урюпина М. В. – Представлены данные о полиморфизме межмикросателлитных последовательностей ДНК серебряного карася *Carassius auratus gibelio* в водоёмах юга Западной Сибири. Доля полиморфных ISSR-PCR бэндов в популяциях карася из разных озёр варьировала в пределах от 40 до 70%, показатель генного разнообразия Нея – от 0.16 до 0.25. В популяциях, представленных преимущественно самками, показатели генетического разнообразия были меньше по сравнению с обоеполыми популяциями. Наибольшие показатели полиморфизма выявлены в популяциях, состоящих из диплоидно-триплоидных комплексов. Показатель генного разнообразия популяции карася положительно коррелирует с размером водоёма ($r = +0.90$, $p = 0.015$; $R_s = 0.74$, $p = 0.036$).

Ключевые слова: серебряный карась, *Carassius auratus gibelio*, полиморфизм, ISSR, генетическая структура популяций, Западная Сибирь.

Genetic diversity in populations of the silver crucian carp *Carassius auratus gibelio* (Cyprinidae, Cypriniformes) as depends on reproduction type and reservoir size. – Zhigileva O. N., Kultysheva M. E., Svatov A. Yu., and Urupina M. V. – The paper presents data on the polymorphism of the interior simple sequence repeats of DNA in the silver crucian carp *Carassius auratus gibelio* from waterbodies in the Western Siberia. The proportion of the polymorphic ISSR-PCR bands in the silver crucian carp populations from different lakes varied from 40 to 70%, the rate of Nei's gene diversity being 0.16 – 0.25. Genetic diversity indicators were lower in the populations primarily presented by females, as compared with bisexual ones. The highest levels of genetic polymorphism were revealed in the populations of diploid-triploid complexes. The gene diversity level of the silver crucian carp population positively correlates with the reservoir's size ($r = +0.90$, $p = 0.015$; $R_s = 0.74$, $p = 0.036$).

Key words: silver crucian carp, *Carassius auratus gibelio*, polymorphism, ISSR, population genetic structure, Western Siberia.

DOI: 10.18500/1684-7318-2016-4-381-389

ВВЕДЕНИЕ

Серебряный карась *Carassius auratus gibelio* Bloch, 1782 (Cyprinidae) является самым распространенным и неприхотливым к условиям обитания видом пресноводных рыб. Он встречается в стоячих и текущих водах, болотистых озерах и протоках, заполненных водой, где другие виды не выживают (Апаликова, 2008). У

этого вида известны популяции, состоящие только из самок, которые нерестятся с самцами родственных видов рыб. Специфический тип размножения вызывает особый интерес к генетическим исследованиям этого вида (Межжерин, Кокодий, 2010; Абраменко, 2012). Помимо этого, карась служит объектом промысла и прудового хозяйства, поэтому сведения о генетической структуре популяций могут быть полезны в целях рационального использования ресурсов данного вида.

На юге Тюменской области распространены озера заморного типа, в которых карась часто является либо доминирующим, либо единственным представителем ихтиофауны. При этом в пределах одного района, даже в близко расположенных озерах, могут формироваться разнотипные популяции карася – с разным соотношением полов и разной долей триплоидных особей (Янкова, 2006). В связи с этим большой интерес представляет изучение факторов, влияющих на формирование того или иного типа генетической структуры популяций карася.

В популяционно-генетических исследованиях карася широко используются мультилокусные маркеры ДНК (RAPD, RFLP). Они хорошо зарекомендовали себя при идентификации гиногенетических клонов и полиплоидных линий (Zhou et al., 2000 *a*; Ohara et al., 2000), филогенетическом анализе разных форм (Брыков и др., 2005; Luo et al., 1999; Wali et al., 2013), для оценки генетического разнообразия природных и культивируемых популяций (Yoon, Park, 2002), как генетические маркеры линий при скрещиваниях (Zhou et al., 2000 *b*). Метод ISSR-PCR (полимеразной цепной реакции последовательностей, ограниченных простыми повторами) при простоте исполнения отличается хорошей воспроизводимостью и позволяет дать оценку изменчивости генома в целом, а не отдельных генных локусов. ISSR-PCR-маркеры относятся к категории анонимных, селективно нейтральных маркеров, поэтому характеризуются высокой изменчивостью и могут быть использованы для межпопуляционной дифференциации (Банникова, 2004).

Цель данной работы – изучение генетического разнообразия серебряного карася в водоёмах юга Западной Сибири.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Отлов рыб производился в летние полевые сезоны (июль – август) 2011 – 2014 гг. в 8 озёрах, расположенных на территории Тюменской и Курганской областей: Козлово, Андреевское, Чепкуль, Малый Тараскуль, Большой Тараскуль, Ипкуль, Светлое, Песчаное и р. Вавилон (рис. 1). Рыб отлавливали одностенной ставной сетью с ячеей 34 мм, сплетенной из тонкой мононити – 0.15 – 0.17 мм, во всех водоёмах, кроме оз. Песчаное, где отлов сетью запрещен. В этом озере рыб отлавливали на удочку. Всего было исследовано 204 особи. Данные о местах, датах отлова и объемах выборок представлены в табл. 1.

Генетическую изменчивость карасей изучали методом ISSR-PCR с тремя видами праймеров (AG)₈G (UBC-809), (AG)₈T (UBC-807) и (CA)₈G (UBC-818) (Williams et al., 1990; Zietjewicz et al., 1994). ДНК экстрагировали из сердечной мышечной ткани, фиксированной в 70%-ном этаноле, методом щелочного лизиса (Bender et al., 1983). Амплификацию проводили в 25 мкл реакционной смеси, содержащей ПЦР буфер (0.01 М трис-HCl, 0.05 М KCl, 0.1% тритон X-100), 4 мМ

ГЕНЕТИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ПОПУЛЯЦИЙ СЕРЕБРЯНОГО КАРАСЯ

MgCl₂, 0.2 мМ каждого из dNTPs, 1 мкл раствора тотальной ДНК, 2.5 мМ праймера и 0.2 ед/мкл *Tag*-полимеразы («Fermentas») в следующем режиме: 94°C – 7 мин, затем 40 циклов: 94°C – 30 с, 52(56)°C – 45 с, 72°C – 2 мин; 72°C – 7 мин. ISSR-PCR-фрагменты разделяли в 2%-ном агарозном геле. Длины фрагментов определяли с помощью маркера молекулярных масс ДНК 100bp («Fermentas», Литва).

Гели документировали и использовали для составления бинарных матриц, где присутствие полосы обозначалось «1» и рассматривалось как доминантный аллель, отсутствие полосы – «0» и рассматривалось как рецессивный аллель. С использованием программы Popgen (Yeh et al., 1999) рассчитывали долю полиморфных локусов (*P*), наблюдаемое (n_a) и эффективное число аллелей (n_e), генное разнообразие Нея (*h*), индекс генетического сходства (*I*) и генетическую дистанцию Нея (*D*) (Nei, 1972), показатель генетической дифференциации (G_{ST}). Корректировку показателей генетического разнообразия в зависимости от величины выборок производили по формуле М. Nei, А. К. Roychoudhury (1974). Дендрограмму строили методом UPGMA. Статистическую обработку данных проводили с использованием компьютерной программы STATISTICA (Statistica..., 1998). Для выявления связи между показателем генетического разнообразия и размером водоёма использовали коэффициент корреляции (*r*) и ранговой корреляции Спирмена (*R_s*).

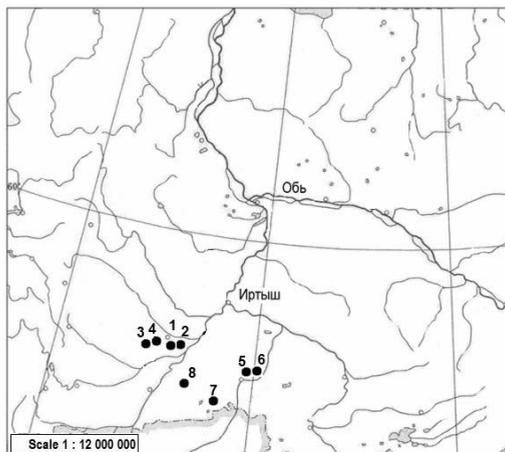


Рис. 1. Места отлова карася: 1 – оз. Андреевское, 2 – оз. Чепкуль, 3 – оз. Малый Тараскуль, 4 – оз. Большой Тараскуль, 5 – оз. Песчаное, 6 – р. Вавилон, 7 – оз. Козлово, 8 – оз. Светлое

Таблица 1

Места проведения исследования и количество материала

Район исследования	Координаты	Даты отлова	<i>n</i>
1	2	3	4
Тюменский район			
оз. Андреевское	57°2', 65°45'	09.07.2013	15
оз. Чепкуль	57°4', 65°52'	27.07.2013	15
оз. Малый Тараскуль	57°0', 65°25'	08.07.2014	15
оз. Большой Тараскуль	57°0', 65°26'	03.08.2014	15
Нижнетавдинский район			
оз. Ипкуль	57°22', 66°8'	07.2012	32
Абатский район			
оз. Песчаное	56°12', 70°10'	5–21.08.2014	30
р. Вавилон	56°18', 70°36'	5–21.08.2014	30

Окончание табл. 1

1	2	3	4
Армизонский район оз. Козлово	55°45', 67°59'	07–08.2011	32
Лебяжьеvский район оз. Светлое	55°33', 66°44'	08.2014	32

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В исследованных популяциях серебряного карася доля самцов колеблется от 0 до 46%. В оз. Песчаное, р. Вавилон и оз. Козлово популяции серебряного карася представлены практически полностью самками, их доля составляет 100, 98 и 97% соответственно, в возрасте от 1+ до 6+ с преобладанием двух- и четырехлеток. В оз. Андрееvское доля самок меньше (92%), причем только треть из них триплоиды (Янкова, 2006). В оз. Ипкуль и оз. Светлое более значительна доля самцов (19 и 20% соответственно), преобладают трехлетние особи. В популяции карася оз. Чепкуль наблюдается практически равное соотношение полов (самцов 46%, самок 54%).

Увеличение доли самцов, наблюдаемое в последнее время во многих популяциях серебряного карася в водоёмах Европы, связывают с распространением диплоидной формы в результате акклиматизационных работ, а также с адаптивной перестройкой генетической системы вида под влиянием ухудшения условий обитания (Спирина, 2011). Показано, что гиногенетическая форма серебряного карася может трансформироваться в диплоидную (Брыков и др., 2005). Преобладание самок в большинстве исследованных популяций серебряного карася из водоемов юга Западной Сибири может свидетельствовать, во-первых, о небольшом распространении диплоидной формы, и, во-вторых, об относительно благоприятных условиях обитания вида в регионе.

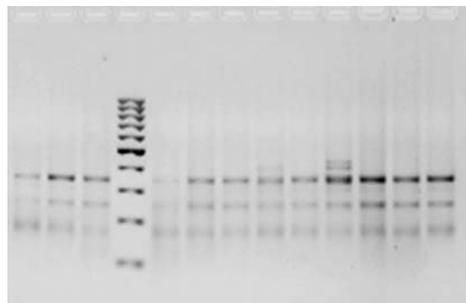


Рис. 2. Электрофореграмма ISSR-PCR-продуктов серебряного карася, полученных с использованием праймера № 3 (UBC-818), в 2%-ном агарозном геле, окраска бромистым этидием (негатив). Дорожки 1 – 12 соответствуют отдельным особям карася из оз. Светлое, М – маркер молекулярных масс ДНК 100bp

Генотипирование серебряного карася методом ISSR-PCR позволило выявить 20 бэндов, из которых 19 были полиморфны (рис. 2, табл. 2). Доля полиморфных бэндов составила 95%, генное разнообразие Нея – 0.32. В отдельных популяциях эти показатели были меньше: доля полиморфных бэндов варьировала от 40 до 70%, показатели генного разнообразия Нея колебались в пределах 0.16 – 0.25 (табл. 3). В целом показатели генетического полиморфизма серебряного карася были меньше, чем у других видов карповых рыб Обь-Иртышского бассейна (Жигилева и др., 2010; Zhigileva et al., 2013).

Таблица 2

Частоты ISSR-PCR-бэндов в популяциях серебряного карася из разных водоёмов

Бэнд	Оз. Андреевское	Оз. Чепкуль	Оз. Малый Тараскуль	Оз. Большой Тараскуль	Оз. Песчаное	Р. Вавилон	Оз. Козлово	Оз. Светлое
P2-1	1.000	1.000	0.270	0.225	0.230	0	0.691	0.116
P2-2	0.733	1.000	0.742	1.000	1.000	1.000	0.423	0.750
P2-3	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000
P3-1	0.402	0.388	0.034	0	0	0.221	0.782	0.032
P3-2	1.000	0.646	0.317	0.225	0.230	1.000	1.000	0.099
P3-3	0.466	0.646	0.144	0.184	0.207	0.155	1.000	1.000
P3-4	0.198	0	0.742	0.423	0.808	1.000	1.000	1.000
P3-5	0.345	0.388	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000
P3-6	0.198	0.134	0	0	0.019	0	1.000	0
P4-1	0.155	0.032	0.184	0.484	0	0.074	0.466	0.134
P4-2	0.466	1.000	0.144	1.000	0.057	0.345	0.691	0.081
P4-3	0	0	0	0	0	0.074	0	0
P4-4	1.000	1.000	0.742	1.000	1.000	1.000	1.000	0.605
P4-5	0.198	0.209	0.635	0.742	0.728	0.577	1.000	0.065
P4-6	0.622	0.750	0.423	0.635	0.333	0.622	0.466	0.823
P4-7	0.074	0	0.225	0.034	0	0.018	0.049	0.134
P4-8	1.000	1.000	1.000	0.635	0.306	0.673	0.782	0.567
P4-9	0.293	0.134	0.635	0.742	0.019	0.114	1.000	0.414
P4-10	0.074	0	0	0	0.491	1.000	0	0
P4-11	0.074	0	0	0	0.280	0.221	0	0

Самые высокие показатели полиморфизма установлены в популяции карася из оз. Андреевское, где из 20 исследованных ISSR-PCR-бэндов 14 (70%) были полиморфны. Самый низкий уровень разнообразия выявлен в популяции серебряного карася оз. Козлово. Показатели полиморфности в однополых популяциях карася составили 40 – 60%, показатели генного разнообразия – 0.16 – 0.18. В оз. Чепкуль, где обитает обоеполая популяция, выявлен средний показатель полиморфности ($P = 45\%$) и самый низкий показатель генного разнообразия Нея ($h = 0.16$). В озёрах Андреевское и Светлое, где обитают смешанные одно-двуполые популяции, показатели полиморфизма были выше ($P = 60 – 70\%$, $h = 0.17 – 0.25$).

Разницу в уровнях изменчивости изученных популяций можно объяснить преобладанием разных типов размножения. Более высокие показатели изменчивости наблюдаются в смешанных одно-двуполых популяциях по сравнению не только с популяциями, представленными преимущественно самками, но и с популяциями с равным соотношением полов. При обитании в одном водоёме триплоидной и диплоидной форм между ними возможен генетический обмен (Апаликова и др., 2008). Это ведет к повышению уровня генетической изменчивости. Диплоидно-триплоидные комплексы могут рассматриваться как переходная стадия эволюции вида. Помимо этого, они оказываются более адаптивными, поскольку обладают большим запасом изменчивости и более пластичной системой размножения, сочетая преимущества гиногенеза и бисексуального способа размножения.

Таблица 3

Показатели изменчивости ДНК-маркеров серебряного караса из разных водоёмов

Водоём	Площадь озера, км ²	Доля самцов, %	Количество полиморфных локусов	<i>P</i> , %	<i>n_a</i>	<i>n_c</i>	<i>h</i>
Оз. Андреевское	16.2	8	14	70.0	1.70	1.41	0.25
Оз. Чепкуль	1.92	46	9	45.0	1.45	1.26	0.16
Оз. Малый Тараскуль	2.08	-	13	65.0	1.65	1.38	0.24
Оз. Большой Тараскуль	1.8	-	10	50.0	1.50	1.32	0.19
Оз. Ипкуль	4.36	19	7	46.7	1.41	1.24	0.21
Оз. Песчаное	1.25	0	12	60.0	1.60	1.31	0.18
Р. Вавилон	-	2	11	55.0	1.55	1.27	0.17
Оз. Козлово	0.96	3	8	40.0	1.40	1.28	0.16
Оз. Светлое	1.0	20	12	60.0	1.60	1.26	0.17
Всего			19	95.0	1.95	1.55	0.32

Примечание. Прочерк обозначает отсутствие данных.

Относительно более высокие показатели генетического разнообразия караса наблюдаются в крупных озерах. Показатель эффективного числа аллелей положительно коррелирует с площадью озера: коэффициент корреляции (*r*) равен +0.85 (*p* = 0.033). Показатель генного разнообразия Нея (*h*) с площадью озера связан аналогичной зависимостью: *r* = +0.90 (*p* = 0.015), *R_s* = 0.74 (*p* = 0.036). Эта зависимость может быть обусловлена большим эффективным размером численности популяции и меньшей вероятностью потери генетического разнообразия в результате генетического дрейфа в больших популяциях по сравнению с малыми.

Дендрограмма генетических дистанций хорошо согласуется с географическим расположением озер – популяции серебряного караса из одной озерной системы формируют общие кластеры (рис. 3).

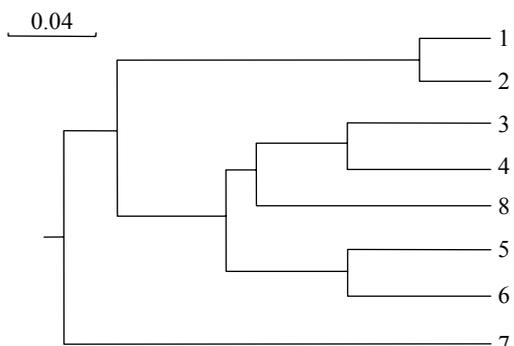


Рис. 3. UPGMA-дендрограмма генетических дистанций Нея популяций серебряного караса из разных водоёмов: 1 – оз. Андреевское, 2 – оз. Чепкуль, 3 – оз. Малый Тараскуль, 4 – оз. Большой Тараскуль, 5 – оз. Песчаное, 6 – р. Вавилон, 7 – оз. Козлово, 8 – оз. Светлое

Можно выделить несколько уровней генетической дифференциации популяций караса. Популяции соседних водоёмов, относящихся к одной озерной или озерно-речной системе (Андреевское и Чепкуль, Большой и Малый Тараскуль, Вавилон и Песчаное), имеют индексы сходства 92 – 96%. Популяции, обитающие в пойменных водоёмах бассейна одной реки, сходны на 79 – 83%. Для популяций из удалённых изолированных озёр (Козлово, Светлое) индексы сходства составляют 66 – 77% (табл. 4).

Показатель генетической дифференциации (*G_{ST}* = 0.43) свидетельствует, что большая часть генетического разнообразия серебряного караса сосредоточена на межпопуляционном уровне. Это может быть связано с тем, что гино-

ГЕНЕТИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ПОПУЛЯЦИЙ СЕРЕБРЯНОГО КАРАСЯ

генетический способ размножения ведет к формированию клональной структуры популяций, при которой сами клоны оказываются довольно гомогенными, но значительно различаются между собой (Zhou et al., 2000 a). Генерация генетической однородности, неизбежная при гиногинетическом типе размножения (Zheng et al., 2007), компенсируется более высокой частотой мутаций, характерной для триплоидной формы *Carassius auratus gibelio*, по сравнению с другими видами рыб (Liu et al., 2008).

Таблица 4

Индексы генетического сходства (над диагональю) и дистанции Нея (под диагональю)

Популяция	Оз. Андреевское	Оз. Чепкуль	Оз. Малый Тараскуль	Оз. Большой Тараскуль	Оз. Песчаное	Р. Вавилон	Оз. Козлово	Оз. Светлое
Оз. Андреевское		0.962	0.833	0.805	0.769	0.781	0.770	0.768
Оз. Чепкуль	0.039		0.788	0.836	0.741	0.730	0.719	0.756
Оз. Малый Тараскуль	0.183	0.239		0.918	0.909	0.855	0.760	0.899
Оз. Большой Тараскуль	0.217	0.179	0.086		0.858	0.811	0.756	0.828
Оз. Песчаное	0.263	0.299	0.095	0.153		0.919	0.663	0.868
Р. Вавилон	0.247	0.314	0.157	0.209	0.085		0.692	0.800
Оз. Козлово	0.262	0.330	0.275	0.279	0.412	0.368		0.711
Оз. Светлое	0.264	0.280	0.106	0.188	0.141	0.223	0.341	

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Во всех исследованных нами популяциях серебряного карася численно преобладали самки, доля самцов колебалась от 0 до 46%. Преобладание самок в популяциях серебряного карася из водоёмов юга Западной Сибири может свидетельствовать о небольшом распространении диплоидной формы и относительно благоприятных условиях обитания вида в регионе.

У серебряного карася выявлен высокий уровень разнообразия ISSR-маркеров, 95% которых были полиморфны. В отдельных популяциях карася показатели полиморфности были ниже – 40 – 70%. Межпопуляционная компонента генетической изменчивости была велика и составила 43%.

Наблюдается положительная корреляция показателей генетического разнообразия популяций карася с площадью водоёма, а также зависимость уровня изменчивости от типа размножения. Наиболее высокие показатели генетического разнообразия наблюдаются в популяциях со смешанным типом размножения, состоящих из диплоидно-триплоидных комплексов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абраменко М. И. Эколого-генетические механизмы динамики численности популяции серебряного карася (*Carassius auratus gibelio* (Bloch, 1782)) Цимлянского водохранилища // Биол. внутр. вод. 2012. № 4. С. 68 – 78.

Аналикова О. В. Филогенетический анализ двух форм серебряного карася *Carassius auratus gibelio* Bloch на основе изменчивости митохондриальной ДНК : дис. ... канд. биол. наук. Владивосток, 2008. 37 с.

Аналикова О. В., Елисейкина М. Г., Ковалев М. Ю., Брыков Вл. А. Сопоставление уровней плоидности и филогенетических линий митохондриальной ДНК у серебряного карася из популяций Дальнего Востока и Средней Азии // Генетика. 2008. Т. 44, № 7. С. 1000 – 1008.

Банникова А. А. Молекулярные маркеры и современная филогенетика млекопитающих // Журн. общ. биологии. 2004. Т. 65, № 4. С. 278 – 305.

Брыков В. А., Аналикова О. В., Елисейкина М. Г., Ковалев М. Ю. Изменчивость митохондриальной ДНК у диплоидной и триплоидной форм серебряного карася *Carassius auratus gibelio* // Генетика. 2005. Т. 41, № 6. С. 811 – 816.

Жигилева О. Н., Ожирельев В. В., Броть И. С., Пожыдаев В. В. Популяционная структура трех видов рыб (Cypriniformes : Cyprinidae), обитающих в реках Обь-Иртышского бассейна, по данным изоферментного анализа // Вопр. ихтиологии. 2010. Т. 50, № 6. С. 811 – 820.

Межжерин С. В., Кокодий С. В. Генетическая структура поселений серебряных карасей *Carassius* (superspecies *auratus*) (Linnaeus, 1758) Среднеднепровского бассейна // Генетика. 2010. Т. 46, № 6. С. 817 – 824.

Спирина Е. В. Особенности половой структуры популяций серебряного карася водоемов Ульяновской области // Вестн. Алтайского гос. аграрного ун-та. 2011. № 2 (76). С. 66 – 70.

Янкова Н. В. Эколого-морфологические особенности диплоидно-триплоидных комплексов серебряного карася *Carassius auratus gibelio* (Bloch) на примере озер междуречья Тобол-Тавда : дис. ... канд. биол. наук. Тюмень, 2006. 159 с.

Bender W., Pierre S., Hognes D. S. Chromosomal walking and jumping to isolate DNA from ace and rosy loci of bithorax complex in *Drosophila melanogaster* // J. Molecular Biology. 1983. Vol. 168, № 1. P. 17 – 33.

Liu X. F., Lu C. Y., Cao D. C., Sun X. W., Liang L. Q. Mutation rate and pattern of microsatellites in gynogenetic silver crucian carp (*Carassius auratus gibelio*) // Yi Chuan. 2008. Vol. 30, № 4. P. 483 – 490.

Luo J., Zhang Y. P., Zhu C. L., Xiao W. H., Huang S. Y. Genetic diversity in crucian carp (*Carassius auratus*) // Biochemical Genetics. 1999. Vol. 37, № 9 – 10. P. 267 – 279.

Nei M. The genetic distance between populations // American Naturalist. 1972. Vol. 106, № 949. P. 283 – 291.

Nei M., Roychoudhury A. K. Genie variation within and between the three major races of man, caucasoids, negroids, and mongoloids // American J. of Human Genetics. 1974. Vol. 26, № 4. P. 421 – 443.

Ohara K., Ariyoshi T., Sumida E., Sitizeo K., Taniguchi N. Natural hybridization between diploid crucian carp species and genetic independence of triploid crucian carp elucidated by DNA markers // Zoological Science. 2000. Vol. 17, № 3. P. 357 – 364.

STATISTICA for Windows (Computer program manual). Tulsa, OK : StatSoft, Inc., 1998.

Wali A., Syed M., Bhat B. A., Balkhi M. H., Bhat F. A., Darzi M. M. Genetic diversity of *Cyprinus carpio* var. *communis*, *Cyprinus carpio* var. *specularis* and *Carassius carassius* by DNA based markers // Intern. J. of Aquaculture. 2013. Vol. 3, № 24. P. 138 – 146.

Williams J. G. K., Kubelik A. R., Livak K. J., Rafalski J. A., Tingey S. V. DNA polymorphism amplified by arbitrary primers are useful as genetic markers // Nucleic Acids Research. 1990. Vol. 18, № 22. P. 6531 – 6535.

Yeh F. C., Yang R., Boyle T. POPGENE. Version 1.31. [Electronic resource]. Univ. Alberta and Centre Intern. Forestry Res., 1999. Available at: <http://www.ualberta.ca/~fyeh/download.htm> (accessed: 10 July 2015).

ГЕНЕТИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ПОПУЛЯЦИЙ СЕРЕБРЯНОГО КАРАСЯ

Yoon J.-M., Park H.-Y. Genetic similarity and variation in the cultured and wild crucian carp (*Carassius carassius*) estimated with Random Amplified Polymorphic DNA // Asian-Australasian J. of Animal Sciences. 2002. Vol. 15, № 4. P. 470 – 476.

Zheng K., Lin K., Liu Z., Luo C. Comparative microsatellite analysis of grass carp genomes of two gynogenetic groups and the Xiangjiang River group // J. of Genetics and Genomics. 2007. Vol. 34, № 4. P. 321 – 330.

Zhigileva O. N., Baranova O. G., Pozhidaev V. V., Brol I. S., Moiseenko T. I. Comparative analysis of using isozyme and ISSR-PCR-markers for population differentiation of cyprinid fish // Turkish J. of Fisheries and Aquatic Sciences. 2013. Vol. 13, № 1. P. 159 – 168.

Zhou L., Wang Y., Gui J. F. Analysis of genetic heterogeneity among five gynogenetic clones of silver crucian carp, *Carassius auratus gibelio* Bloch, based on detection of RAPD molecular markers // Cytogenetics and Cell Genetics. 2000 a. Vol. 88, № 1 – 2. P. 133 – 139.

Zhou L., Wang Y., Gui J. F. Genetic evidence for gonochoristic reproduction in gynogenetic silver crucian carp (*Carassius auratus gibelio* Bloch) as revealed by RAPD assays // J. Molecular Evolution. 2000 b. Vol. 51, № 5. P. 498 – 506.

Zietjiewicz E., Rafalski A., Labuda D. Genome fingerprinting by simple sequence repeat (SSR)-anchored polymerase chain reaction amplification // Genomics. 1994. Vol. 20. P. 176 – 183.

УДК [633.11:631.453](470.315)

ФИТОПРОТЕКТОРНЫЙ ЭФФЕКТ ГУМАТА АММОНИЯ ПРИ ВЫСОКИХ КОНЦЕНТРАЦИЯХ МЕДИ В СРЕДЕ

Т. А. Кирдей¹, А. П. Веселов²

¹ *Ивановская государственная сельскохозяйственная академия
им. Д. К. Беляева*

Россия, 153012, Иваново, Советская, 45

² *Нижегородский государственный университет им. Н. И. Лобачевского
Россия, 603950, Нижний Новгород, Гагарина, 23*

E-mail: t.a.kirdey@mail.ru

Поступила в редакцию 19.12.14 г.

Фитопротекторный эффект гумата аммония при высоких концентрациях меди в среде. – Кирдей Т. А., Веселов А. П. – Изучали влияние гумата аммония, полученного из торфа, на устойчивость растений пшеницы к высоким концентрациям CuSO_4 – 100, 250, 500 и 1000 мкМ/л. Семена проращивали на растворах сульфата меди без гумата или с добавлением гумата, затем растения выращивали на растворе Хогланда в камере искусственного климата. Коэффициент протекторного действия гумата определяли двумя способами: по изменению сухой массы и по содержанию ионов меди в сравнении с растениями, выращенными без гумата. Установлена протекторная роль гумата при 100 и 250 мкМ, что обусловлено снижением накопления меди в растениях. При более высоких концентрациях гумат усиливал токсическое действие меди.

Ключевые слова: фитопротекторный эффект, гуминовые вещества, гумат, тяжелые металлы, медь, пшеница.

Phytoprotective effect of ammonium humate at high copper concentrations in the environment. – Kirdey T. A. and Veselov A. P. – The influence of ammonium humate obtained from peat on the wheat plant tolerance to high CuSO_4 concentrations (100, 250, 500, and 1000 $\mu\text{M/l}$) was studied. Seeds were germinated on copper sulphate solution with and without the humate. Then the plants were grown on Hoagland's solution in an artificial climate chamber. The humate protective action coefficient was estimated in two ways, namely: by dry weight changes and by copper ion content in comparison with the plants grown without humate. A protective role of the humate at 100 and 250 μM was established, due to copper accumulation reduction in the plants. At higher concentrations the humate enhanced the toxic effect of copper.

Key words: phytoprotective effect, humic substances, humate, heavy metals, copper, wheat.

DOI: 10.18500/1684-7318-2016-4-390-398

ВВЕДЕНИЕ

Возрастающее антропогенное воздействие на окружающую среду приводит к усилению накопления высокотоксичных тяжелых металлов в почве, воде, живых организмах. К тяжелым металлам относят более 40 элементов, атомная масса которых превышает 50 а.е.м. Многие из этих элементов являются необходимыми для жизнедеятельности растений, но в высоких концентрациях вызывают комплекс не-

гативных изменений, приводящих к нарушению метаболизма, ингибированию фотосинтеза, дыхания, снижению эффективности осморегуляции, торможению ростовых процессов, гибели растений.

Медь – один из главных поллютантов на загрязненных территориях, является наиболее токсичным тяжелым металлом. Основные причины повышения содержания меди в окружающей среде – широкое использование медьсодержащих пестицидов и накопление отходов промышленности. В низких концентрациях медь – незаменимый для растений микроэлемент, входящий в состав важнейших окислительно-восстановительных ферментов, участвующих в фотосинтезе, дыхании, восстановлении и фиксации азота (Yruela, 2009). Избыточные дозы меди вызывают изменение проницаемости клеточных мембран, нарушение транспорта электронов в электронтранспортных цепях, инактивацию ферментов, ингибирование роста корней и побегов, индуцируют окислительный стресс в клетках растений, нарушают нормальное развитие корневой системы (Куликова и др., 2011; Yruela, 2009). Причем диапазон концентраций меди, не оказывающих выраженного токсического воздействия на растения, очень узок.

В сравнительно немногочисленных исследованиях показано, что гуминовые вещества снижают токсичность тяжелых металлов (Будаева и др., 2005; Куликова, 2008; Семенов, 2009; Kaschl, Chen, 2002). Фитопротекторное действие гуминовых соединений при высоких концентрациях тяжелых металлов в среде обусловлено, по-видимому, образованием нетоксичных комплексов гуминовых веществ с металлами и снижением их доступности для растений.

Гуминовые вещества – уникальные высокомолекулярные природные соединения, образующиеся в процессе гумификации – разложении органических остатков при затрудненном доступе кислорода. Гумификация – второй по масштабности процесс превращения органического вещества после фотосинтеза (Перминова, 2008). Количество углерода, связанного в гуминовых веществах почв, торфа, углей, почти в четыре раза превосходит количество углерода, связанного в органическом веществе всех растений и животных. Гуминовые соединения участвуют в структурообразовании почвы, накоплении питательных элементов и микроэлементов в доступной для растений форме, регулировании геохимических потоков металлов в водных и почвенных экосистемах, связывают в прочные комплексы ионы металлов и органические экотоксиканты (Христева, 1977; Орлов, 1993).

Гуминовые вещества представляют собой очень сложную смесь природных соединений, устойчивых к биоразложению. Фундаментальные свойства гуминовых веществ – это нестехиометричность состава, нерегулярность строения, гетерогенность структурных элементов и полидисперсность. Гетерогенность структуры, с одной стороны, дает чрезвычайно широкий спектр свойств, а с другой – неспецифичность действия. Несмотря на гетерогенность структуры, гуминовые вещества обладают общими свойствами и типом строения – состоят из «ядерной» части (системы конденсированных бензольных колец) и периферических открытых цепей. При гидролизе гуминовых веществ в раствор переходят низкомолекулярные фрагменты, аминоксахара, аминокислоты, витамины, антибиотики, фитогормоны (Орлов, 1990; Горовая и др., 1995).

Классификация гуминовых веществ основана на их растворимости в кислотах и щелочах: гумин – неизвлекаемый остаток, нерастворимый ни в щелочах, ни в кислотах; гуминовые кислоты – фракция, растворимая в щелочах и нерастворимая в кислотах (при $\text{pH} < 2$); фульвокислоты – фракция, растворимая и в щелочах, и в кислотах. Гуминовые и фульвокислоты, взятые вместе, называют «гумусовыми кислотами». Это наиболее подвижная и реакционноспособная компонента гуминовых веществ, активно участвующая в природных химических процессах. Гумусовые кислоты образуют прочные связи со многими ионами и молекулами веществ, элементами, находящимися в растворе, а также включенными в кристаллическую структуру минералов. Благодаря карбоксильным, гидроксильным, карбонильным группам и ароматическим фрагментам гумусовые кислоты вступают в ионные, донорно-акцепторные и гидрофобные взаимодействия (Орлов, 1990; Перминова, 2000).

Гуминовые вещества непосредственно в почве, торфе находятся в малоактивной форме, так как, обладая большим набором функциональных групп, реагируют с минеральными компонентами. При производстве гуминовых препаратов – солей гуминовых кислот – функциональные группы «разблокируются» и гуминовые кислоты переводятся в активную форму. В отличие от свободных гуминовых кислот гуматы являются водорастворимыми подвижными соединениями.

Таким образом, в современных условиях растущего загрязнения окружающей среды исследование фитопротекторной функции гуматов приобретает особую актуальность. В связи с этим целью работы являлось изучение влияния гумата аммония, полученного из торфа (Способ получения..., 2007), на устойчивость растений пшеницы к высоким концентрациям меди.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объектами исследования были растения яровой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) сорта Приокская. Семена проращивали в чашках Петри на фильтровальной бумаге с растворами сульфата меди в концентрациях 100, 250, 500 и 1000 мкМ при температуре 20 – 22°C. Растения выращивали в условиях водной культуры на питательной смеси Хогланда в камере искусственного климата. Гуминовый препарат использовали в концентрации 0.01 и 0.005% для проращивания семян и для выращивания растений соответственно. Концентрации выбраны по результатам ранее проведенных экспериментов (Кирдей, 2013). Одновременно изучали действие высоких концентраций меди на растения при начале эксперимента в возрасте 30 дней с целью выяснения особенностей токсического действия металла на взрослые растения. Благодаря этой части эксперимента удалось определить характер воздействия гумата на накопление меди растениями при 500 и 1000 мкМ сульфата меди в среде, тогда как при выращивании растений при данных концентрациях с начала прорастания семян наблюдалось сильное торможение ростовых процессов и гибель растений.

Реакцию растений на действие ионов металлов и гумата оценивали по всхожести семян, морфологическим показателям проростков на седьмой день эксперимента, а также по накоплению биомассы и морфологическим показателям разви-

тия растений в фазы кушения, выхода в трубку и колошения. Контролем служили растения, выращенные без сульфата меди в среде. Степень устойчивости определяли по соотношению сухих масс надземных органов растений на опытном и контрольном вариантах (Удовенко, 1977). Протекторное действие гумата оценивали: 1) по накоплению массы растениями – определяли соотношение массы растений, выращенных при использовании гуминового препарата и без гумата (коэффициент протекторного действия гумата по массе) (Кирдей, 2014); 2) по накоплению токсичного иона – определяли соотношение содержания меди в растениях, выращенных без гумата и при использовании гумата (коэффициент протекторного действия гумата по накоплению меди). Содержание ионов меди в растениях определяли на атомно-абсорбционном спектрометре «Shimadzu» (Япония), модель 6800.

Статистическую обработку данных проводили при помощи программы Excel с использованием дисперсионного и корреляционного методов анализа.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Высокие концентрации сульфата меди – 500 и 1000 мкМ – существенно снизили всхожесть семян пшеницы – на 19 и 22% по сравнению с контролем. Установлена обратная корреляционная зависимость всхожести семян, длины побегов и корней проростков от концентрации меди в среде. Коэффициент корреляции составил 0.88, 0.89 и 0.74 без гумата в среде и 0.77, 0.90 и 0.84 в присутствии гумата соответственно. Гумат усиливал рост проростков как без сульфата меди в среде, так и при относительно невысоких концентрациях – 100 и 250 мкМ. При более высоких концентрациях сульфата меди влияние гумата не доказано статистически. Соотношение длины побегов и корней проростков увеличивается с ростом концентрации меди (коэффициент корреляции 0.95 – 0.99), что обусловлено более сильным токсическим действием меди на рост корней, чем побегов. Высокая чувствительность клеток корней к большинству токсикантов обусловлена более высокой скоростью деления и роста клеток по сравнению с надземными органами.

При высоких концентрациях сульфата меди в среде особенно ярко проявлялись признаки фитотоксичности меди: хлороз, задержка роста побегов, угнетение развития корневой системы, увядание и засыхание растения. Хлороз может быть связан с недостатком железа. Торможение роста и увядание растений обусловлено нарушением поглощения воды и минеральных веществ (Деви, Прасад, 2005; Серегин, 2009; Hall, 2002).

Токсическое действие меди проявляется прежде всего на процессах роста растений. Достоверное снижение массы растений наблюдалось на всех вариантах опыта. Высокие концентрации меди вызвали также торможение процесса кушения. Если на контроле кустистость составила 5.33 без гумата и 5.67 в присутствии гумата, то при 100 мкМ – 2.0 и 4.3 соответственно. При более высоких концентрациях процесс кушения ингибировался полностью.

С увеличением концентрации меди в среде значительно снизилась степень металлоустойчивости растений (табл. 1). В процессе развития растений их устойчивость изменяется – повышение металлоустойчивости наблюдается только при 100 мкМ. При 250 и 500 мкМ в фазу колошения контрольных растений степень

устойчивости ниже в 3 раза, чем в фазу кушения, а при 1000 мкМ отмечена 100%-ная гибель растений.

Таблица 1

Степень металлоустойчивости растений пшеницы, %

Концентрация CuSO ₄ , мкМ/л	Без гумата			С гуматом		
	Кушение	Выход в трубку	Колошение	Кушение	Выход в трубку	Колошение
100	14.55	10.63	16.01	47.27	58.62	58.31
250	10.91	2.30	3.74	14.55	53.16	48.48
500	10.00	4.31	3.05	12.73	2.59	2.70
1000	6.36	1.44	0.78	5.45	1.44	0.52

Примечание. Фазы развития указаны для контрольных растений.

Гумат значительно повысил металлоустойчивость растений пшеницы при 100 и 250 мкМ CuSO₄. Эффективность гумата характеризует коэффициент протекторного действия (табл. 2). Если коэффициент равен 1 – влияние гумата отсутствует,

Таблица 2

Коэффициент протекторного действия гумата (по массе)

Концентрация CuSO ₄ , мкМ/л	Фазы развития		
	Кушение	Выход в трубку	Колошение
0	1.82	1.24	1.11
100	3.25	5.51	3.64
250	1.33	23.12	12.95
500	1.27	0.60	0.89
1000	0.86	1.00	0.67

если значение коэффициента меньше 1 – гумат усилит токсическое действие металла, если больше 1 – наблюдается выраженный защитный эффект гумата. Причем чем выше значение коэффициента, тем сильнее проявляется протекторное действие гумата. Протекторная роль гумата наблюдалась только при 100

и 250 мкМ, тогда как при 500 и 1000 мкМ гумат в целом усилил токсичность меди.

Стимулирующее действие гумата наблюдалось и без добавления сульфата меди в среду – наиболее сильное в фазу кушения.

Избыток меди ингибировал как накопление биомассы, так и линейный рост растений (рис. 1). Степень снижения длины побегов и корней растений нарастала с увеличением концентрации меди в среде. Достоверное ингибирование длины побегов и корней наблюдалось на всех вариантах опыта, за исключением длины корней в фазу кушения при 100 мкМ в присутствии гумата. Гумат показал высокую эффективность в среде без сульфата меди и при концентрации сульфата меди 100 и 250 мкМ. Однако в процессе развития растений протекторная функция гумата сохраняется только при 100 мкМ. В фазу колошения при 250 мкМ эффект гумата недостоверен, а при более высоких концентрациях наблюдается тенденция усиления токсического действия меди. Т.е. в процессе развития растений в условиях постоянного действия высоких концентраций сульфата меди (250 мкМ и выше) усиливается как токсическое действие металла, так и отрицательный синергетический эффект гумата и меди.

ФИТОПРОТЕКТОРНЫЙ ЭФФЕКТ ГУМАТА АММОНИЯ

Накопление меди в растениях увеличивается с ростом концентрации меди в среде (табл. 3). При 100 мкМ содержание меди в побегах возросло в 5 раз по сравнению с контролем, при 250 мкМ – уже в 61 раз. При высоких концентрациях – 500 и 1000 мкМ – оказалось нецелесообразно, да и невозможно достоверно определить содержание меди в растениях, так как растения практически остановились в росте и не накапливали массу (рис. 2) Так, масса одного растения в фазу кущения составила 0.05 – 0.07 г при 500 мкМ и 0.03 – 0.035 г при 1000 мкМ, в фазу колошения – 0.31 – 0.35 г и 0.06 – 0.09 г соответственно. Только наличие зеленых листьев у некоторых растений позволило считать растения живыми. К фазе колошения контрольных растений при 1000 мкМ сульфата меди в среде отмечена 100%-ная гибель растений. Поэтому в табл. 3 приведены данные по содержанию меди в растениях, выращенных при начале воздействия высокими концентрациями меди в возрасте 30 дней. У таких растений уже сформировалась корневая система, выполняющая барьерную функцию в отношении избыточных количеств ионов меди.

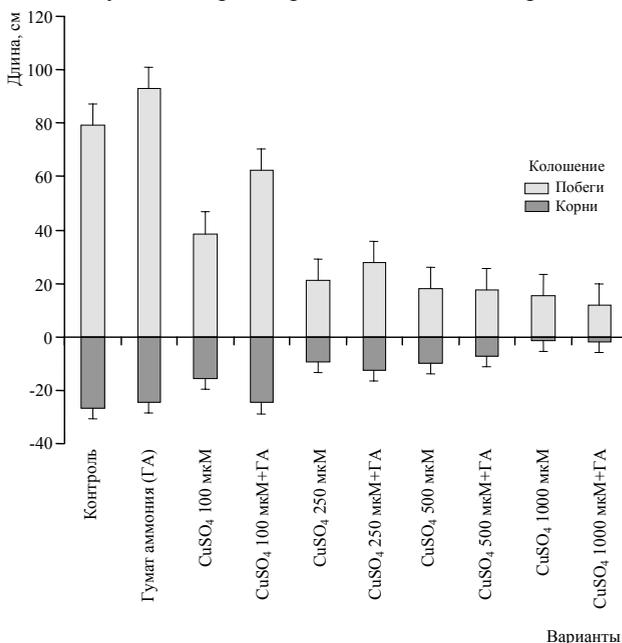


Рис. 1. Влияние высоких концентраций меди и гумата на линейный рост растений пшеницы; бары на диаграмме показывают значения HCP_{05}

данные по содержанию меди в растениях, выращенных при начале воздействия высокими концентрациями меди в возрасте 30 дней. У таких растений уже сформировалась корневая система, выполняющая барьерную функцию в отношении избыточных количеств ионов меди.

Таблица 3

Содержание меди в растениях, мг/кг сухой массы (колошение)

Концентрация $CuSO_4$, мкМ/л	Без гумата			С гуматом		
	Побеги	Корни	Корни/побеги	Побеги	Корни	Корни/побеги
0	13.0±0.2	47.0±1.0	3.62	6.8±0.2	43.0±4.0	6.32
100	66.0±2.0	3530.0±50.0	53.48	42.0±3.0	660.0±15.0	15.71
250	790.0±4.0	2890.0±90.0	3.66	140.0±3.0	2770.0±40.0	19.79
500*	90.0±4.0	1890.0±20.0	21.00	82.0±5.0	1640.0±60.0	20.00
1000*	93.0±2.0	2300.0±150.0	24.73	120.0±3.0	4740.0±60.0	39.5

Примечание. Приведены средние значения и их стандартные ошибки; * данные по растениям, выращенным при начале воздействия $CuSO_4$ в возрасте 30 дней.



Рис. 2. Влияние гумата на растения пшеницы при 100 мкМ CuSO_4 в среде

рующую функцию при повышении концентрации токсичного иона. При 500 мкМ роль гумата незначительна, а при 1000 мкМ наблюдается противоположный эффект – усиление накопления меди растениями. Таким образом, протекторная роль гумата ограничивается концентрацией CuSO_4 250 мкМ.

Таблица 4

Коэффициент протекторного действия гумата (по содержанию меди)

Концентрация CuSO_4 , мкМ/л	Побеги	Корни
0	1.91	1.09
100	1.57	5.35
250	5.64	1.04
500*	1.10	1.15
1000*	0.78	0.49

* Приведены данные по растениям, выращенным при начале воздействия CuSO_4 в возрасте 30 дней.

Полученные результаты подтверждают, что пшеница относится к растениям-«исключателям» токсичных ионов, накапливая медь преимущественно в корневой системе (Baker, 1981). Однако при повышении концентрации CuSO_4 процессы регуляции нарушаются. О регулирующей функции корневой системы можно судить по соотношению содержания токсичных ионов в корнях и побегах (см. табл. 3). Высокая регулирующая способность корневой системы наблюдается при 100 мкМ.

Гумат снижает накопление меди в растениях как при выращивании на стандартной питательной среде, так и при добавлении сульфата меди в концентрациях 100 и 250 мкМ (табл. 4). Причем при 100 мкМ протекторное действие гумата направлено преимущественно на снижение накопления меди корневой системой, а при 250 мкМ – побегами. Очевидно, что корневая система теряет свою регулирующую функцию при повышении концентрации токсичного иона. При 500 мкМ роль гумата незначительна, а при 1000 мкМ наблюдается противоположный эффект – усиление накопления меди растениями. Таким образом, протекторная роль гумата ограничивается концентрацией CuSO_4 250 мкМ.

Металлоустойчивость растений определяется, в конечном счете, накоплением токсичных ионов. Установлена обратная корреляционная зависимость сухой массы растений от содержания меди – коэффициент корреляции составил 0.84 и 0.74 при выращивании растений без гумата и в присутствии гумата соответственно.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, проведенные исследования подтвердили предполагаемую фитопротекторную роль гумата при высоких концентрациях меди в среде. Однако защитная функция гумата ограничивается концентрацией сульфата меди 250 мкМ. Полученные результаты позволяют выделить противоположно направленные эф-

ФИТОПРОТЕКТОРНЫЙ ЭФФЕКТ ГУМАТА АММОНИЯ

факты влияния гумата на устойчивость растений пшеницы к высоким концентрациям меди: 1) стимуляция роста и снижение токсического действия меди на растения при относительно низких концентрациях сульфата меди (100 и 250 мкМ); 2) торможение роста и усиление токсического действия меди при высоких концентрациях сульфата меди (500 и 1000 мкМ). Причем в процессе развития растений повышение металлоустойчивости наблюдается только при 100 мкМ, а при более высоких концентрациях – усиление токсического действия меди, а также развитие отрицательного синергетического эффекта гумата и ионов меди.

Металлоустойчивость растений определяется накоплением токсичных ионов. Гумат снизил накопление меди в растениях как при выращивании на стандартной питательной среде, так и при добавлении сульфата меди в концентрациях 100 и 250 мкМ. Причем высокая регулирующая функция корневой системы наблюдалась только при 100 мкМ. В этом варианте коэффициент протекторного действия гумата по накоплению меди в корнях был наиболее высоким. При 250 мкМ защитная функция гумата была направлена уже на снижение накопления меди в побегах. Очевидно, что при повышении концентрации меди корневая система теряет свою регулирующую функцию и протекторная роль гумата возрастает. Высокая эффективность гумата обусловлена, предположительно, образованием комплексных соединений с ионами меди, снижающих накопление металла в растениях.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Будаева А. Д., Золотов Е. В., Бодоев Н. В., Бальбурова Т. А. Сорбция ионов тяжелых металлов гуматами аммония, натрия, калия // *Фундаментальные исследования*. 2005. № 9. С. 112 – 113.

Горова А. И., Орлов Д. С., Щербенко О. В. Гуминовые вещества. Строение, функции, механизм действия, протекторные свойства, экологическая роль. Киев : Наук. думка, 1995. 303 с.

Деву С. Р., Прасад М. Н. В. Антиокислительная активность растений *Brassica juncea*, подвергнутых действию высоких концентраций меди // *Физиология растений*. 2005. Т. 52. С. 233 – 237.

Кирдей Т. А. Снижение токсического действия свинца на проростки пшеницы в присутствии гумата // *Сельскохозяйственные науки и агропромышленный комплекс на рубеже веков : сб. материалов 1-й междунар. науч.-практ. конф.* Новосибирск : Сибпринт, 2013. С. 13 – 17.

Кирдей Т. А. Защитное действие гумата на проростки пшеницы в присутствии тяжелых металлов // *Проблемы региональной экологии*. 2014. № 2. С. 199 – 201.

Куликова А. Л., Кузнецова Н. А., Холодова В. П. Влияние избыточного содержания меди в среде на жизнеспособность и морфологию корней сои // *Физиология растений*. 2011. Т. 58, № 5. С. 719 – 727.

Куликова Н. А. Защитное действие гуминовых веществ по отношению к растениям в водной и почвенной средах в условиях абиотических стрессов : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 2008. 48 с.

Орлов Д. С. Гумусовые кислоты почв и общая теория гумификации. М. : Изд-во МГУ, 1990. 325 с.

Орлов Д. С. Свойства и функции гуминовых веществ // *Гуминовые вещества в биосфере*. М. : Наука, 1993. С. 16 – 26.

- Перминова И. В.* Анализ, классификация и прогноз свойств гумусовых кислот : дис. ... д-ра хим. наук. М., 2000. 359 с.
- Перминова И. В.* Гуминовые вещества – вызов химикам XXI века // *Химия и жизнь*. 2008. № 1. С. 50 – 56.
- Семенов А. А.* Влияние гуминовых кислот на устойчивость растений и микроорганизмов к воздействию тяжелых металлов : автореферат дис. ... канд. биол. наук. М., 2009. 25 с.
- Серегин И. В.* Распределение тяжелых металлов в растениях и их действие на рост : дис. ... д-ра биол. наук. М., 2009. 333 с.
- Способ получения жидких торфяных гуматов : пат. 2310633 Рос. Федерация : МПК C05F11/02, C10F7/00 / Калинин Ю. А., Вашурина И. Ю., Кирдей Т. А. ; заявитель и патентообладатель ООО Научно-производственная фирма «Недра». № 2006120883/04 ; заявл. 15.06.2006 ; опубл. 20.11.2007, Бюл. № 32. 4 с.
- Удовенко Г. В.* Солеустойчивость культурных растений. Л. : Колос, 1977. 215 с.
- Христева Л. А.* К природе действия физиологически активных гумусовых веществ на растения в экстремальных условиях // *Гуминовые удобрения : теория и практика их применения / Днепропетр. с.-х. ин-т. Днепропетровск, 1977. Т. 6. С. 3 – 15.*
- Baker A. J. M.* Accumulators and excluders-strategies in response of plants to heavy metals // *J. of Plant Nutrition*. 1981. Vol. 3, iss. 1 – 4. P. 643 – 654.
- Kaschl A., Chen Y.* Interaction of humic substances with trace metals and their stimulatory effects on plant growth // *Use of humic substances to remediate polluted environments from theory to practice / eds. I. V. Perminova, K. Hatfield, N. Hertkorn. Dordrecht : Springer, 2002. Vol. 52. P. 83 – 115.*
- Hall J. L.* Cellular Mechanisms for heavy metal detoxification and tolerance // *J. Experimental Botany*. 2002. Vol. 53. P. 1 – 11.
- Yruela I.* Copper in plants : acquisition, transport and interactions // *Functional Plant Biology*. 2009. Vol. 36, № 5. P. 409 – 430.

УДК 58.072+574.583

**ВЛИЯНИЕ РАЗВИТИЯ МАКРОФИТОВ
В ФОРМИРОВАНИИ СТРУКТУРЫ ЗООПЛАНКТОНА
НИЗОВЬЕВ ДЕЛЬТЫ р. ВОЛГИ**

Н. В. Литвинова, Л. А. Федяева

*Астраханский государственный природный биосферный заповедник
Россия, 414002, Астрахань, Набережная р. Царев, 119
E-mail: shtepina.l@mail.ru*

Поступила в редакцию 15.12.14 г.

Влияние развития макрофитов в формировании структуры зоопланктона низовьев дельты р. Волги. – Литвинова Н. В., Федяева Л. А. – Тростниково-ежеголовниково-рогозовая ассоциация является ценозообразующей для участка устья протока Кутум культурной зоны дельты р. Волги. В островной зоне авандельты характерны рогозово-тростниковые ассоциации. Начало массового отрастания земноводной и водной растительности регистрируется в конце мая. Отмирание водной растительности начинается с конца июля. Земноводная растительность, наоборот, в этот период достигает своего максимума. Существует прямая корреляция между степенью развития растительности и показателями численности зоопланктона в зоне земноводно-водной растительности. Пик численности зоопланктона среди макрофитов достигает при максимальном развитии и нормальном состоянии самой растительности в первой декаде июля. В зоне, свободной от земноводно-водной растительности, не наблюдается закономерности между динамикой численности зоопланктона и степенью развития макрофитов.

Ключевые слова: растительные ассоциации, проективное покрытие, зоопланктон, корреляция, культурная зона, авандельта.

Influence of macrophyte development in the zooplankton structure formation in the lower reaches of the Volga river delta. – Litvinova N. V. and Fedyeva L. A. – The cattail, reed and bur-reed association is the cenosis-forming ones for a part of the mouth of the Kutum duct of the kultuk area of the Volga river delta. The insular area of the avandelta is characterized by reed–mace associations. The terrestrial and aquatic vegetation begins to grow massively in late May. The aquatic vegetation begins to die since the end of July whereas the terrestrial vegetation, on the contrary, reaches its maximum in this period. A direct correlation exists between the vegetation development degree and the zooplankton abundance indices in the terrestrial–aquatic vegetation zone. The zooplankton abundance peak among the macrophytes is achieved at the maximum development and normal status of the vegetation in early July. No regularities are observed between the zooplankton abundance dynamics and the macrophyte development degree in the region free of terrestrial and aquatic vegetation.

Key words: plant associations, projective cover, zooplankton, correlation, kultuk area, avandelta.

DOI: 10.18500/1684-7318-2016-4-399-410

ВВЕДЕНИЕ

Водоёмы дельты р. Волги уникальны, каждый характеризуется своими особенностями. Низовья дельты, в частности, культурная зона и авандельта, характери-

зуются низкими уровенными режимами после спада половодья с 0.4 до 1.5 м и высокой степенью зарастаемости. По зарослевой фауне дельты Волги проводились исследования П. Н. Хорошко (1956), было выявлено, что планктон, взятый в зарослях и в местах, свободных от растительности, так называемых «окнах», резко различен и в качественном и в количественном отношении. Пробы, взятые непосредственно в зарослях, во много раз богаче проб, взятых в «окнах», как по видовому составу, так и по количеству. По данным А. А. Косовой (1965) в култушной зоне видовой состав зоопланктона близок к зоопланктону протоков и ериков, но здесь присутствует и большое количество фитофильных животных. В култуках происходит замена пассивно парящих форм и слабо плавающих фильтраторов прикрепленными сидячими, ползающими по дну и планктобентическими формами, питающимися планктоном. В авандельте большой численности достигают раковинные корненожки, донные ветвистоусые рачки, псаммофильные коловратки и ракушковые рачки. Заросли погруженных растений и уголков полупогруженных способствуют размножению многих животных, в результате чего среди зарослей создаются повышенные концентрации зоопланктона (Хорошко, 1956; Косова, 1958). Также автором ранее было отмечено, что более высокого уровня биологического разнообразия достигают сообщества зоопланктона, обитающие среди зарослей макрофитов (рогоза и чилима) (Штепина, 2013). Необходимо показать динамику развития самой растительности и то, как она может влиять на качественные и количественные показатели зоопланктона, обитающего среди нее. Также участки зарослей макрофитов в култушной зоне и авандельте р. Волги являются важными зонами нагула молоди рыб.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Проведен учет видового состава и проективного покрытия растительных сообществ, расположенных на мелководном участке устья правого рукава протока Кутум и в островной зоне авандельты – у острова Блинов на площади 100 м² (размер пробной площади 10×10 м²) Обжоровского участка Астраханского государственного заповедника.

Для наиболее полной характеристики состава и сезонной динамики фитоценозов култушной зоны и авандельты наблюдения за развитием растительности проводились с середины мая до конца августа, включая пик развития большинства видов и период максимального накопления фитомассы растений (конец июля – начало августа) исследуемых территорий.

Отбор гидробиологических проб проводился на Обжоровском участке Астраханского государственного заповедника в устье правого рукава протока Кутум среди зарослей тростниково-рогозово-ежеголовниковой ассоциации со всеми плавающими сопутствующими видами и в открытой зоне, достаточной проточной, где отмечена только водная растительность в виде роголистника (*Ceratophyllum* sp.), так называемой зоне «окна». А также в авандельте у острова Блинов – среди зарослей рогозово-тростниковой (среди только кулисных зарослей тростника (*Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud, 1841), рогозово-чилименной ассоциации и в открытой части с водной растительностью из роголистника («окно»). Отбор проб

ВЛИЯНИЕ РАЗВИТИЯ МАКРОФИТОВ

проводился в 2013 г. планктонной сетью Апштейна процеживанием воды объемом 100 литров с началом массового отрастания растительности с мая до середины августа, когда происходит массовое зарастание и сохраняется низкий уровень воды, ввиду чего отобрать пробы в этих зонах среди растительности не представлялось возможным. Сбор и обработку проб беспозвоночных проводили по стандартной методике с использованием определителей (Мануйлова, 1964; Кутикова, 1970; Смирнов, 1971 а, б; Методические рекомендации по сбору и обработке..., 1984; Определитель пресноводных..., 1994; Ветвистоусые ракообразные..., 2007; Методические рекомендации по отбору..., 2008; Определитель зоопланктона..., 2010; Smirnov, 1996 и др.).

Проводился корреляционный анализ (Шитиков, Розенберг 2003) между изменением проективного покрытия, выраженного в процентах, и динамикой количества зоопланктона как среди растительных земноводно-водных ассоциаций, так и без земноводной растительности в «окнах».

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Растительные сообщества, расположенные на мелководном участке устья правого рукава протока Кутум. Данный участок култушной зоны дельты р. Волги включает несколько типов сообществ земноводной и настоящей водной растительности. Земноводная растительность объединяет высокотравную (тростник южный, рогоз узколистый *Typha angustifolia* Linnaeus, 1753) и низкотравную формации (ежеголовник прямой *Sparganium erectum* Linnaeus, 1753). Настоящая водная растительность включает: прикрепленные растения с плавающими листьями (рогольник *Trapa natans* Linnaeus, 1753), прикрепленные погруженные растения (валлиснерия спиральная *Vallisneria spiralis* Linnaeus, 1753, рдест гребенчатый *Potamogeton pectinatus* Linnaeus, 1753), неприкрепленными свободноплавающими на поверхности воды растениями (сальвиния плавающая *Salvinia natans* Linnaeus, 1753, ряска *Lemna* sp., водокрас лягушачий *Hydrocharis morsus-ranae* Linnaeus, 1753 многокоренник обыкновенный *Lemna polyrrhiza* Linnaeus, 1753) и неприкрепленные погруженные растения (роголистник темно-зеленый *Ceratophyllum demersum* Linnaeus, 1753).

Тростниково-ежеголовниково-рогозовая ассоциация является ценозообразующей для данного мелководного участка култушной зоны и покрывает (в зависимости о фазы развития) от 20 до 40% пробной площади. Наибольшее участие в формировании растительного покрова пробной площади принимают рогоз узколистый и ежеголовник прямой. Рогоз узколистый формирует куртинные и куртинно-кулисные заросли различной (преимущественно средней и высокой) плотности. Куртины ежеголовника прямого формируют смешанную заросль совместно с рогозом (в виде наружного прерывистого бордюра), а также произрастают отдельными куртинами на чистинах. В пределах пробной площади единичные довольно плотные куртины тростника южного располагаются в кулисной части зарослей рогоза.

Виды водной растительности, прикрепляющиеся ко дну (рдест, валлиснерия), произрастают очень неравномерно, преимущественно они формируют куртины на

открытых участках вне зарослей ежеголовника и рогоза. Виды, формирующие агломерации на поверхности воды (ряски, сальвиния, многокоренник), в пределах пробной площади приурочены к самым слабопроточным участкам – они формируют скопления в наружной части ежеголовниково-рогозового бордюра, а при близком расположении куртин ежеголовника занимают и поверхность воды между ними.

Водная растительность начинает развиваться в мае (в зависимости от условий весенне-летнего половодья) и с середины июня доминирует в аспекте пробной площади. При этом необходимо отметить, что в начале лета наиболее активно развиваются виды, плавающие на поверхности воды. По мере прогревания придонных слоев воды и спада полых вод (в конце июня – начале июля) начинается массовое развитие видов, прикрепленных ко дну и плавающих в толще воды. Уже в конце июля практически вся поверхность воды оказывается покрыта плотным аспектом сальвинии, ряски, многокоренника, плавающих розеток листьев водокраса, рогульника. При этом необходимо отметить, что эта агломерация покрывает уже не только слабопроточные участки в бордюре рогоза и ежеголовника, но практически всю поверхность воды. Проективное покрытие водной растительности составляет 100%. Со второй половины июля массовое развитие наблюдается и у погруженной растительности – роголистник, валлиснерия, рдесты формируют мощные куртины, охватывающие местами всю толщу воды.

С середины августа, а местами в конце июля в развитии водной растительности постепенно начинают превалировать деструктивные процессы. Высокая температура воды, очень слабая проточность и практически полное зарастание всей толщи воды растительностью приводит к быстро прогрессирующему накоплению разлагающихся растительных остатков. Земноводная растительность, произрастающая на пробной площади (рогоз, ежеголовник и тростник), в августе находятся на пике своего развития, достигая максимального проективного покрытия (около 45%).

Растительные сообщества на мелководном участке островной зоны авандельты р. Волги в районе северо-восточной оконечности острова Блинов. Земноводная высокотравная растительность пробной площади представлена двумя наиболее массовыми видами, характерными для островной зоны авандельты, – тростником южным и рогозом узколистным.

Настоящая водная растительность пробной площади включает: прикрепленные растения с плавающими листьями (рогульник, кувшинка белая *Nymphaea alba* Linnaeus, 1753), прикрепленные погруженные растения (рдест блестящий *Potamogeton lucens* Linnaeus, 1753), неприкрепленные свободноплавающие на поверхности воды растения (сальвиния плавающая, ряски, водокрас лягушачий, многокоренник обыкновенный) и неприкрепленные погруженные растения (роголистник темно-зеленый).

Основной ценозообразующей ассоциацией данного участка островной зоны авандельты является рогозово-тростниковая, занимающая до 35% пробной площади. Тростник южный формирует мощные кулисные заросли большой плотности с частным проективным покрытием внутри кулисы до 85 – 95%. Плотные куртинные заросли рогоза узколистного примыкают к тростниковым кулисам. Необхо-

димо отметить, что наиболее типичными формациями для островной зоны авандельты являются такие, в которых тростник формирует центральную часть «островов», а рогоз окружает эти тростниковые заросли широким бордюром. Описываемая пробная площадь представляет собой участок такой ассоциации, но с особенностью: рогоз формирует прерывистый, куртинного типа бордюры вдоль зарослей тростника. В течение вегетационного сезона площадь, занимаемая рогозово-тростниковой формацией, увеличивается не очень значительно, увеличивается только проективное покрытие растений внутри этой ассоциации (до 80 – 90%).

Большая часть пробной площади является местом произрастания настоящей водной растительности. В этой части расположены довольно крупные мощные монодоминантные куртины кувшинки белой. В течение летнего сезона куртины кувшинки становятся более мощными, также несколько увеличивается занимаемая ими площадь. Плавающие розетки листьев рогульника в начале июня здесь единичны, но к середине лета они начинают формировать плотный аспект.

Неприкрепленные плавающие растения в начале своего появления на поверхности воды (в мае) концентрируются преимущественно в слабопроточных участках пробной площади – ближе к рогозово-тростниковым зарослям. В июле сальвиния, ряски, водокрас и многокоренник уже начинают формировать агломерации и на открытых участках пробной площади. Куртины рдеста блестящего единичны и за летний сезон их численность увеличивается незначительно.

Наиболее массовым видом водной растительности, формирующим обширные куртины на пробной площади, является роголистник темно-зеленый. Особенностью распределения зарослей роголистника является формирование им плотных куртин от дна до поверхности воды со значительными участками чистого дна между ними. В течение июля происходит наращивание мощности этих куртин, а на поверхности воды отмечено массовое развитие водорослей. В конце июля – начале августа происходит так называемое «оседание» подводных лугов – массовое опускание на дно погруженной водной растительности, однако ее место в поверхностном слое к этому времени уже занимают розетки листьев чилима. Таким образом, проективное покрытие, формируемое водной растительностью в течение всего лета, составляет 75 – 100% с максимальными значениями в июле – первой половине августа. Со второй половины августа начинается массовое отмирание водной растительности, тогда как земноводные виды достигают максимума своего развития.

Для выявления влияния макрофитов на динамику зоопланктона проведен корреляционный анализ между степенью развития растительности (проективного покрытия) и количеством зоопланктона среди земноводно-водной растительности при одновременном сравнении участков, свободных от земноводной растительности, так называемых «окнах» (табл. 1). Учитывались также температура, количество растворенного кислорода и уровень воды. Выявлено, что существует прямая корреляция между степенью развития земноводно-водной растительности, а точнее, изменением проективного покрытия, и показателями численности зоопланктона в этой зоне. Закономерности между степенью зарастания зарослей макрофитов рядом с «окнами», а также собственно водной растительности в этой зоне и динамикой количества зоопланктона не выявлено, что может быть связано и с низ-

ким разнообразием видов и форм растительности, а также возможным влиянием большего течения в этой зоне. Т.е зоопланктон непосредственно среди земноводно-водных растительных ассоциаций обладает высокими количественными показателями и разнообразием. Это также подтверждается рядом авторов (Бекман и др., 1977; Зимбалева 1981; Мухортова, 2007; Taniguchi et al., 2003; Ahmad, Parveen, 2013 и др.). В частности, в экспериментальных данных Jong-Yun Choi с соавт. (2014) выявлено, что после частичного удаления свободноплавающих макрофитов и, следовательно, увеличения погруженных увеличиваются и число видов, и численность зоопланктона, но при полном удалении свободноплавающих растений видовое разнообразие было ниже, несмотря на рост погруженных макрофитов. Таким образом, можно заключить, что в естественных условиях наибольшего разнообразия зоопланктон достигает в местах с большим разнообразием видов земноводно-водной растительности, что создает большее количество ниш и зон защиты для зоопланктона. Также пик обилия видового разнообразия и численности зоопланктеров среди макрофитов приходится на пик развития основных видов макрофитов и находится в зависимости от состояния последней, что подтверждено полученными данными.

Таблица 1

Корреляция между динамикой проективного покрытия и количеством зоопланктона среди зарослей земноводно-водной растительности и на свободных участках «окнах»

Корреляция	Устье протока Кутум		Остров Блинов		
	«Окно» роголистник	Тростниково- ежеголовниково- рогозовая ассоциация	«Окно» роголистник	Роголистниково- чилимная ассоциация	Рогозово- тростниковая ассоциация
Уровень корреляции между проективным покрытием / численность зоопланктона	0.24	0.64	0.19	0.63	0.62

Температурный фактор оказывает влияние и на саму растительность и количество зоопланктона в том числе. Однако на участках среди земноводно-водной растительности прослеживается четкая связь между изменением количества зоопланктона и развитием самой растительности и нет связи между развитием как земноводно-водной рядом, так и собственно водной в «окнах» и количеством зоопланктона. Кислородный режим оказывается даже несколько ниже среди земноводно-водной растительности слабопроточной зоны, чем на открытых участках, и это при нормальном процессе зарастания (когда нет отмирающих частей растений), видимо, не оказывает существенного влияния на количество зоопланктона. В конце июля и начале августа происходит отмирание растительности и количество зоопланктона в этих зонах иногда резко снижается. Не столь высокие значения корреляции обусловлены тем, что при проективном покрытии нельзя учесть состояние самой растительности. При 100%-ном покрытии, когда растительность в хорошем состоянии, численность зоопланктона максимальна. Однако и при таком покрытии примерно через 2 недели наблюдаются процессы отмирания раститель-

ВЛИЯНИЕ РАЗВИТИЯ МАКРОФИТОВ

ности и, соответственно, снижения количества зоопланктона именно в зонах макрофитов. В зонах же, свободных от земноводно-водной растительности, такой связи не обнаружено и корреляции не выявлено.

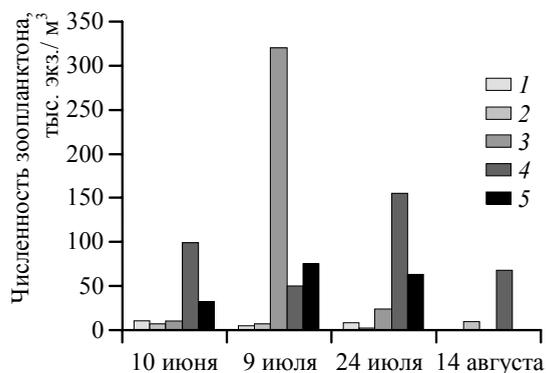
Динамика численности зоопланктона среди земноводно-водной растительности и в «окнах» показана на рисунке. Наибольшая разница численности зоопланктона между участками, свободными от земноводной растительности, и в зоне макрофитов, наблюдается с июня, максимально

значения зоопланктон в устье протока Кутум достигает в первой декаде июля (319 тыс. экз./м³), когда растительность имела наибольшее покрытие и не наблюдались процессов деструкции. Именно в этой зоне зоопланктон достигает максимальных значений с наибольшей разницей относительно «окон», что может быть связано с наибольшим количеством видов растений и их концентрацией именно у устья протока Кутум.

Так, начало отмирания растительности фиксируется уже в конце июля, и количество зоопланктона снижается среди зарослей тростниково-рогозово-ежеголовниковой ассоциации у устья протока Кутум более чем в 10 раз. А среди роголистниково-чилименной ассоциации количество зоопланктона максимально в конце июля, в середине августа при отмирании растительности количество зоопланктона здесь снижается почти в 2 раза. В ассоциации рогозово-тростниковой у острова Блинов максимального значения зоопланктон достигает во время первой декады июля, к концу июля снижаются количественные показатели, но не так значительно, как среди тростниково-ежеголовниково-рогозовой ассоциации. Так как чилим развивается позже, то, вероятно, и более высокие показатели численности зоопланктона здесь отмечаются чуть позже, в конце июля, в августе происходят процессы отмирания основного вида в этой ассоциации.

На участках, свободных от земноводных растений, в «окнах» у устья протока Кутум и у острова Блинов количество зоопланктона оставалось примерно на одном уровне в течение всего периода исследования, колебания численности не были высокими – их уровень не превышал 10 тыс. экз./м³.

В качественном составе на участках, свободных от земноводной растительности, регистрируется меньшее количество видов, что также было отмечено в ранее проведенных исследованиях (Хорошко, 1956; Штепина, 2013). Отмечаются сход-



Динамика численности зоопланктона в районах устья протока Кутум и острова Блинов, среди растительных ассоциаций и участков, свободных от водной растительности: 1 – устье протока Кутум, «окно», роголистник; 2 – остров Блинов, «окно», роголистник; 3 – устье протока Кутум (ассоциация тростниково-ежеголовниково-рогозовая); 4 – остров Блинов (ассоциация рогозово-чилименная); 5 – остров Блинов (ассоциация рогозово-тростниковая)

ные виды на участках с земноводно-водной растительностью и только с водной, т.е. обе зоны влияют друг на друга. В зону среди макрофитов попадают виды типично планктонные и наоборот, но количественное соотношение в период массового развития растений всегда больше на участке среди зарослей земноводно-водной растительности. Фитофильные организмы на участках, свободных от земноводной растительности, встречаются в меньшем числе видов по сравнению с участками среди макрофитов.

Так, 9 июля 2013 г. у острова Блинов в зоне «окон» отмечается достаточно высокое количество таксонов – 33, число общих таксонов между участками роголистниково-чилиимной и рогозово-тростниковой ассоциации – 13. Между открытой зоной «окна» и роголистниково-чилиимной ассоциацией наибольшее сходство – 23 общих таксона. А число индивидуальных таксонов по 8 в каждой из исследуемых зон. В большем количестве среди земноводно-водных растений встречаются – *Notommata pachyura* (Gosse, 1886), *Trichocerca rattus* (Müller, 1776), в рогозово-тростниковой ассоциации – *Euchlanis luksiana* (Hauer), виды рода *Lecane*, *Graptoleberis testudinaria* (Fischer, 1848), *Eurycercus lamellatus* (O. F. Muller 1776), *Picripleuroxus laevis* (Sars, 1861), *Nitocrella hibernica* (Brady, 1880), *Macrocylops albidus* (Jurine, 1820), *M. fuscus* (Jurine, 1820), *Cryptocylops bicolor* (G. O. Sars, 1863), *Eucyclops serrulatus* (Fischer, 1851).

Динамика изменения соотношения численности основных таксонов на участке среди тростниково-ежеголовниково-рогозовой ассоциации и участке с только роголистником у устья протока Кутум приведена в табл. 2, в период активного отрастания земноводной и водной растительности с 10 июня.

Таблица 2

Динамика изменения соотношения доли численности основных таксономических групп, а также видов среди участков земноводно-водной и водной растительности при изменении проективного покрытия в районе устья протока Кутум в 2013 г.

Таксономическая группа	Участок							
	Роголистник «окно»		Ассоциация тростниково-ежеголовниково-рогозовая		Роголистник «окно»		Ассоциация тростниково-ежеголовниково-рогозовая	
	10 июня	26 июня	9 июля	24 июля	10 июня	26 июня	9 июля	24 июля
1	2	3	4	5	6	7	8	
Проективное покрытие, %	65	75	95	81	100	85	100	
Protista	20,38	20,47	69,14	11,82	6,32	1,26	17,60	
	4	2	6	3	5	3	4	
Rotifera	39,48	40	1,31	31,20	15,48	71,20	29,50	
	15	8	5	11	12	18	12	

ВЛИЯНИЕ РАЗВИТИЯ МАКРОФИТОВ

Окончание табл. 2

1	2	3	4	5	6	7	8
Cladocera	<u>7.80</u> 9	<u>5.49</u> 8	<u>9.53</u> 16	<u>4.96</u> 2	<u>2.55</u> 9	<u>6.45</u> 4	<u>5.95</u> 16
Copepoda	<u>30.21</u> 6	<u>23.49</u> 5	<u>19.32</u> 10	<u>42.31</u> 6	<u>74.47</u> 5	<u>13.70</u> 4	<u>38.39</u> 7
Прочие	<u>2.11</u> 2	<u>10.45</u> 6	<u>0.86</u> 8	<u>9.45</u> 2	<u>0.01</u> 4	<u>7.37</u> 3	<u>8.54</u> 5
Число таксонов	36	29	37	24	35	32	32
Число общих таксонов	18	–	14	12	–	–	–
Число индивидуальных таксонов	18	11	–	6	16	20	20
Численность (тыс.экз./м ³) всего	10.29	9.28	118.44	4.23	319.76	8.68	23.86

Примечание. В числителе – % от общей численности, в знаменателе – количество видов.

Так, наибольшего сходства участки с земноводно-водной и только водной растительностью достигают в начале массового отрастания, когда проективное покрытие еще не большое в первой декаде июня. В обоих участках в этот период отмечена примерно одинаковая численность зоопланктона, наибольшее количество общих видов 18 и соотношение всех основных таксонов наиболее сходно. В большей степени встречены виды, характерные для весеннего периода, а также больше пелагических форм.

26 июня в зоне макрофитов происходит резкий скачок численности зоопланктона в 10 раз, соотношение численности основных таксонов относительно раннего срока меняется, большого количества достигают простейшие. В это время уменьшается количество видов и число коловраток, а число видов ветивистоусых возрастает с 8 до 16. Уже 9 июля на свободном от земноводной растительности участке встречено всего 25 таксонов, среди земноводно-водных растений – 37, общих среди них – 14. В этот период макрофиты достигают своего максимального проективного покрытия (100%) и, соответственно, максимальные значения численности зоопланктона среди надводной растительности. В «окнах» численность примерно на том же уровне, что и раньше, но почти в 100 раз меньше, чем среди макрофитов. В «окнах» отмечено много общих видов, большая часть из которых фитофильные и, видимо, попадают сюда из соседнего участка с земноводно-водной растительностью. В это время (9 июля) максимума достигают уже не простейшие, а веслоногие рачки, причем соотношение всех групп в зоне с только водной растительностью и в зоне с земноводно-водной различно. В большей степени среди макрофитов преобладали: *Lecane bulla bulla* (Gosse, 1832), *Chydorus sphaericus* (O. F. Müller 1785), *Cryptocyclops bicolor* (G. O. Sars, 1863), *Eucyclops serrulatus* (Fischer, 1851), Ostracoda; встречены: *Eothina elongata* (Ehrenberg, 1832), представители *Lecane*, *Trichotria truncata* (Whitelegge, 1889), *Oxyurella tenuicaudis* (Sars, 1862), *Simocephalus vetulus* (Müller, 1776), *Megafenestra aurita* (Fischer, 1849), *Elaphoidella bidens* (Schmeil, 1894), *Macrocyclus fuscus* (Jurine, 1820), *Megacyclus viridis* (Jurine, 1820) и пр. Здесь также отмечено наибольшее число индивидуальных таксонов. 24 июля при том же проективном покрытии численность зоопланктона среди земноводно-водных растений резко снижается. Как уже отмечалось, вероятно, это связано с начавшимися процессами отмирания здесь макрофитов и

плавающих растений, повышенной температурой и низкими значениями растворенного кислорода – ниже 2 мг/л. 24 июля вновь соотношение на участках «окон» и среди земноводно-водной растительности для всех групп различно, отмечается наибольшая разница между числом индивидуальных таксонов. При падении уровня воды в этот период в зоне «окон» встречено большое количество прочих таксонов (личинки хирономид, ракушковых раков, личинки поденок и пр.). На свободном от земноводной растительности участке максимума достигают коловратки и большое количество их видов зарегистрировано, а среди макрофитов преобладают веслоногие рачки, но уже в меньшем количестве по сравнению с 9 июля.

На всех участках в первой декаде июля среди земноводно-водной растительности, а также на свободном от таковой участке у устья протока Кутум доминировали *Soropoda*, и только у острова Блинов преобладали коловратки. На втором месте по численности в зоне макрофитов были коловратки, нередко и прочие таксоны – в основном это *Ostracoda*.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Растительные сообщества, расположенные на мелководном участке устья протока Кутум култушной зоны дельты р. Волги, включают несколько типов сообществ земноводной и настоящей водной растительности. Земноводная растительность объединяет высокотравную (тростник южный, рогоз узколистый) и низкотравную формации (ежеголовник прямой). Тростниково-ежеголовниково-рогозо-вая ассоциация является ценозообразующей для участка култушной зоны. Наибольшее участие в формировании растительного покрова принимают рогоз узколистый и ежеголовник прямой. Водная растительность начинает развиваться в мае (в зависимости от условий весенне-летнего половодья) и с середины июня начинает доминировать. Земноводная высокотравная растительность на мелководном участке островной зоны авандельты р. Волги в районе оконечности о-ва Блинов представлена двумя массовыми видами – тростником южным и рогозом узколистым. Проективное покрытие, формируемое водной растительностью в течение всего лета, составляет 75 – 100%. Со второй половины августа начинается массовое отмирание водной растительности, тогда как земноводные виды достигают максимума своего развития.

Существует прямая корреляция между степенью развития растительности и показателями численности зоопланктона в зоне земноводно-водной растительности. Зоопланктон непосредственно среди макрофитов находится в зависимости от степени развития и состояния этих растений и нет связи между развитием соседней водной растительности на участке «окна» и динамикой количества зоопланктона. Видовой состав и количество зоопланктона в «окнах» значительно беднее, чем среди зарослей макрофитов. У устья протока Кутум пик численности зоопланктона среди макрофитов достигает при максимальном развитии самой растительности в первой декаде июля, при этом наибольшего развития достигают веслоногие рачки. Соотношение основных таксономических групп на участках «окон» и среди макрофитов оказывается различным после начала массового развития растительности. В большей степени в сезонном аспекте среди растений варьирует численность ветвистоусых рачков и простейших. Часто в зоне «окон»

ВЛИЯНИЕ РАЗВИТИЯ МАКРОФИТОВ

встречаются фитофильные виды, попадающие сюда из зоны зарослей земноводной растительности. В большом количестве среди макрофитов встречаются и представители прочих таксонов (ракушковые рачки, личинки поленок, брюхоногие моллюски, личинки стрекоз и пр.).

Однако важно учитывать и тот факт, что уровни воды в низовьях дельты Волги зависят от зарегулированного стока, и каждый год ситуация с зарастанием макрофитами и собственно количеством и качеством зоопланктона различна и зависит от величины стока поступающей воды.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бекман М. Ю., Левковская Л. А., Снимщикова Л. Н. Фитофильные сообщества беспозвоночных в мелководных заливах // Лимнология прибрежно-островной зоны Байкала. Новосибирск : Наука. Сиб. отд-ние, 1977. С. 216 – 222 .

Ветвистоусые ракообразные : систематика и биология. Н. Новгород : Вектор ТиС, 2007. 370 с.

Зимбалева М. Н. Фитофильные беспозвоночные равнинных рек и водохранилищ. Киев : Наук. думка, 1981. 214 с.

Косова А. А. Зоопланктон западной части низовьев дельты Волги в период регулирования стока // Изменения биологических комплексов Каспийского моря за последние десятилетия. М. : Наука, 1965. С. 98 – 135.

Косова А. А. Состав и распределение зоопланктона и бентоса в западной части низовьев дельты Волги // Тр. Астраханского заповедника. 1958. Вып. IV. 320 с.

Кутикова Л. А. Коловратки фауны СССР (Rotatoria). Подкласс Eurotatoria (отряды Plomida, Monimotrochida, Paedotrochida). Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1970. 744 с.

Мануйлова Е. Ф. Ветвистоусые рачки (Cladocera) фауны СССР. М. : Наука, 1964. 324 с. Методические рекомендации по отбору, обработке и анализу гидробиологических проб воды и грунта / сост. Г. И. Фролова. М. : Лесная страна, 2008. 122 с.

Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах. Зоопланктон и его продукция. Л. : ГосНИОРХ, 1984. 34 с.

Мухортова О. В. Видовое разнообразие зоофитоса разнотипных водоемов Самарской области и Татарстана // Актуальные вопросы изучения микро-, мейо- зообентоса и фауны зарослей пресноводных водоемов : материалы I междунар. shk.-конф. Н. Новгород : Вектор ТиС, 2007. С. 206 – 210.

Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. Т. 1. Зоопланктон / под ред. В. Р. Алексеева, С. Я. Цалолихина. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2010. 495 с.

Определитель пресноводных беспозвоночных России. Т. 1. Низшие беспозвоночные. СПб. : Наука. С.-Петербург. отд-ние, 1994. 394 с.

Смирнов Н. Н. Chydoridae фауны мира. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1971 а. Т. 1, вып. 2. 553 с.

Смирнов Н. Н. Macrotrycida фауны мира. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1971 б. Т. 2, вып. 2. 553 с.

Шитиков В. К., Розенберг Г. С., Зинченко Т. Д. Количественная гидроэкология : методы системной идентификации / Ин-т экологии Волжского бассейна РАН. Гольяты, 2003. 463 с.

Штепина Л. А. Оценка уровня биоразнообразия сообществ зоопланктона зарослей чилима и рогоза // Биоразнообразие : глобальные и региональные процессы : материалы Всерос. конф. молодых ученых. Улан-Удэ : Изд-во Бурят. науч. центра СО РАН, 2013. 214 с.

Хорошко П. Н. Зоопланктон авандельты Волги и его роль в питании молоди леща // Тр. ВНИРО. 1956. Т. 32. С. 197 – 209.

Jong-Yun Choi, Kwang-Seuk Jeong, Geung-Hwan La, Gea-Jae Joo. Effect of removal of free-floating macrophytes on zooplankton habitat in shallow wetland // Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems. 2014. Vol. 103, № 414. P. 12 – 18.

Smirnov N. N. Cladocera : the Chydoridae and Sayciinae (Chydoridae) of the World. Amsterdam : SPA Academic Publishing, 1996. Vol. 11. 204 p.

Taniguchi H., Nakano S., Tokeshi M. Influences of habitat complexity on the diversity and abundance of epiphytic invertebrates on plants // Freshwater Biology. 2003. Vol. 48. P. 718 – 728.

Ahmad U., Parveen S. Impact of aquatic macrophytes on Crustacean zooplankton population in a vegetated pond at Aligarh, India // Intern. J. of Plant, Animal and Environmental Sciences. 2013. Vol. 3, iss. 1. P. 107 – 113.

УДК 631.416+57.044

ОЦЕНКА СОСТОЯНИЯ ПОЧВ ГОРОДСКИХ ТЕРРИТОРИЙ ХИМИЧЕСКИМИ И ЭКОЛОГО-ТОКСИКОЛОГИЧЕСКИМИ МЕТОДАМИ

А. С. Олькова¹, Г. И. Березин¹, Т. Я. Ашихмина^{1,2}

¹ Вятский государственный университет
Россия, 610002, Киров, Московская, 36

² Институт биологии Коми научного центра УрО РАН
Россия, 167982, Сыктывкар, Коммунистическая, 28
E-mail: morgan-abend@mail.ru

Поступила в редакцию 17.02.16 г.

Оценка состояния почв городских территорий химическими и эколого-токсикологическими методами. – Олькова А. С., Березин Г. И., Ашихмина Т. Я. – Проведена оценка экологического состояния почв урбосистемы по показателям валового содержания тяжелых металлов, их подвижных форм, нефтепродуктов, интегральной токсичности, активности каталазы почвы. Наиболее неблагоприятными оказались участки транспортных функциональных зон города. Наблюдается тенденция угнетения двигательной активности инфузорий и ростовых показателей кресс-салата, снижения активности каталазы в городских почвах. Выявлен ряд чувствительности методов к комплексному загрязнению почвы: фитотест по *Lepidium sativum* > биотест по *Paramecium caudatum* > биотест по тест-системе «Эколюм» > активность почвенной каталазы. На примере клёна *Acer negundo* показан эффект фитоаккумуляции кадмия и свинца в коре.

Ключевые слова: городские территории, тяжелые металлы, нефтепродукты, биотестирование, почвенные ферменты, фитоаккумуляция.

Soil status assessment in urban areas by chemical and environmental toxicological methods. – Olkova A. S., Berezin G. I., and Ashikhmina T. Ya. – The ecological status of soils in an urbosystem was assessed in terms of the total content of heavy metals, their mobile forms, petroleum products, integrated toxicity, and soil catalase activity. Parts of the functional transport areas of the city have turned out to be the most disadvantaged areas. A tendency of suppression of the ciliate motor activity and the growth indicators of watercress, reduction of the catalase activity in urban soils are observed. The sensitivity sequence to complex soil contamination is as follows: a phytotest for *Lepidium sativum* > a bioassay for *Paramecium caudatum* > a bioassay by the “Ecolum” test-system > soil catalase activity. With the maple *Acer negundo* as an example, the phytoaccumulation effect of cadmium and lead in the crust is shown.

Key words: urban areas, heavy metals, petroleum products, bioassay, soil enzymes, phytoaccumulation.

DOI: 10.18500/1684-7318-2016-4-411-423

ВВЕДЕНИЕ

Уникальность городских экосистем, урбосистем зависит от истории их развития, ландшафтных особенностей, насыщенности и разнообразия техногенных объектов и других аспектов. Однако для большинства городов приоритетные загрязняющие вещества одинаковы за исключением специфических поллютантов, при-

сутствующих в выбросах, сбросах и отходах узкопрофильных промышленных предприятий. С этих позиций загрязнение соединениями тяжёлых металлов (ТМ) и нефтепродуктами характерно для почв (урбозёмов) любой городской территории.

Тяжёлые металлы, являясь загрязняющими веществами от объектов теплоэнергетики, многих отраслей добывающей и перерабатывающей промышленности, цветной и чёрной металлургии и даже коммунального хозяйства, аккумулируются в почвах. Максимальные превышения нормативов фиксируют в районах непосредственной добычи и переработки руд железа и цветных металлов. Например, нами были установлены высокие уровни загрязнения в районе завода ОАО «Электроцинк» (г. Владикавказ): превышения нормативов подвижных форм тяжёлых металлов составляло для меди 44,6, кадмия – 98, цинка – 260,9, свинца – 231,7 раз. В городах, не являющихся металлургическими центрами, концентрация ТМ в окружающей среде также растёт. В частности, в г. Калуга был выявлен опасный уровень загрязнения почв соединениями тяжёлых металлов: содержание свинца, цинка составляло более 60 мг/кг (Осина, 2012). В центре Стокгольма максимальное валовое содержание свинца достигло средних значений 104 мг/кг (Linde et al., 2001).

Загрязнение урбосистем нефтепродуктами стало серьёзной экологической проблемой из-за возрастающего количества автотранспорта, строительства развитой сети дорог, увеличения использования продуктов переработки нефти. При этом утвержденного норматива содержания нефтепродуктов в почвах до сих пор нет. Для оценки уровня загрязнения почв нефтепродуктами используют фоновое их содержание для районов, не ведущих добычу нефти (40 мг/кг) (Мусихина, 2009). В г. Москва содержание данных поллютантов в почвах достигает 754 мг/кг, в г. Самара – 1700 мг/кг, а в местах нефтедобычи в Казахстане – до 86000 мг/кг почвы (Ибрагимова, 2009).

Превышение действующих нормативов, а также фоновых значений не может в полной мере охарактеризовать экологическое состояние почв. Для оценки качества окружающей среды важна не только концентрация действующих веществ, но и, главным образом, производимый эффект, отклик живых организмов.

Известно, что невысокие дозы тяжёлых металлов стимулируют развитие микробного сообщества, затем по мере возрастания концентраций происходит частичное ингибирование и, наконец, полное его подавление. Достоверные изменения видового состава фиксируются при концентрациях ионов тяжёлых металлов в 50 – 300 раз выше фоновых (Орлов, 2002). Однако многие методы позволяют выявлять негативные тенденции при гораздо меньших значениях. Появляются необычные для нормальных условий, устойчивые к тяжелым металлам виды миксомицетов (Лагаускас и др., 1981; Широких и др., 2009), наблюдается резкое снижение активности почвенных ферментов в ответ на загрязнение соединениями тяжёлых металлов (Kolesnikov et al., 2014).

Целью нашей работы стала диагностика состояния почв урбосистем (урбозёмов) на примере г. Киров на участках с разной функциональной нагрузкой по показателям содержания валовых и подвижных форм тяжёлых металлов и нефтепродуктов, с дальнейшим сопоставлением данных химического анализа с интеграль-

ОЦЕНКА СОСТОЯНИЯ ПОЧВ ГОРОДСКИХ ТЕРРИТОРИЙ

ной токсичностью почвы, её ферментативной активностью, а также способностью растительного покрова аккумулировать тяжелые металлы.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Пробы верхнего генетического горизонта почв отбирались в г. Киров. Природно-климатическая зона урбосистемы – южная тайга.

Пробы почв отбирались с участков городской территории с разной функциональной нагрузкой (рис. 1):

- промышленная зона (район ОАО «Кировский шинный завод»),

- транспортная (транспортная развязка «площадь Лепсе», район железнодорожного вокзала, перекресток крупных автодорог – Октябрьского проспекта и улицы Московской),

- жилая (Юго-Западный район г. Киров (ЮЗР) и район «Малые Чижы», отличающиеся низкой промышленной нагрузкой),

- рекреационная (Александровский сад и парк Дворца пионеров).

В качестве фонового участка был выбран суходольный луг с дерново-подзолистой супесчаной почвой, удаленный от города на 50 км.

На участках исследования кроме почвы отбирали образцы

растений: разнотравье, листья и кора клёна ясенелистного *Acer negundo* Linnaeus, 1753. Биомассу трав отбирали с площади исследуемых участков 2 м² скашиванием травостоя на высоте 3 см (ГОСТ 27262-87, 2002). Объединенные пробы листьев *A. negundo* составляли из биомассы здоровых листовых пластин, собранных с высоты ветвей 2.0 – 2.5 м по периметру кроны. Пробы коры *A. negundo* отбирались по окружности ствола на высоте 1.5 м, толщина стружки 2 – 3 мм.

Почвенные и растительные образцы высушивали до воздушно-сухого состояния. Определение массовой доли ТМ в почве и растительных образцах (меди, цинка, никеля, кадмия и свинца) проводили атомно-абсорбционным методом (ФР.1.31.2012.135739, 2012; Методические указания по определению..., 1992). Содержание нефтепродуктов (НП) определяли методом инфракрасной спектроскопии на приборе «КН-2М» (ПНД Ф 16.1:2.2.22-98..., 1998). Метод учитывает

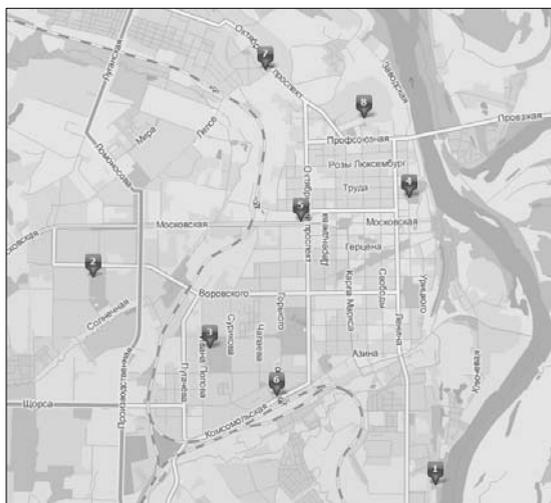


Рис. 1. Участки отбора проб почв и растительности в г. Киров: 1 – район «Малые Чижы», 2 – Юго-Западный район, 3 – парк Дворца пионеров, 4 – Александровский сад, 5 – перекресток Октябрьского проспекта и ул. Московской, 6 – район железнодорожного вокзала, 7 – площадь «Лепсе», 8 – район ОАО «Кировский шинный завод»

алифатические и циклические углеводороды, доля которых в нефти достигает 90%.

Среди характеристик, отражающих интегральное состояние почв, были выбраны методы биотестирования, включая фитотестирование, а также определение активности каталазы почвы. Острую токсичность определяли по изменениям биолюминесценции бактериальной тест-системы «Эколюм» (ПНДФ Т 14.1:2:3:4.11-04..., 2010) и хемотаксиса инфузорий *Paramecium caudatum* Ehrenberg, 1838 (ФР.1.39.2015.19243, 2015). Фитотоксичность определяли по отношению к кресс-салату (*Lepidium sativum* Linnaeus, 1753). Метод широко используется в мировой практике (Method Guidance..., 2000). Критерием токсичности считали снижение длины корня и проростка, а также их биомассы более чем на 20% по сравнению с контролем (прокаленный песок) (ФР. 1.39.2006.02264..., 2006).

Активность почвенной каталазы определяли газометрическим методом по А. Ш. Галстяну (Галстян, 1978), показатель интерпретировали по шкале, приведенной в работе (Гришина и др., 1991).

Уровень загрязнения ТМ почвы оценивали по коэффициенту концентрации химического вещества, определяемому как отношение содержания элемента на исследуемом участке к его содержанию на фоновой территории. Далее рассчитывали суммарный показатель загрязнения (СПЗ) как сумму коэффициентов концентраций ТМ (Сагет и др., 1990; Корельская, Попова, 2012). Получившиеся СПЗ характеризовали степень загрязнения почв: более 128 – чрезвычайное загрязнение, 32–128 – опасное, 16–32 – умеренно опасное, менее 16 – допустимое загрязнение (Методические указания по оценке..., 1987).

Анализ результатов проводили с использованием стандартных методов описательной статистики, вычисляя среднее арифметическое (M), его ошибку (m) и стандартное отклонение (S). Проверку гипотез о математической значимости выявленных различий проводили по критерию Стьюдента с учетом уровней значимости (P), вычисленных для двух сравниваемых значений. Зависимость между содержанием тяжелых металлов и нефтепродуктов в почве и установленными показателями токсичности, а также между содержанием тяжелых металлов в почве и растительных образцах оценивали по коэффициенту корреляции Пирсона (r). Анализ данных выполнен в MS Excel 2010, Statistica 8.0.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Основной тип почв в городе, в местах сформировавшегося растительного покрова, – дерново-подзолистый преимущественно легкого и среднего гранулометрического состава. Такие почвы отличаются малым содержанием органического вещества, низкой буферной способностью, что приводит к их невысокой устойчивости к антропогенным воздействиям (Глазовская, 1999; Олькова и др., 2009).

Основными источниками загрязнения окружающей среды в черте города является автотранспорт и промышленные предприятия, характерные для большинства средних и крупных городов: объекты пищевой промышленности, теплоэнергетики, машиностроения, производства строительных материалов. Функционируют предприятия, в спектре выбросов и сбросов которых присутствуют соединения

ОЦЕНКА СОСТОЯНИЯ ПОЧВ ГОРОДСКИХ ТЕРРИТОРИЙ

ТМ: ОАО «Кировский завод по обработке цветных металлов» (ОЦМ) и ОАО «Электромашиностроительный завод «Лепсе».

Анализ почвенных образцов. В почве фонового участка превышений предельно допустимых концентраций ТМ и фонового уровня нефтепродуктов не выявлено. Биотестирование, включая фитотестирование, контрольной пробы подтвердило отсутствие токсичности. Напротив, выявлена стимуляция тест-функций, что связываем с наличием биогенных элементов, переходящих в водную вытяжку из почвы. Такой эффект характерен для почв (Олькова, 2013). Активность каталазы близка к высокой.

Результаты исследования почв города отличались от фоновых значений. Приводим кратность установленного валового содержания ТМ нормативам в случае, если значение превышало 0.5 (табл. 1).

По результатам биотестирования наиболее неблагоприятными оказались участки с высокой транспортной нагрузкой, пробы с этих участков оказались токсичными для инфузорий (см. табл. 1). Это объясняется высоким уровнем загрязнения НП (до 270 мг/кг), а также содержанием ТМ: в районе перекрестка крупных магистралей превышен норматив по цинку и меди. В сравнении с большинством проб в образце с участка площади «Лепсе» обнаружено самое высокое содержание подвижных форм меди, хотя и в пределах нормы. Результаты подтверждаются другими методами. По показателю активности каталазы обсуждаемым пробам соответствовали самые низкие значения: 1.1 ± 0.2 мл O_2 /мин для образца с транспортной развязки «Лепсе» и 2.4 ± 0.2 мл O_2 /мин для образца с перекрестка крупных автомагистралей Октябрьского проспекта и улицы Московской, что достоверно отличается от значений фоновой территории ($P < 0.01$). В процессе фитотестирования наблюдалось достоверное угнетение роста корня в 2.6 – 3.2 раза ($P = 0.02$ для образца с транспортной развязки «Лепсе», $P = 0.04$ для перекрестка крупных автомагистралей).

Район железнодорожного вокзала также отличился высоким содержанием НП (250 ± 21 мг/кг). Здесь обнаружено самое высокое валовое содержание цинка (почти в 2 раза превышающее ПДК) с высокой долей подвижных форм: коэффициент подвижности более 50%. Показано, что почвы вблизи железных дорог, их ремонтных предприятий загрязняются техногенной пылью с оксидами металлов. Тормозные колодки поездов, стираясь, вносят в почвы вблизи железных дорог до 200 тыс. т металлов в год (Большаков и др., 1978).

Несмотря на такое загрязнение, в биотестах острая токсичность почвы в районе железнодорожного вокзала не выявлена. Только при фитотестировании отметили угнетение роста корня до 5.8 ± 0.7 ($P = 0.005$). Отсутствие высокой степени корреляции между содержанием загрязняющего вещества и токсическим эффектом показано авторами ранее при исследовании почв и водных объектов: причиной таких эффектов чаще всего становятся явления комплексобразования, специфические и неспецифические органо-минеральные взаимодействия, биоаккумуляция веществ (Марфенина, 1991; Никаноров, Трунов, 1999).

Селитебные районы города по большинству показателей отличались от фоновой территории. Юго-Западный район (ЮЗР) г. Киров имеет относительно дли-

Результаты исследования проб почвы г. Киров

Таблица 1

Функциональная зона	Участок отбора проб	Индексы токсичности		Активность катализаторов, мг О ₂ /мин	Длина корня, см	Кратность ПДК (ваговая форма)	Содержание нефтепродуктов, мг/кг
		<i>R_s calcidatum</i> , у.е.	Тест-система «Эколом», у.е.				
–	Контроль	$\frac{0,020 \pm 0,006}{0,01-0,02}$	0	$\frac{10,5 \pm 0,7}{10,0-11,3}$	$\frac{13,3 \pm 2,3}{11,1-15,6}$	–	$\frac{39,8 \pm 8}{31-47}$
		1 группа	0	высокая			
Служебная	Слобода «Малые Чижки»	$\frac{0,12 \pm 0,09*}{0,07-0,16}$	$\frac{20,88 \pm 4,46*}{16,49-25,54}$	$\frac{3,7 \pm 0,4*}{3,3-3,7}$	$\frac{10,0 \pm 1,1**}{8,9-11,0}$	Zn 0,55	$\frac{97 \pm 13*}{83-109}$
		1 группа	II группа	средняя			
	Юго-Западный район	$\frac{0,40 \pm 0,10*}{0,31-0,45}$	0	$\frac{3,7 \pm 0,2*}{3,5-3,8}$	$\frac{8,9 \pm 0,8*}{8,3-9,8}$	Zn 1,04	$\frac{390 \pm 28*}{371-422}$
		II группа	I группа	средняя			
Рекреационная	Парк Дворца пионеров	$\frac{0,30 \pm 0,01*}{0,22-0,35}$	0	$\frac{4,1 \pm 0,7*}{3,4-4,7}$	$\frac{14,1 \pm 1,5}{12,5-15,4}$	Zn 0,71	$\frac{24 \pm 6}{20-31}$
		I группа	I группа	средняя			
	Александровский парк	$\frac{0,24 \pm 0,08*}{0,15-0,30}$	0	$\frac{5,2 \pm 0,2*}{5,1-5,4}$	$\frac{8,7 \pm 1,7*}{7,1-10,5}$	Pb 1,7 Zn 1,5 Cu 0,65	$\frac{100 \pm 13*}{86-112}$
		I группа	I группа	средняя			
Транспортная	Перекресток Октябрьского просп. – ул. Московской	$\frac{0,45 \pm 0,18*}{0,29-0,59}$	0	$\frac{2,4 \pm 0,2*}{2,0-2,4}$	$\frac{5,2 \pm 0,8*}{4,5-6,1}$	Zn 0,64 Cu 0,56	$\frac{270 \pm 21*}{247-289}$
		II группа	I группа	слабая			
	Железнодорожный вокзал	$\frac{0,22 \pm 0,04*}{0,18-0,25}$	0	$\frac{7,6 \pm 0,5*}{7,3-8,2}$	$\frac{5,8 \pm 0,7*}{5,1-6,4}$	Pb 0,87 Zn 1,9 Cu 0,75	$\frac{250 \pm 21*}{228-270}$
		I группа	I группа	средняя			
Промышленная	Район площади «Ленсе»	$\frac{0,77 \pm 0,06*}{0,71-0,83}$	0	$\frac{1,1 \pm 0,2*}{0,9-1,2}$	$\frac{4,1 \pm 0,4*}{3,8-4,5}$	–	$\frac{97 \pm 14*}{82-109}$
		III группа	I группа	слабая			
	ОАО «Кировский шинный завод»	$\frac{0,27 \pm 0,08*}{0,17-0,31}$	0	$\frac{2,9 \pm 0,1*}{2,8-2,9}$	$\frac{8,5 \pm 2,1*}{6,5-10,6}$	Zn 2,4	$\frac{40 \pm 6}{33-45}$
		I группа	I группа	слабая			

Примечание. ПДК ваговой формы: медь – 55 мг/кг, никель – 85 мг/кг, цинк – 100 мг/кг, свинец – 30 мг/кг, кадмий – 2 мг/кг (Предельно допустимые концентрации..., 2006); * – значение достоверно отличается от контроля ($p < 0,03$); ** – значение достоверно отличается от контроля ($p < 0,08$).

ОЦЕНКА СОСТОЯНИЯ ПОЧВ ГОРОДСКИХ ТЕРРИТОРИЙ

тельную историю развития по сравнению с районом «Малые Чижы». Застройка первого массово велась в 70 – 80 гг. прошлого века; в настоящее время район отличается развитой транспортной сетью. Возможно, это стало причиной самого высокого содержания нефтепродуктов среди исследованных образцов (390 ± 28 мкг/кг) и II группы токсичности по *P. caudatum*.

Район «Малые Чижы» – самый «молодой» из исследованных участков. Долгое время он считался окраиной города. Суммарный показатель загрязнения ТМ 4.2 ± 2.0 – один из самых низких (рис. 2), однако установлено подавление бактериальной биолюминесценции до индекса токсичности 20.9 ± 4.5 . Отметим, что это единственный участок, где проба оказывает токсическое действие на данную тест-систему. Такой результат отчасти можно объяснить строительством нового жилого комплекса, т.е. повышением антропогенной нагрузки.

Пробам селитебных районов соответствовали

относительно невысокие значения активности каталазы, приближающиеся к характеристике «слабая». Рост корня кресс-салата угнетен, при этом отличия от контрольной пробы менее выражены, чем для почв транспортной зоны ($P = 0.008$ для района «Малые Чижы» и $P = 0.003$ для ЮЗР против $P = 0.002$ для транспортной развязки «Лепсе»). Отметим, что жилые районы в большинстве городов приобретают полифункциональный характер использования, что отражается в состоянии компонентов окружающей среды (Рылова, 2003).

В пробе, отобранной в Александровском парке, несмотря на его рекреационную функцию, обнаружено самое высокое содержание свинца среди исследованных участков (52 ± 11 мг/кг), а также превышение норматива содержания валовой формы цинка в 1.5 раза (см. табл. 1). Это можно объяснить тем, в непосредственной близости к парку с 1797 г. до наших дней функционировала первая в г. Киров губернская типография, использовавшая длительное время свинцовые краски (Энциклопедия..., 1995).

Загрязнение рекреационных зон городов, имеющих длительную историю развития, не редкость. Парк в Нижнем Новгороде им. 1 Мая, заложенный в 1984 г., ныне располагается в районе с высокой плотностью промышленных объектов, что отразилось в повышении валового содержания ТМ, например, до 6.7 раз по цинку в сравнении с фоном (Дабахов, Чеснокова, 2010). В зеленых и парковых зонах г. Палермо (Италия) также обнаружено антропогенное накопление свинца, цинка, меди и сделано предположение о транспортных источниках загрязнения в качестве основных (Manta et al., 2002).

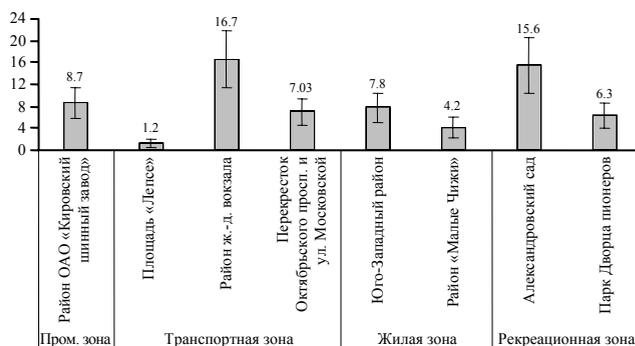


Рис. 2. Суммарные показатели загрязнения почв г. Киров в различных функциональных частях города

Рекреационная зона парка Дворца пионеров оказалась наиболее благополучной по полученным результатам. Это единственный участок, где по биомассе кресс-салата не наблюдается угнетение.

Анализируя содержание ТМ на всех участках, приходим к выводу, что близки к нормативным и сверхнормативным величинам чаще всего достигает накопление цинка. Доказано, что цинк связывается с органическим веществом почвы неспецифически и более подвижен по сравнению со свинцом и медью (Уфимцева, Терехина, 2005). Закономерность подтверждается: выявлено превышение ПДК подвижных форм цинка на участке с железнодорожной нагрузкой в 4.2 раза и в рекреационной зоне Александровского парка в 1.2 раза.

При анализе суммарных показателей загрязнения ТМ для исследуемых участков (см. рис. 2), подтвердилась основная тенденция: участок железнодорожного вокзала характеризуется «умеренно опасным загрязнением» (СПЗ выше 16), тогда как расчетный показатель для остальных районов свидетельствует о «допустимом загрязнении». СПЗ рекреационной зоны Александровского парка также очень высок в силу накопленного ранее загрязнения. Данные сопоставимы с ситуацией в других городах, не относящихся к металлургическим центрам: в г. Архангельск суммарные показатели загрязнения почвы ТМ достигают 16 – 32 условных единиц (Корельская, Попова, 2012).

Накопления меди и никеля не выявлено. Коэффициенты подвижности этих металлов для всех образцов почв оказались минимальными – около 2%, т. е. они практически полностью закреплены в почве в виде нелабильных форм.

Коэффициент корреляции Пирсона (r) между индексами токсичности, полученными в биотесте с инфузориями, и СПЗ оказался равным 0.36 ± 0.14 , тогда как связь индекса T и содержания нефтепродуктов оказалась гораздо теснее (0.77 ± 0.15).

Оценивая эффективность биологических методов, выбранных для оценки состояния почв, по критериям, предложенным А. Н. Крайнюковой (2004), приходим к выводу, что фитотестирование с помощью кресс-салата отличается высокой чувствительностью к загрязнению городских почв, в то же время экспресс-биотест по *P. caudatum* позволяет дать дифференцированную оценку степени токсичности образцов.

Анализ растительных образцов. Определяли содержание ТМ в растительных образцах исследуемых участков для того, чтобы установить взаимосвязь состояния почвы и растений. Полученные данные сравнивали с условным допустимым содержанием ТМ в сухом веществе растений, предложенным в работе А. Кабата-Пендиас, Х. Пендиас (2003). В табл. 2 указаны кратности установленных содержаний ТМ условному нормативу (от 0.5 и выше).

Практически все пробы растительных образцов характеризовались высокими концентрациями кадмия по сравнению с условно принятой нормой 0.05 – 0.2 мг/кг (Кабата-Пендиас, Пендиас, 2003). Например, в образцах разнотравья его концентрация варьировала от 0.15 ± 0.04 мг/кг (парк Дворца пионеров) до 0.5 ± 0.12 (перекресток Октябрьского просп. – ул. Московской). В пробах древесной коры, взятых у железнодорожного вокзала и вблизи площади «Лепсе», обнаружены максималь-

ОЦЕНКА СОСТОЯНИЯ ПОЧВ ГОРОДСКИХ ТЕРРИТОРИЙ

ные количества кадмия: 0.8 ± 0.20 и 0.75 ± 0.19 мг/кг соответственно. В районе перекрестка оживленных трасс в образцах трав и коре также обнаружено превышение условного допустимого содержания кадмия в 2.5 раза. Предположительно причиной этого могла стать высокая доля подвижных форм кадмия при нормативно допустимом его содержании в почве: коэффициент подвижности варьировал от $16.7 \pm 3.4\%$ на селитебном участке «Малые Чижы» до $30.4 \pm 5.1\%$ в рекреационной зоне Дворца пионеров. Этот факт привел к накоплению кадмия в среднем для исследованных участков до 0.24 ± 0.13 мг/кг в травянистой растительности, 0.23 ± 0.17 мг/кг в листьях *A. negundo* и 0.67 ± 0.10 мг/кг в его коре. Видим, что кора древесного растения в наибольшей степени аккумулирует соединения кадмия, что вполне закономерно.

Таблица 2

Содержание тяжелых металлов в растительных образцах пробных площадок

Участок отбора проб	Кратность условному допустимому содержанию ТМ		
	Травянистый покров	Листья древесной растительности	Кора древесной растительности
Район «Малые Чижы»	–	Zn 1.73	–
Юго-Западный район	Pb 0.77 Zn 0.58 Ni 1.36 Cd 1.25	Pb 0.56 Cd 1.6 Zn 0.93	Pb 0.74 Ni 0.76 Cd 3.6
Парк Дворца пионеров	Cd 0.75	Pb 0.66 Ni 0.74 Cd 2.75	Zn 1.4 Ni 0.8 Cd 3.25
Александровский сад	Cd 0.75	–	Cd 3.25
Перекресток Октябрьского просп. – ул. Московской	Pb 0.55 Cu 0.58 Cd 2.5	Cd 0.75	Pb 0.66 Ni 0.74 Cd 2.5 Cu 0.67
Район железнодорожного вокзала	Pb 0.61 Zn 0.71 Ni 1.36 Cd 1.0	Cd 0.7	Pb 0.68 Ni 1.64 Cd 4.0 Cu 0.93
Площадь «Лепсе»	Ni 0.56 Cd 0.75	Cd 1,05	Pb 2.3 Ni 2.26 Cd 3.75 Cu 0.93
Район ОАО «Кировский шинный завод»	Cd 1.2	–	–

Примечание. Прочерк означает, что концентрация элементов меньше 0.5 нижнего предела условно допустимой нормы по А. Кабата-Пендиас, Х. Пендиас (2003).

Способность коры накапливать ТМ отмечается и при анализе концентраций других определяемых элементов. На многих участках кратность условному допустимому содержанию элементов для цинка, никеля, свинца, меди составляет около

1 и более. В литературе это объясняется более тесными геохимическими взаимоотношениями почв с многолетней древесной растительностью по сравнению с однолетними травами (Титоренко, Дегтярева, 2013).

В биомассе трав содержание кадмия, свинца и никеля близки к условным нормам, тогда как в образцах листьев *A. negundo* с большинства участков среднее содержание металлов не достигало половины критерия (см. табл. 2). Исключением стал кадмий, содержание которого в биомассе листьев варьировало от 0.1 ± 0.03 до 0.55 ± 0.14 мг/кг при норме по А. Кабата-Пендиас, Х. Пендиас (2003) $0.05 - 0.2$ мг/кг. Короткая вегетация листьев препятствует накоплению в них ТМ.

По данным других исследователей, именно кадмий, а также свинец и кобальт накапливаются в растениях городов, что показано на примере плодов шиповника (Русанов, Турлибекова, 2011). Имеются сведения, что кадмий извлекается растениями из почвы лучше по сравнению со свинцом, что подтверждено в модельных экспериментах (Линдиман и др., 2008).

Самые высокие коэффициенты корреляции выявили для зависимостей «валовое содержание цинка в почве – содержание цинка в пробах травянистой растительности» ($r = 0.65 \pm 0.2$), а также для зависимости «валовое содержание меди в почве – содержание меди в травянистом покрове» ($r = 0.6 \pm 0.22$). Отсутствие высокой корреляции в других случаях может говорить о том, что накопление ТМ в растениях зависит от множества факторов, кроме содержания данных элементов в почвах. Например, листья и кора растений могут подвергаться воздействию пылевидного и аэрозольного загрязнения атмосферы (Безуглая, Смирнова, 2008).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Урбосистемы становятся территориями, где под влиянием антропогенного пресса локально изменяются геохимические процессы. При этом система «почва – растение» ярко демонстрирует накопление приоритетных загрязняющих веществ в наиболее нагруженных функциональных частях города. Эти явления стали характерны для большинства городов, а не только относящихся к крупным промышленным центрам. На примере урбосистемы г. Киров нами показаны закономерности формирования химических и эколого-токсикологических характеристик городских почв:

1) несмотря на условность разделения современного города на функциональные части, для районов крупных транспортных развязок установлено максимальное суммарное загрязнение;

2) выявлена более тесная связь результатов биотестирования и содержания нефтепродуктов по сравнению с аналогичной зависимостью с содержанием тяжелых металлов;

3) используемые биологические методы можно расположить в ряд, отражающий их эффективность для оценки состояния городских почв:

фитотест по *L. sativum* > биотест по *P. caudatum* > биотест по тест-системе «Эколюм» > активность почвенной каталазы;

4) на примере клёна *Acer negundo* показано, что древесные растения накапливают ТМ в большей степени, чем травянистый покров; эффект фитоаккумуляции максимально выражен в отношении кадмия и свинца;

ОЦЕНКА СОСТОЯНИЯ ПОЧВ ГОРОДСКИХ ТЕРРИТОРИЙ

5) наибольшей способностью к накоплению ТМ отличилась кора древесной растительности по сравнению с биомассой листвы и разнотравья, что логично связано с жизненным циклом и дополнительным влиянием загрязнения воздуха.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Большаков В. А., Гальпер Н. Я., Клименко Г. А., Лычкина Т. И., Баишта Е. В. Загрязнение почв и растительности тяжелыми металлами. Обзорная информация. М. : ВНИИИи-ТЭИсельхоз, 1978. 54 с.

Безуглая Э. Ю., Смирнова И. В. Воздух городов и его изменения. СПб. : Астерион, 2008. 253 с.

Галстян А. Ш. Унификация методов исследования активности ферментов почв // Почвоведение. 1978. № 2. С. 107 – 113.

Глазовская М. А. Проблемы и методы оценки эколого-геохимической устойчивости почв и почвенного покрова к техногенным воздействиям // Почвоведение. 1999. № 1. С. 114 – 124.

ГОСТ 27262-87 Корма растительного происхождения. Методы отбора проб // Комбикорма. Ч. 7. Корма растительные. Методы анализа. М. : ИПК Изд-во стандартов, 2002. С. 3 – 9.

Гришина Л. А., Копцик Т. Н., Моргунов Л. В. Организация и проведение почвенных исследований для экологического мониторинга. М. : Изд-во МГУ, 1991. 82 с.

Дабатов М. В., Чеснокова Е. В. Тяжелые металлы в почвах парков Заречной части Нижнего Новгорода // Вестн. Нижегород. ун-та им. Н. И. Лобачевского. 2010. № 2 (1). С. 109 – 116.

Ибрагимов С. Т. Биологическое диагностирование нефтезагрязненных почв месторождений Казахстана : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Алматы, 2009. 25 с.

Кабата-Пендиас А., Пендиас Х. Микроэлементы в почвах и растениях. М. : Мир, 2003. 171 с.

Корельская Т. А., Попова Л. Ф. Тяжелые металлы в почвенно-растительном покрове города Архангельска // Арктика и Север. 2012. № 7. С. 1 – 17.

Крайнюкова А. Н. Использование биотестирования при оценке состояния компонентов окружающей среды и контроле источников их загрязнения в условиях Украины // Актуальные проблемы водной токсикологии : сб. ст. / под ред. Б. А. Флерова / Ин-т биологии внутренних вод РАН. Борок, 2004. С. 68 – 80.

Лагаускас А. Ю., Шляужене Д. Ю., Репечкене Ю. П. Действие антропогенных факторов на грибные сообщества почв // Микробные сообщества и их функционирование в почве. Киев : Наук. думка, 1981. С. 199 – 202.

Линдиман А. В., Шведова Л. В., Тукумова Н. В., Невский А. В. Фиторемедиация почв, содержащих тяжелые металлы // Экология и промышленность России. 2008. № 9. С. 45 – 47.

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

Методические указания по определению тяжелых металлов в почвах сельхозугодий и продукции растениеводства / Центр. ин-т агрохим. обслуживания сельского хозяйства. М., 1992. 62 с.

Методические указания по оценке степени опасности загрязнения почвы химическими веществами № 4266-87. М. : Мин-во здравоохранения СССР, 1987. 23 с.

Мусихина Е. А. Методологический аспект технологии комплексной оценки экологической емкости территорий. М. : Академия естествознания, 2009. 137 с.

Никаноров А. М., Трунов Н. М. Внутриводоемные процессы и контроль качества природных вод / под ред. А. И. Бедрицкого. СПб. : Гидрометеоздат, 1999. 150 с.

Олькова А. С., Дабатов Е. В., Кантор Г. Я., Ашихмина Т. Я. Картирование почвенного покрова и оценка устойчивости почв на территории санитарно-защитной зоны комплекса

объектов хранения и уничтожения химического оружия // Изв. вузов. Геодезия и аэрофотосъемка. 2009. № 2. С. 39 – 45.

Олькова А. С. Проблемы биотестирования почв по аттестованным методикам // Докл. по экологическому почвоведению. 2013. Вып. 18, № 1. С. 165 – 175.

Орлов Л. С. Экология и охрана биосферы при химическом загрязнении. М. : Высш. шк., 2002. 334 с.

Осина Д. Е. Пространственное распределение подвижных форм тяжелых металлов в почвах города Калуги // Вестн. Моск. гос. обл. ун-та. Сер. Естественные науки. 2012. № 4. С. 128 – 134.

ПНД Ф 16.1:2.2.22-98. Методика измерения массовой доли нефтепродуктов в почве и донных отложениях методом ИК-спектрометрии. Количественный химический анализ почв. М., 1998.

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

Предельно допустимые концентрации (ПДК) и ориентировочно-допустимые концентрации (ОДК) химических веществ в почве. Гигиенические нормативы. ГН 2.1.7.2041-06, ГН 2.1.7.2042-06 // Бюл. нормативных актов федеральных органов исполнительной власти, № 10, 06.03.2006, официальное издание : сб. М. : Федеральный центр гигиены и эпидемиологии Роспотребнадзора, 2006.

Русанов А. М., Турлибекова Д. М. Тяжелые металлы в плодах шиповника парков города Орска // Вестн. Оренб. гос. ун-та. 2011. № 12. С. 299 – 300.

Рылова Н. Г. Трансформация почвенного покрова в условиях промышленного города и ее воздействие на растительность (на примере г. Ижевска) : дис. ... канд. биол. наук. Ижевск, 2003, 125 с.

Саит Ю. Е., Ревич Б. А., Янин Е. П. Геохимия окружающей среды. М. : Недра, 1990. 335 с.

Титоренко В. А., Дегтярева Т. В. Биогеохимические связи и отношения в экосистемах города Ставрополя // Фундаментальные исследования. 2013. № 10 – 4. С. 807 – 811.

Уфимцева М. Д., Терехина Н. В. Фитоиндикация экологического состояния урбогеосистем Санкт-Петербурга. СПб. : Наука. С.-Петербург. отд-ние, 2005. 339 с.

ФР.1.31.2012.135739. Методика выполнения измерений массовых долей токсичных металлов в пробах почв атомно-абсорбционным методом. 2012.

ФР.1.39.2006.02264. Методика выполнения измерений всхожести семян и длины корней проростков высших растений для определения токсичности техногенно-загрязненных почв («контактным» методом). 2006.

ФР.1.39.2015.19243. ПНД Ф Т 16.2:2.2-98 (изд. 2015 г.) Методика определения токсичности проб почв, донных отложений и осадков сточных вод экспресс-методом с применением прибора серии «Биотестер». СПб. : СПЕКТР-М, 2015. 21 с.

Широких А. А., Широких И. Г., Устюжанин И. А., Колупаев А. В. Микроскопические грибы в городских почвах, загрязненных тяжелыми металлами // Теоретическая и прикладная экология. 2009. № 4. С. 39 – 45.

Энциклопедия Земли Вятской. Т. 4. История / сост. В. А. Бердинских. Киров : Изд-во «Обл. писательская организация», 1995. 528 с.

Kolesnikov S. I., Zharkova M. G., Kazeev K. Sh., Kutuzova I. V., Samokhvalova L. S., Naleta E. V., Zubkov D. A. Ecotoxicity assessment of heavy metals and crude oil based on biological characteristics of chernozem // Rus. J. of Ecology. 2014. Vol. 45, № 3. P. 157 – 166.

Linde M., Bengtsson H., Oborn I. Concentrations and pools of heavy metals in urban Stockholm, Sweden // Water, Air, and Soil Pollution: Focus. 2001. Vol. 1, № 3. P. 83 – 101.

ОЦЕНКА СОСТОЯНИЯ ПОЧВ ГОРОДСКИХ ТЕРРИТОРИЙ

Manta D.S., Angelone M., Bellanca A., Neri R., Sprovieri M. Heavy metals in urban soils : a case study from the city of Palermo (Sicily), Itali // The Science of the Total Environment. 2002. Vol. 300, № 1 – 3. P. 229 – 243.

Method guidance and recommendations for whole effluent toxicity (WET) testing / United States Environmental Protection Agency. Washington, 2000. 60 p.

Rogers J. E., Li S. W. Effect of metals and other inorganic ions on soil microbial activity: soil dehydrogenase assay as a simple toxicity test // Bull. Environmental Contamination and Toxicology. 1985. Vol. 34, № 6. P. 858 – 865.

УДК 56.074.6(571.151)

**СТАТИСТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ВЛИЯНИЯ ФАКТОРА БЕСПОКОЙСТВА
НА ФОРМИРОВАНИЕ ПРОСТРАНСТВЕННОЙ СТРУКТУРЫ
ЗАВОЛЖСКОЙ ПОПУЛЯЦИИ ДРОФЫ (*OTIS TARDA* L.) (OTIDIDAE, AVES)**

**М. Л. Опарин, И. А. Кондратенков, О. С. Опарина,
А. Б. Мамаев, Е. И. Тихомирова**

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

Поступила в редакцию 27.10.16 г.

Статистический анализ влияния фактора беспокойства на формирование пространственной структуры заволжской популяции дрофы (*Otis tarda* L.) (Otididae, Aves). – Опарин М. Л., Кондратенков И. А., Опарина О. С., Мамаев А. Б., Тихомирова Е. И. – В статье исследуется влияние расположения населенных пунктов, железнодорожных магистралей и автомобильных дорог на пространственную структуру заволжской популяции дрофы, исследованной в период с 1998 по 2016 г. на модельной территории в 12000 км², расположенной в южной части саратовского Заволжья. Зону влияния оцениваемого нами фактора беспокойства, обусловленного движением людей и различных наземных транспортных средств по дорогам различного назначения, на территориальное распределение дроф в осенний период времени, можно определить как полосу шириной не менее 300 и не более 500 м с обеих сторон транспортных коммуникаций. Благоприятное влияние на распределение дроф и снижение воздействия фактора беспокойства оказывают защитные лесополосы, созданные вдоль транспортных коммуникаций. Кроме того, поля севооборота с размерностью сторон более 1 км можно считать фактором, компенсирующим беспокойство птиц. Нами установлено, что в саратовском Заволжье из-за больших размеров полей севооборота и значительного развития придорожных и полевых защитных лесополос для охраны дрофы не требуется специальных мер по ограничению передвижения людей и транспортных средств по территории, где обитает этот вид.

Ключевые слова: дрофа, фактор беспокойства, транспортные коммуникации, населенные пункты, пространственная структура популяции дрофы, лесополосы, поля севооборота.

Statistical analysis of the disturbance factor influence on the spatial structure formation of the Great Bustard (*Otis tarda* L.) (Otididae, Aves) population in the Trans-Volga region. – Oparin M. L., Kondratenkov I. A., Oparina O. S., Mamayev A. B., and Tikhomirova E. I. - The paper examines the influence of the location of settlements, railroads and highways on the spatial structure of the *Otis tarda* population in the Trans-Volga region studied on a model area of 12,000 km², located in the southern part of the Saratov Trans-Volga region in 1998 – 2016. The zone of influence of our estimated disturbance factor caused by the movement of people and a variety of ground vehicles along roads of various purposes, on the territorial distribution of bustards in the autumn can be located as a 300 – 500 m width band on both sides of the transport communications. Shelter belts created along transport communications render a beneficial effect on the distribution of *O. tarda* and the disturbance influence reduction. Besides, crop rotation fields with the side sizes more than 1 km can be considered a factor to compensate for the birds' anxiety. We have found that in the Saratov Trans-Volga region, because of the large size of crop rotation fields and the significant development of roadside and shelter belts, no special measures are required to protect *O. tarda* as to restrict the movement of people and vehicles on the territory where this species lives.

СТАТИСТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ВЛИЯНИЯ ФАКТОРА БЕСПОКОЙСТВА

Key words: *O. tarda*, disturbance factor, transport communications, settlements, spatial structure of Great Bustard population, shelter belts, crop rotation fields.

DOI: 10.18500/1684-7318-2016-4-424-433

ВВЕДЕНИЕ

Распашка степей поставила перед многими аборигенными животными, особенно наземными позвоночными, сложную задачу адаптации к происходящим изменениям. Среди ее разных форм важное место занимает способность адекватно реагировать на опасность как естественного, так и антропогенного характера (Владышевский, 2004). На необходимость специального изучения «фактора беспокойства» одним из первых обратил внимание П. Б. Юргенсон (1962). В. Е. Флинт (1983) отметил, что хотя фактор беспокойства постоянно упоминается как один из значимых, однако конкретные данные о величине этой значимости практически отсутствуют. Чаще всего в современной литературе фактор беспокойства рассматривается при анализе причин снижения численности охотничьих животных и наиболее крупных, осторожных видов птиц (особенно журавлей и орлов). Исследованию этого вопроса посвящаются не только отдельные публикации, но и специальные конференции (Нейфельдт, 1974; Галушин, 1980; Березовиков, 1981; Кустов, 1981; Голованова, 1985; Савченко, Емельянов, 1995). Другим направлением исследований по рассматриваемой проблеме является описание птиц антропогенных ландшафтов. При этом в этих работах внимание уделяется также роли фактора беспокойства как одной из основных причин, обуславливающих особенности их населения (Тейхман, Флинт, 1967; Владышевский, 1975; Бобров, 1980; Егорова, Френкина, 1981; Константинов, Бабенко, 1981; Ткаченко, 1984; Некрасов, 1986; Полушкин, 1986; Шибаев, Глущенко, 1988).

Наша статья посвящена изучению влияния факторов беспокойства на пространственную структуру заволжской популяции дрофы (*Otis tarda tarda* L.). В исследованиях посвященных изучению дрофы фактор беспокойства очень часто упоминается как один из основных лимитирующих для этого вида, но конкретные данные кроме отдельных умозрительных заключений практически отсутствуют.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для настоящего исследования послужили данные осенних учетов заволжской популяции дрофы на стационарной модельной территории площадью в 12000 км², выполняемые нами по одной и той же методике с 1998 г. по настоящее время, причем основной состав учетчиков сохранялся постоянным все это время. Учетные работы были выполнены нами в 1998 – 2000 гг., 2011 – 2012 гг., 2014 – 2016 гг. Методика учетов подробно описана нами ранее (Опарин и др., 2003), и в данной статье мы остановимся на ней вкратце.

В 1998 г. учёты проведены в период с 20 по 29 сентября, в 1999 – 2000 гг. – с 15 по 24 сентября. Во все последующие годы они проводились с 15 по 24 сентября, за исключением 2016 г., когда учёты были проведены в период с 05 октября по

14 октября из-за сложившихся погодных условий. В качестве картографической основы использовалась топографическая карта масштаба 1:100000. Система стратификации учётной площади сохранялась на протяжении всего периода обследований. Учёты осуществлялись 6 группами учётчиков на автомобилях. За каждой группой был закреплен фиксированный участок в 2000 км². Страта 10×20 км являлась дневной учётной площадью каждой группы учётчиков. Учёт проводился на маршрутах, закладываемых таким образом, чтобы была обследована вся территория. На картографическую основу наносились местообитания дрофы и места обнаружения этих птиц, определяемые при помощи GPS навигаторов. Данные о количестве птиц, при возможности количество ♀♀, ♂♂ и молодых (sad), времени обнаружения заносились в учётную карточку. Статистический анализ полученного материала производился с помощью непараметрических и параметрических критериев (Урбах, 1963; Гублер, 1978; Мардиа, Земроч, 1984; Чибисов, Пагурова, 1990; Джогман и др., 1998). Графический анализ распределения плотности населения дрофы на обследованной территории производился путем построения плоскостной диаграммы методом сглаживания полученных данных при помощи скользящей средней (Виноградов, 1998; Демьянов и др., 1999; Каневский и др., 1999). Единицей области пространства (геометрическим полем) была взята квадратная площадка с величиной стороны 5 км, размеры которой были определены эмпирически по результатам наблюдений за перемещением дроф, а также по результатам спутниковой телеметрии (данные о перемещении в течение лета одной из меченых самок). Во все последующие годы учётные работы выполнялись по той же методике, что и в 1998 – 2000 гг., на той же территории, теми же учётчиками. Исходя из этого, мы можем говорить о тенденциях изменения численности дрофы и структуры ее местообитаний в рассматриваемом районе саратовского Заволжья. Следует отметить, что здесь обитает основная часть заволжской популяции этого вида.

Кроме того, нами были использованы материалы маршрутного учета дрофы, проведенные в 2012 г. на всей территории саратовского Заволжья.

Учет проводился на автомобильных маршрутах длиной от 120 до 150 км, проходивших, как правило, по грунтовым дорогам среди сельскохозяйственных угодий. В ходе учета фиксировались радиальные расстояния обнаружения дроф и направления их обнаружения, кроме того, определялись радиальные расстояния вспугивания птиц – под ними понималось расстояние, на котором они взлетали или начинали перемещаться в сторону от учётчиков.

Общая длина учетного хода составила 7644 км, всего в ходе учета было встречено 72 стаи дроф, в которых было подсчитано 689 птиц.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

При анализе территориального размещения дроф во всех учетах, проводившихся с 1998 г., за наименьшую единицу области пространства бралась площадка с величиной стороны 5 км. Для определения верхней границы влияния фактора беспокойства, обусловленного интенсивным движением различных наземных транспортных средств, на территориальное распределение дроф в осенний период

СТАТИСТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ВЛИЯНИЯ ФАКТОРА БЕСПОКОЙСТВА

времени нами были выделены следующие транспортные коммуникации, проходящие через полигон учета:

- железные дороги;
- часть автомобильных дорог общего пользования регионального значения, связывающих населенные пункты, являющиеся районными центрами, с г. Саратовом и между собой (далее – автомобильные дороги);
- грунтовые автомобильные дороги, связывающие населенные пункты, расположенные вдоль рек Еруслан, Большой и Малый Узени (далее – дороги вдоль рек).

Анализ влияния проводился как в целом для всех транспортных коммуникаций, так и отдельно для каждой выделенной группы.

Сначала были определены буферные зоны, полосы шириной 5 км, расположенные с каждой стороны вдоль указанных выше транспортных коммуникаций. Всего было выделено по 5 таких зон общей шириной 25 км (рис. 1).

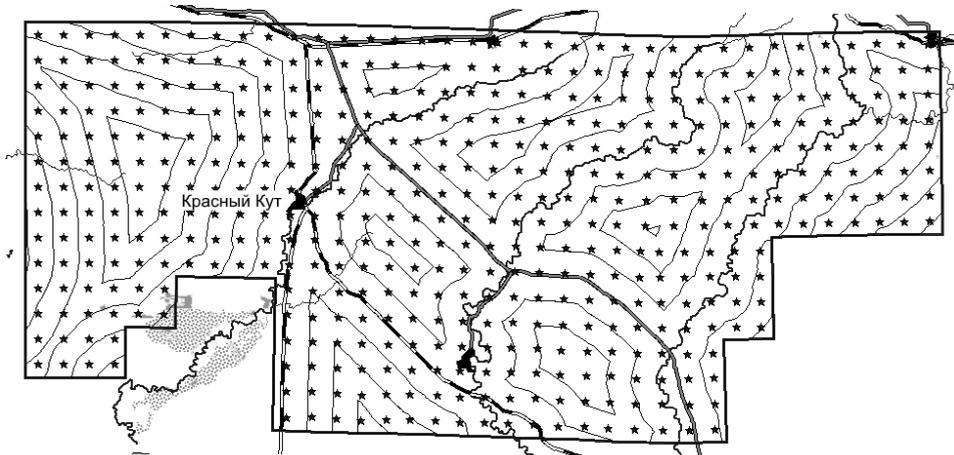


Рис. 1. Расположение 5-километровых буферных зон вдоль всех названных транспортных коммуникаций и центров 5-километровых площадок на модельной территории в саратовском Заволжье

Для проведения анализа было принято следующее: если центр 5-километровой площадки попадал в определенную буферную зону, то все птицы, обнаруженные на данной площадке, относились к этой буферной зоне. Учитывая характер взаимного расположения 5-километровых площадок и выделенных транспортных коммуникаций, а также вероятностный характер обнаружения дроф на каждой 5-километровой площадке, можно утверждать, что число попадающих в определенную буферную зону центров 5-километровых площадок, где были обнаружены дрофы, а также число самих птиц, попадающих в определенную буферную зону, являются случайными величинами. Возможные ошибки, обусловленные тем, что в качестве места обнаружения всех дроф, встреченных на 5-километровых площадках, принимаются центры этих площадок, а не их истинные места обнаружений, будут носить разнонаправленный характер и взаимно погашаться. В связи с чем

при достаточно больших объемах учетных данных, этими ошибками можно пренебречь.

Для анализа были использованы результаты учетных работ 1999, 2011, 2012, 2014, 2015 и 2016 годов.

В ходе дисперсионного анализа определялось, являются ли выделенные буферные зоны фактором, влияющим на среднее число дроф, обнаруживаемых на 5-километровых площадках. В ходе корреляционного анализа выявлялась зависимость плотности населения дроф в различных буферных зонах от их удаления от транспортных артерий. Указанные анализы проводились при помощи программы Statistica 6.0, как в целом для всех вышеуказанных транспортных коммуникаций вместе, так и для каждой их выделенной группы в отдельности.

Результаты, приведенные в табл. 1 и 2, показывают, что такое влияние отсутствует.

Таблица 1

Результаты однофакторного дисперсионного анализа влияния транспортных коммуникаций на количество дроф в разрезе выделенных 5-километровых буферных зон

Группа транспортных коммуникаций	Значение <i>F</i> -критерия	Уровень значимости <i>p</i>
Железные дороги	1.264	0.284
Автомобильные дороги	0.277	0.893
Дороги вдоль рек	1.936	0.103
Всего транспортных коммуникаций	0.590	0.670

Таблица 2

Результаты корреляционного анализа влияния транспортных коммуникаций на количество дроф в разрезе выделенных 5-километровых буферных зон

Группа транспортных коммуникаций	Коэффициент корреляции	Уровень значимости <i>p</i>
Железные дороги	-0.320	0.084
Автомобильные дороги	0.006	0.975
Дороги вдоль рек	0.281	0.133
Всего транспортных коммуникаций	-0.218	0.247

Далее в первой 5-километровой буферной зоне нами были выделены полосы шириной в 1 километр (рис. 2), и аналогичный анализ был проведен уже в отношении километровых зон (табл. 3, 4). Как и в предыдущем случае, влияния изучаемого фактора не выявлено.

Таким образом, в качестве верхней границы влияния фактора беспокойства, обусловленного интенсивным движением различных наземных транспортных средств, на территориальное распределение дроф в осенний период времени можно принять половину ширины выделенной 1-километровой буферной зоны, в противном случае наблюдались бы существенные различия в количестве птиц, обнаруженных в различных буферных зонах.

Для определения нижней границы влияния фактора беспокойства, обусловленного движением людей и различных наземных транспортных средств, на тер-

СТАТИСТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ВЛИЯНИЯ ФАКТОРА БЕСПОКОЙСТВА

риториальное распределение дроф в осенний период времени были использованы результаты маршрутного учета дрофы.

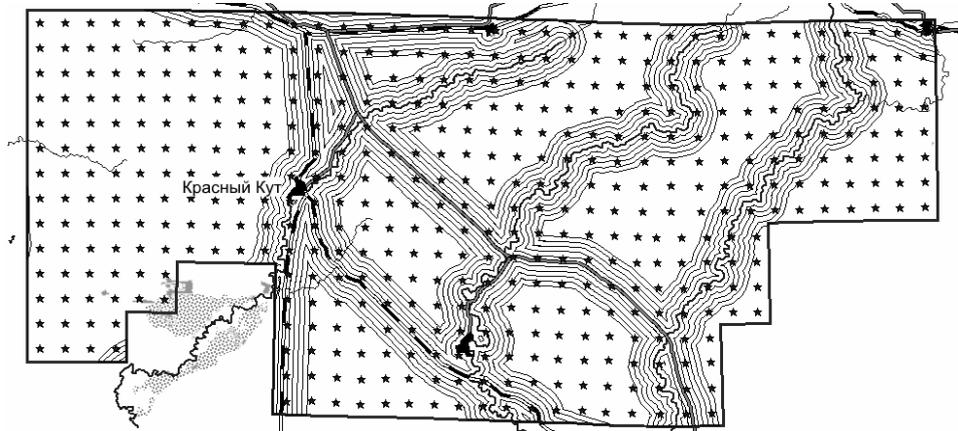


Рис. 2. Расположение 1-километровых буферных зон вдоль всех названных транспортных коммуникаций и центров 5-километровых площадок на модельной территории в саратовском Заволжье

Таблица 3

Результаты однофакторного дисперсионного анализа влияния транспортных коммуникаций на количество дроф в разрезе выделенных 1-километровых буферных зон

Группа транспортных коммуникаций	Значение F -критерия	Уровень значимости p
Железные дороги	1.868	0.123
Автомобильные дороги	0.909	0.465
Дороги вдоль рек	0.844	0.501
Всего транспортных коммуникаций	0.708	0.587

Таблица 4

Результаты корреляционного анализа влияния транспортных коммуникаций на количество дроф в разрезе выделенных 1-километровых буферных зон

Группа транспортных коммуникаций	Коэффициент корреляции	Уровень значимости p
Железные дороги	-0.032	0.867
Автомобильные дороги	0.108	0.569
Дороги вдоль рек	0.063	0.742
Всего транспортных коммуникаций	0.094	0.623

Распределение числа обнаруженных птиц в зависимости от направления обнаружения относительно движения учетчика по маршруту представлено на рис. 3. Направления обнаружения обозначены условно в часах.

Прямо по ходу маршрута было встречено небольшое количество птиц, большинство из них было обнаружено в стороне от него. Это можно объяснить влия-

нием фактора беспокойства, вызванным движением здесь транспортных средств, в процессе сельскохозяйственной и другой деятельности человека, что вынуждает птиц перемещаться в сторону от дорог ближе к центру сельскохозяйственных полей.

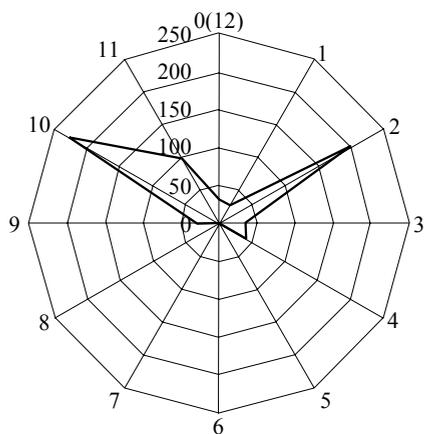


Рис. 3. Распределение числа обнаруженных птиц в зависимости от направления обнаружения относительно движения учетчика по маршруту (направления обнаружения обозначены условно в часах)

перемещением людей и транспортных средств по указанным дорогам.

Ближнюю к линии маршрута сторону полосы с максимальным числом обнаруженных птиц можно принять за нижнюю границу влияния оцениваемого нами фактора беспокойства. Таким образом, зону влияния фактора беспокойства, обусловленного движением людей и различных наземных транспортных средств по

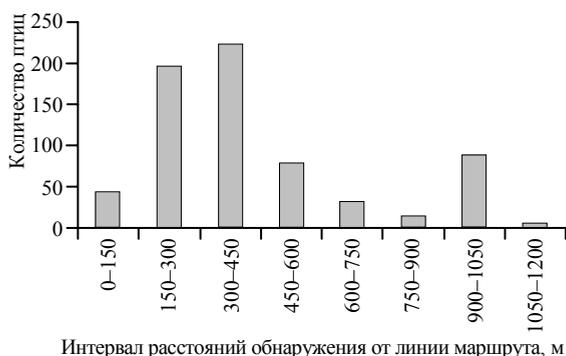


Рис. 4. Гистограмма распределения количества учтенных дроф на автомобильных маршрутах в зависимости от дистанции обнаружения

С целью оценки влияния указанного фактора для всех встреченных птиц были рассчитаны перпендикулярные расстояния от места их обнаружения до линии маршрута. Эти данные представлены в виде гистограммы (рис. 4), на которой высота столбцов обозначает число птиц, обнаруженных в интервале 0 – 150, 150 – 300 и т.д. м от линии маршрута. Из данных, представленных на рис. 4, следует, что по мере удаления от линии маршрута наблюдается возрастание числа обнаруживаемых дроф до интервала 300 – 450 м, затем оно начинает убывать. Последнее связано с недоучетом птиц, которое нарастает по мере увеличения расстояния их обнаружения. Что касается увеличения числа птиц, обнаруженных по мере удаления от линии маршрута, то, безусловно, это влияние периодического вспугивания птиц, вызванного

дорогам различного назначения, на территориальное распределение дроф в осенний период времени можно определить как полосу шириной не менее 300 м и не более 500 м с обеих сторон транспортных коммуникаций.

Это полностью согласуется с данными о влиянии движения учетчиков на поведение дроф; при критическом приближении к ним птицы, как правило, взлетали, дистанция вспугивания составляла от 200 до 800 м, в среднем – 353 м.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Сельскохозяйственные угодья представляют собой специфическую среду обитания для птиц, по многим показателям существенно отличающуюся от той, с которой им приходится сталкиваться в природе. Дело в том, что в антропогенном ландшафте фактор беспокойства особенно ощутим, поскольку это объясняется, во-первых, высокой плотностью населенности таких районов людьми, во-вторых, открытой местностью, изрезанной дорогами, где птицы вынуждены концентрироваться на ограниченных участках, пригодных для кормления и укрытия (Голованова, 1985). Здесь затраты времени на оборонительное поведение против человека часто становятся основным фактором, определяющим возможности использования этих местообитаний теми или иными видами позвоночных. Следует отметить, что ограничивающее воздействие беспокойства прямо пропорционально осторожности птиц. Зависит же осторожность как от частоты преследования естественными врагами, так и от форм и интенсивности антропогенных воздействий (Владышевский, 1975).

В настоящей работе мы изучали зависимость пространственной структуры заволжской популяции дрофы от расположения транспортных магистралей и грунтовых дорог, связывающих сельские населенные пункты. Нами было установлено, что зоной комфортного обитания дроф в осенний период времени, можно считать территорию, удаленную более чем на 500 м от транспортных коммуникаций, в первую очередь федеральных, региональных и внутрирайонных автомобильных дорог и дорог сельскохозяйственного назначения. Отсюда следует, что наличие сельскохозяйственных полей с размерностью сторон более 1 км можно считать фактором, благоприятно влияющим на состояние популяции дрофы и существенно снижающим воздействие фактора беспокойства. Выявленный нами невысокий уровень влияния фактора беспокойства, вызванного интенсивным движением транспорта по автомобильным дорогам, можно объяснить наличием ветрозащитных лесополос, созданных вдоль этих дорог, что значительно снижает визуальное восприятие птицами объектов, вызывающих тревогу. Что касается железных дорог, то, по нашему мнению, они вообще не влияют на территориальное распределение дроф в осенний период времени.

Рассчитанная нами на основе репрезентативных полевых данных дистанция испугивания для дроф заволжской популяции составила в среднем около 350 м и располагалась в пределах от 200 до 800 м.

Настоящая работа имеет практическое значение для оценки негативных воздействий на состояние популяции дрофы, возникающих при строительстве железных и автомобильных дорог различного назначения, объектов добычи углеводородного сырья, площадных и линейных, а также и других объектов, связанных с интенсивным передвижением людей и транспортных средств.

Что касается саратовского Заволжья в целом, то преобладание здесь сельскохозяйственных полей больших размеров и значительное развитие придорожных и полезащитных лесополос создают благоприятную обстановку, не требующую в настоящее время принятия специальных мер по ограничению передвижения людей и транспортных средств по территории, где обитает этот вид.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 16-05-00488) и Программы Президиума РАН «Биоразнообразие природных систем. Биологические ресурсы России: оценка состояния и фундаментальные основы мониторинга» (проект № 0109-0026).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Березовиков Н. Н.* Гнездование журавля-красавки на полях // Охота и охотничье хозяйство. 1981. № 9. С. 10 – 11.
- Бобров Г. С.* Использование северной части Волжско-Ахтубинской поймы в качестве мест отдыха и влияние рекреационных нагрузок на природные комплексы // Антропогенное влияние на экосистемы. Волгоград : Изд-во Волгогр. гос. пед. ин-та, 1980. С. 153 – 160.
- Виноградов Б. В.* Основы ландшафтной экологии. М. : Геос, 1998. 418 с.
- Владышевский А. Д.* Значение фактора беспокойства для диких птиц и млекопитающих : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Красноярск, 2004. 23 с.
- Владышевский Д. В.* Птицы в антропогенном ландшафте. Новосибирск : Наука. Сиб. отд-ние, 1975. 200 с.
- Галушин В. М.* Современное состояние численности дневных хищных птиц в европейской части СССР // Экология, география и охрана птиц. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1980. С. 156 – 167.
- Голованова Э. Н.* Птицы в антропогенном ландшафте // Охота и охотничье хозяйство. 1985. № 4. С. 14 – 15.
- Гублер Е. В.* Вычислительные методы анализа и распознавания патологических процессов. М. : Медицина, 1978. 294 с.
- Демьянов В. В., Каневский М. Ф., Савельева Е. А., Чернов С. Ю.* Вариография : исследование и моделирование пространственных корреляционных структур // Проблемы окружающей среды и природных ресурсов. М. : ВИНТИ, 1999. Вып. 11. С. 33 – 55.
- Джозман Р. Г. Г., Тер Браак С. Дж. С., Ван Тонгерен О. Ф. Р.* Анализ данных в экологии сообществ и ландшафтов. М. : Изд-во Россельхозакадемии, 1998. 306 с.
- Егорова С. А., Френкина Г. И.* Население птиц и размещение их гнезд в лесах с разным антропогенным воздействием // Фауна Верхневолжья, ее охрана и использование. Калинин : Изд-во Калинин. гос. ун-та, 1981. С. 72 – 90.
- Каневский М. Ф., Демьянов В. В., Савельева Е. А., Чернов С. Ю., Тимонин В. А.* Кригинг и базовые модели геостатистики // Проблемы окружающей среды и природных ресурсов. М. : ВИНТИ, 1999. Вып. 11. С. 55 – 68.
- Константинов В. М., Бабенко В. Г.* Зимняя фауна и население птиц антропогенных ландшафтов центрального района европейской части СССР // Фауна Верхневолжья, ее охрана и использование. Калинин : Изд-во Калинин. гос. ун-та, 1981. С. 45 – 72.
- Кустов Ю. И.* Особенности экологии орла-могильника // Гнездовая жизнь хищных птиц. Пермь : Изд-во Перм. гос. пед. ин-та, 1981. С. 71 – 74.
- Мардиа К., Земрош П.* Таблицы F-распределений и распределений, связанных с ними. М. : Наука, 1984. 256 с.
- Нейфельдт И. А.* Стерх // Охота и охотничье хозяйство. 1974. № 4. С. 26 – 27.
- Некрасов Е. С.* О зимней орнитофауне Свердловска // Фауна позвоночных Урала и сопредельных территорий. Свердловск : Изд-во «Уральский рабочий», 1986. С. 109 – 113.
- Опарин М. Л., Кондратенков И. А., Опарина О. С.* Численность заволжской популяции дрофы (*Otis tarda* L.) // Изв. РАН. Сер. биол. 2003. № 6. С. 675 – 682.
- Полушкин Д. М.* Трансформация населения птиц пригородной зоны заповедника «Столбы» под воздействием рекреации // Изучение птиц СССР, их охрана и рациональное

СТАТИСТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ВЛИЯНИЯ ФАКТОРА БЕСПОКОЙСТВА

использование : тез. докл. 1-го съезда Всесоюз. орнитол. о-ва и IX Всесоюз. орнитол. конф. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1986. Ч. 1. С. 157 – 158.

Савченко А. П., Емельянов В. И. Видовой состав и численность гусей на основных путях пролета // Природа и хозяйство Красноярского края. Красноярск, 1995. С. 63 – 66.

Тейхман А. Л., Флинт В. Е. Новые данные об орнитофауне Измайловского парка // Животное население Москвы и Подмосковья : материалы совещ. М. : Изд-во МГУ, 1967. С. 89 – 91.

Ткаченко А. А. Характеристика орнитофауны города Житомира // Птицы и урбанизированный ландшафт / Ин-т зоологии и паразитологии АН ЛитССР. Каунас, 1984. С. 133 – 134.

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

Флинт В. Е. Современные аспекты охраны хищных птиц // Охрана хищных птиц : материалы I совещания по экологии и охране хищных птиц Москвы. М. : Изд-во МГУ, 1983. С. 3 – 7.

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

Шибяев Ю. В., Глуценко Ю. Н. Состояние популяции японского (*Grus japonensis* P. L. S. Muller) и даурского (*Grus vipio* Pallas) журавлей на Приханканской равнине в 1986 г. // Журавли Палеарктики / Биолого-почвенный ин-т. Владивосток, 1988. С. 184 – 187.

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

УДК 581.526.52(470.45)

ФИЗИОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ЭКОЛОГИИ ГАЛОФИТОВ

О. А. Розенцвет, В. Н. Нестеров, Е. С. Богданова

*Институт экологии Волжского бассейна РАН
Россия, 445003, Тольятти, Комзина, 10
E-mail: nesvik1@mail.ru*

Поступила в редакцию 01.06.15 г.

Физиолого-биохимические аспекты экологии галофитов. – Розенцвет О. А., Нестеров В. Н., Богданова Е. С. – Исследованы физиолого-биохимические особенности эу-, крино- и гликогалофитов, произрастающих в естественных условиях Приэльтона. Установлено, что оводненность тканей, интенсивность процессов ПОЛ, проницаемость мембран определяют дифференциацию растений по стратегии соленакопления. Концентрация пигментов и их соотношение связаны с мезоструктурой листа и зависят от стратегии соленакопления и жизненной формы. Мембранный комплекс связан со структурой клетки и фотосинтетического аппарата. Специфичность транспорта ионов зависит от видовых особенностей растений.

Ключевые слова: галофиты, липиды, мезоструктура, оводненность, проницаемость мембран, накопление Na^+ и K^+ .

Physiological and biochemical aspects of halophyte ecology. – Rozentsvet O. A., Nesterov V. N., and Bogdanova E. S. – Physiological and biochemical features of euhalophytes, crinohalophytes and glycohalophytes growing in natural conditions in the Elton Lake area were studied. The water content in tissues, lipid peroxidation intensity, and membrane permeability were found to determine the differentiation of plants by their salt accumulation strategy. The concentration of pigments and their ratio are related to the mesostructure of leaves and dependent on the salt accumulation strategy and living form. The membrane complex is connected with the cell structure and photosynthetic apparatus. The specificity of ion transportation depends on specific features of plants.

Key words: halophytes, lipids, mesostructure, hydration, membrane permeability, Na^+ and K^+ accumulation.

DOI: 10.18500/1684-7318-2016-4-434-444

ВВЕДЕНИЕ

Галофитами называют растения засоленных местообитаний, приспособляющихся в процессе своего онтогенеза к высокому содержанию солей в почве благодаря наличию признаков и свойств, возникших в процессе эволюции под влиянием условий существования (Генкель, 1982). Эта высокоспециализированная экологическая группа растений обладает широким диапазоном галотолерантности и представляет природную модель солеустойчивости (Шамсутдинов и др., 2001; Rozentsvet et al., 2014). Хотя галофиты составляют лишь 2% от наземных видов растений, они присутствуют почти в половине семейств высших растений и обладают разнообразными жизненными формами (Glenn et al., 1999).

Механизмы приспособления к высокому содержанию солей в почве реализовались в разных экологических стратегиях (Тайсумов и др., 2014). По признакам, позволяющим растениям переносить засоление, выделяют три группы галофитов: соленакапливающие растения, или эугалофиты, солевывделяющие – криногалофиты, и соленепроницаемые – гликогалофиты (Строганов, 1962). На анатомо-морфологическом уровне галофиты отличаются наличием или отсутствием на листьях солевых желез, типом структуры листьев – ксероморфным, суккулентным или существованием у отдельных видов Кранц-анатомии клеток хлоренхимы (Shinozaki, Yamaguchi-Shinozaki, 1999; Voznesenskaya et al., 2007). Клеточные механизмы приспособительных процессов галофитов связывают со способностью поддерживать оптимальную концентрацию ионов, метаболитов и высокомолекулярных соединений в цитозоле. Исследования в этом направлении установили важность совместимых осмолитов и белков водных каналов (аквапоринов) для поддержания осмотического баланса и транспорта воды в клетках (Kuznetsov, Shevyakova, 2010). При изучении процессов поглощения, транспорта и компартиментации избыточных ионов были установлены функции транспортных белков, таких как Na^+/H^+ -антипортеры (Glenn et al., 1999; Shi et al., 2000), Cl^-/H^+ -антипортеры (Isayenkov et al., 2010), H^+ -АТФазы (Kluge et al., 2003; Fuglsang et al., 2011) и других, а также механизмы их регуляции в растительной клетке.

Следует отметить, что функционирование практически всех механизмов устойчивости растений к засолению обнаружено как у устойчивых, так и у неустойчивых видов. Однако полагают, что галофиты используют эти механизмы более эффективно (Dajic, 2006). При исследовании солеустойчивости растений, как правило, используются модельные эксперименты, проводимые в лабораторных условиях (Холодова и др., 2005; Shi et al., 2000; Lu et al., 2003; Sui et al., 2010; Guan et al., 2011). Данные для растений, произрастающих в естественной среде, необходимы для решения не только теоретических, но и прикладных задач в сфере ведения сельского хозяйства на опустыненных и/или антропогенно нарушенных территориях.

Целью нашего исследования было изучить физиолого-биохимические особенности галофитов с разным типом стратегии соленакопления, произрастающих в естественных условиях.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Район исследования Приэльтоне расположен в Палласовском районе Волгоградской области. Климатические условия района описаны ранее (Розенцвет и др., 2013). Объектами исследования были выбраны растения, дифференцированные по стратегии солеустойчивости: эугалофиты *Salicornia perennans* Willd., *Suaeda linifolia* Pall. и *Halocnemum strobilaceum* (Pall.) Bieb. (Chenopodiaceae), криногалофит *Limonium gmelinii* (Willd.) O. Kuntze (Plumbaginaceae) и гликогалофит *Artemisia santonica* L. (Asteraceae).

Растительный материал отбирали в третьей декаде июня 2013 г. в первой половине дня в дельте р. Большая Смарогда в пределах одного биотопа. Для биохимических анализов использовали листья и корни 15 – 20 растений. Из биомассы составляли три независимые биологические пробы (от 0.3 до 4 г сырой массы в зависимости от анализа), при необходимости деферментировали кипящим изопропанолом, хранили в жидком азоте.

Оводненность тканей рассчитывали после определения сырого и сухого веса как отношение содержания воды к сухому весу и выражали в %.

Содержание ионов Na^+ и K^+ в растениях определяли методом ионселективной потенциометрии на приборе мультитест «ИПЛ-513» («Семико», Россия) после сухого озоления биологического материала (Давитавян, Сампиев, 2012).

Подсчет числа клеток и хлоропластов проводили на высечках из средней части листа, зафиксированных в 70%-ном этаноле по методу (Иванова, Пьянков, 2002).

Содержание пигментов определяли спектрофотометрически в ацетоновом экстракте (90%) при λ , равной 662, 645 и 470 нм. Расчет концентрации хлорофиллов *a*, *b*, каротиноидов (Кар) и светособирающего комплекса (ССК) производили по методу Н. К. Lichtenthaler (1987).

Интенсивность перекисного окисления липидов (ПОЛ) в тканях растений определяли по содержанию малонового диальдегида (МДА) после реакции с тиобарбитуровой кислотой, используя спектрофотометр «ПЭ-3000 УФ» («ПромЭкоЛаб», Россия) (Нестеров и др., 2014).

Барьерные свойства мембран оценивали по степени выхода электролитов. Высечки из листьев и корней (в количестве 6 – 10 шт.) помещали в пробирки с дистиллированной водой и инкубировали в течение 10 мин, затем кипятили в новой порции воды в течение 5 мин. Электропроводность экстрактов измеряли с помощью кондуктометра «PWT (HI 98308)» (Hanna Instruments, Германия) и рассчитывали по рекомендациям (Холодова и др., 2005).

Липиды экстрагировали смесью хлороформа и метанола 1:2 (по объему) и разделяли методом тонкослойной хроматографии (ТСХ) как описано ранее (Розенцвет и др., 2013). Количество фосфолипидов (ФЛ) определяли методом, предложенным V. E. Vaskovsky, N. A. Latyshev (1975), гликолипидов (ГЛ) и неполярных липидов (НЛ) – денситометрически, с помощью программы «Денскан-04» («Ленхром», Россия). Хроматограммы анализировали в режиме параболической аппроксимации по калибровочным кривым, используя моногалактозилдиацилглицерин и гептодекановый спирт («Sigma», Германия) в качестве стандартов.

Количество водорастворимых (ВБ) и мембраносвязанных белков (МБ) определяли по методу O. N. Lowry с соавт. (1951) на спектрофотометре «ПЭ-3000 УФ» («ПромЭкоЛаб», Россия) при $\lambda = 750$ нм.

Жирные кислоты (ЖК) анализировали в виде их метиловых эфиров на газожидкостном хроматографе «Хроматэк. Кристалл 5000.1» («Хроматэк», Россия) с использованием капиллярной колонки длиной 105 м и диаметром 0.25 мм «RESTEK» (США) в изотермическом режиме. Температура колонки 180°C, испарителя и детектора 260°C. Скорость тока газа-носителя (гелий) 2 мл/мин.

Результаты представлены в виде средних величин и их стандартных ошибок. Статистическую обработку результатов анализов проводили с использованием программ Statistica 6.0 for Windows, Microsoft Excel 2007 и Statgraphics Centurion XV.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Исследованные растения в систематическом плане являются представителями трех семейств, в которых реализованы три стратегии галотолерантности: эу-, крино- и гликогалофиты, а также разные жизненные формы – травянистые однолет-

ники (*S. perennans*, *S. linifolia*), травянистые многолетники (*L. gmelinii*) и полукустарнички (*H. strobilaceum* и *A. santonica*). Внешне изученные виды растений различались размерами и формой листьев: крупные (*L. gmelinii*), мелкие (*A. santonica*, *S. linifolia*), сросшиеся со стеблем (*S. perennans*, *H. strobilaceum*). Кроме того, однолетние эугалофиты имели признаки галосуккулентности – мясистые листья и стебли. Содержание воды в тканях надземной части этих растений составляло более 90% от сырой массы (рис. 1). У эугалофита полукустарничка *H. strobilaceum* содержание воды в надземной части было ниже, чем у однолетников, но выше, чем у крино- и гликогалофитов. В корневой части растений наибольшее содержание воды отмечено у *S. perennans* (около 80%), в то время как в других видах этот показатель составлял 40 – 60%.

Содержание Na^+ в надземной части эугалофитов составляло 140 – 190 мг/г сухой массы, у криногалофита – 143 мг/г (табл. 1). У гликогалофита *A. santonica* эта величина была более чем в 6 раз ниже по сравнению с эу- и криногалофитами. В корневой части растений содержание Na^+ было в 3-4 раза ниже, чем в надземной.

Высокое содержание K^+ отмечено только в надземной части *L. gmelinii*. Полученные данные согласуются с экологическими стратегиями видов по отношению к накоплению солей: большее количество Na^+ содержится в эу- и криногалофитах. Преимущественное накопление ионов Na^+ в надземных органах растений и более низкое содержание в корнях по сравнению с надземной массой связано с тем, что ионы из почвы «транзитом» проходят к надземным органам. Эугалофиты накапливают большое количество ионов Na^+ и Cl^- в вакуолях клеток побегов и используют Na^+ в качестве главного осмолита для поддержания тургора и замещения функций K^+ (Yeо, Flowers, 1986). Различия в содержании K^+ и Na^+ даже у однотипных по галотолерантности видов свидетельствуют в пользу видоспецифичности транспорта ионов в растениях. Соленепроницаемые галофиты обладают эффективной барьерной функцией корня, что отражается на концентрации поглощенных ионов. У солевывделяющих растений механизм ионной регуляции основан на активном транспорте ионов из палисада и паренхимы в солевывделяющие железы, а также во внеклеточное пространство – подэпидермисный слой.

Анализ мезоструктуры листьев показал, что для эугалофитов однолетников число клеток палисада в пересчете на площадь листа составило 100 – 150 шт., для крино- и гликогалофитов – 665 и 1020 шт. (рис. 2). Максимальное число клеток отмечено у эугалофита многолетника *H. strobilaceum* (1166 шт.). Следовательно, размеры клеток уменьшались в ряду – травянистые однолетники > травянистые

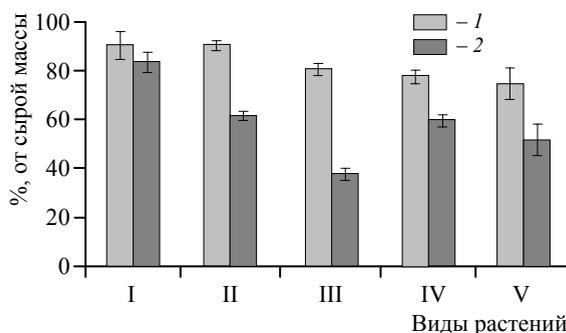


Рис. 1. Содержание воды в галофитах *S. perennans* (I), *S. linifolia* (II), *H. strobilaceum* (III), *L. gmelinii* (IV), *A. santonica* (V): 1 – листья, 2 – корни

многолетники > полукустарнички. Чем крупнее были размеры клетки палисада, тем больше в ней было хлоропластов, поэтому наибольшее их количество было установлено у эугалофитов однолетников – 77 – 98 шт., далее у эугалофита многолетника – 41 шт. и самое низкое у многолетников крино- и гликогалофитов – 31 и 29 шт. соответственно. Таким образом, мезоструктурные характеристики исследованных видов зависели как от стратегии солеустойчивости, так и жизненной формы растений.

Таблица 1

Содержание ионов Na⁺ и K⁺ в тканях надземной и поземной частей исследованных галофитов, мг/г сухой массы

Параметры	Виды растений				
	<i>S. perennans</i>	<i>S. linifolia</i>	<i>H. strobilaceum</i>	<i>L. gmelinii</i>	<i>A. santonica</i>
Листья					
Na ⁺	<u>144.0–164.0</u> 154.0±5.8	<u>116.0–156.0</u> 136.0±11.5	<u>181.0–201.0</u> 191.0±5.8	<u>138.7–147.3</u> 143.0±2.5	<u>20.0–38.0</u> 29.0±5.2
K ⁺	<u>1.9–2.1</u> 2.0±0.1	<u>1.7–2.3</u> 2.0±0.2	<u>1.9–2.1</u> 2.0±0.1	<u>339.6–346.4</u> 343.0±2.0	<u>58.0–66.0</u> 62.0±2.3
Корни					
Na ⁺	<u>45.0–57.0</u> 51.0±3.5	<u>17.0–43.0</u> 30.0±7.5	<u>14.0–50.0</u> 32.0±10.4	<u>28.0–48.0</u> 38.0±5.8	<u>9.0–11.0</u> 10.0±0.6
K ⁺	<u>93.0–101.0</u> 97.0±2.3	<u>13.0–17.0</u> 15.0±1.2	<u>0.9–1.1</u> 1.0±0.1	<u>3.9–4.1</u> 4.0±0.1	<u>3.7–4.3</u> 4.0±0.2

Примечание. В числителе – минимальные и максимальные значения, в знаменателе – средние ± стандартные ошибки.

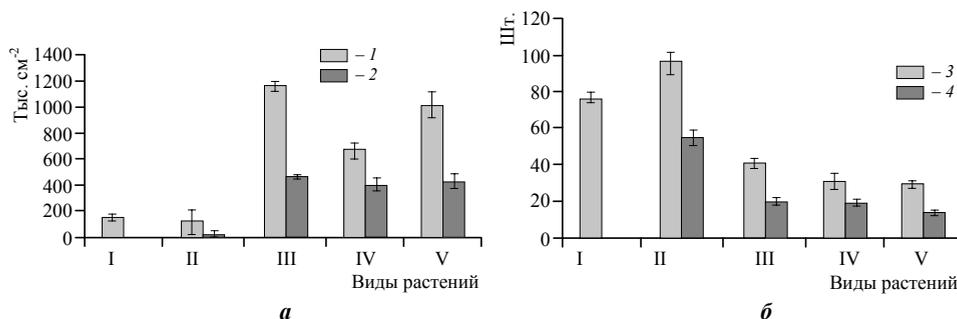


Рис. 2. Мезоструктурные характеристики галофитов *S. perennans* (I), *S. linifolia* (II), *H. strobilaceum* (III), *L. gmelinii* (IV), *A. santonica* (V): а – число клеток палисада (1), губки (2); б – число хлоропластов палисада (3), губки (4)

Одновременно со структурными признаками были исследованы функциональные показатели фотосинтетического аппарата (табл. 2). Оказалось, что содержание Хл а и b, Кар, а также общее содержание пигментов было существенно выше у крино- и гликогалофитов, т. е. фотосинтетическая активность более мелких клеток с меньшим числом хлоропластов в них оказалась выше, чем крупных кле-

ФИЗИОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ЭКОЛОГИИ ГАЛОФИТОВ

ток с большим числом хлоропластов. Эугалофиты однолетники имели более низкие значения отношения Хл a/b и повышенное значение ССК. Выявленные различия свидетельствуют в пользу различий в организации фотосинтетического аппарата. Следовательно, структурная и функциональная специфичность фотосинтетического аппарата является одним из типов адаптации к засолению. Более высокое содержание Кар, которые, как известно, являются активными антиоксидантами, характерно для крино- и гликогалофитов.

Таблица 2

Содержание пигментов в исследованных галофитах, мг/г сырой массы

Параметры	Виды растений				
	<i>S. perennans</i>	<i>S. linifolia</i>	<i>H. strobilaceum</i>	<i>L. gmelinii</i>	<i>A. santonica</i>
Хл <i>a</i>	<u>0.26–0.30</u>	<u>0.14–0.24</u>	<u>0.22–0.32</u>	<u>0.74–0.80</u>	<u>0.93–0.97</u>
	0.28±0.01	0.19±0.03	0.27±0.03	0.77±0.02	0.95±0.01
Хл <i>b</i>	<u>0.10–0.12</u>	<u>0.07–0.09</u>	<u>0.07–0.11</u>	<u>0.25–0.27</u>	<u>0.32–0.34</u>
	0.11±0.01	0.08±0.01	0.09±0.01	0.26±0.01	0.33±0.01
Кар	<u>0.08–0.10</u>	<u>0.04–0.08</u>	<u>0.07–0.11</u>	<u>0.10–0.30</u>	<u>0.18–0.38</u>
	0.09±0.01	0.06±0.01	0.09±0.01	0.20±0.06	0.28±0.06
Хл <i>a/ b</i>	<u>2.0–3.0</u>	<u>2.0–2.8</u>	<u>2.9–3.1</u>	<u>2.5–3.5</u>	<u>2.0–3.8</u>
	2.5±0.3	2.4±0.2	3.0±0.1	3.0±0.2	2.9±0.5
Хл/Кар	<u>4.0–4.6</u>	<u>3.9–5.1</u>	<u>3.7–4.3</u>	<u>4.1–6.1</u>	<u>4.5–4.7</u>
	4.3±0.2	4.5±0.4	4.0±0.3	5.1±0.6	4.6±0.1
ССК	62	65	55	56	57

Примечание. В числителе – минимальные и максимальные значения, в знаменателе – средние ± стандартные ошибки.

Выживание любого растения в условиях избыточного засоления в значительной степени зависит от способности клеток поддерживать ионный гомеостаз. Содержание ионов в цитоплазме определяется как барьерными функциями мембран, так и скоростью выделения ионов в апопласт. Барьерная функция каждой мембраны зависит от ее проницаемости, определяемой ее структурой и работой транспортных систем (Терлецкая, 2009; Lutttge, 1993). Состояние клеточных мембран оценивали по степени выхода электролитов, интенсивности процессов ПОЛ и составу структурных компонентов мембран. Данные, приведённые на рис. 3, свидетельствуют о более высоком выходе электролитов в листьях эугалофитов в отличие от крино- и гликогалофитов. Мембраны корней обладают большей проницаемостью по сравнению с листьями. Особенно это заметно в *H. strobilaceum*, в котором выход электролитов из клеток листьев составлял 21%, а из корней – 40%. Напротив, процессы ПОЛ наиболее интенсивно протекали в крино- и гликогалофитах *L. gmelinii* и *A. santonica* (0.085 и 0.065 для листьев и 0.77 и 0.44 мкмоль/г сырой массы для корней соответственно). Отсюда следует, что для эугалофитов, характеризующихся большей оводненностью листьев и корней и большим содержанием ионов Na^+ , степень проницаемости мембран выше, но интенсивность процессов ПОЛ ниже. Ранее нами показано, что для крино- и гликогалофитов процессы ПОЛ играют более существенную роль в сравнении с эугалофитами исходя из большего

количества конечных продуктов окисления (МДА). Однако у этих же типов растений выявлена и большая активность антиокислительной защиты (Нестеров и др., 2014).

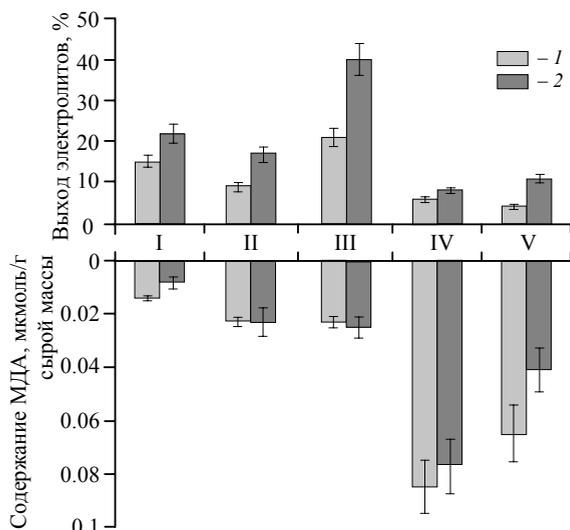


Рис. 3. Степень проницаемости клеточных мембран и содержание МДА в тканях надземной и подземной частей галофитов *S. perennans* (I), *S. linifolia* (II), *H. strobilaceum* (III), *L. gmelinii* (IV), *A. santonica* (V): 1 – листья, 2 – корни

Анализ мембранного комплекса показал, что содержание полярных липидов в листьях, отвечающих за структуру мембран, таких как ГЛ и ФЛ, также было выше у крино- и гликогалофитов (табл. 3). Так, для эугалофитов содержание ГЛ составило 1.9 – 3.4, для криногалофита – 7.4, для гликогалофита – 7.6 мг/г сырой массы. Аналогичным по характеру распределения было содержание ФЛ. Запасных или НЛ в листьях содержалось заметно меньше, чем ГЛ и ФЛ. Наибольшая их концентрация отмечена в листьях *A. santonica*. Количество МБ, так же как и мембранных липидов, связано с размерами клетки: у растений с более мелкими клетками количество МБ было выше. Исходя из

этих данных, можно предположить, что общая поверхность мембран клеток в тканях надземной части крино- и гликогалофитов в сравнении с эугалофитами является более протяженной ввиду большего числа клеток меньшего размера.

Таблица 3

Содержание липидов, белков в листьях и корнях исследованных галофитов, мг/г сырой массы

Параметры	Виды растений				
	<i>S. perennans</i>	<i>H. strobilaceum</i>	<i>S. linifolia</i>	<i>L. gmelinii</i>	<i>A. santonica</i>
1	2	3	4	5	6
Листья					
ГЛ	2.1–2.5 2.3±0.1	3.2–3.6 3.4±0.1	2.3–2.5 2.4±0.1	7.0–7.8 7.4±0.2	7.5–7.7 7.6±0.1
ФГ	0.7–0.9 0.8±0.1	1.0–1.2 1.1±0.1	0.9–1.1 1.0±0.1	2.3–2.9 2.6±0.2	1.3–2.3 1.8±0.3
НЛ	0.6–0.8 0.7±0.1	1.7–2.5 2.1±0.2	1.1–1.7 1.4±0.2	1.7–1.9 1.8±0.1	5.6–6.4 6.0±0.2
МБ	1.5–2.1 1.8±0.2	2.1–2.7 2.4±0.2	2.2–2.4 2.3±0.1	2.6–3.0 2.8±0.1	9.5–10.9 10.2±0.4
ВБ	2.1–2.9 2.5±0.2	7.6–7.8 7.7±0.1	6.3–6.7 6.5±0.1	11.7–11.9 11.8±0.1	84.1–86.1 85.1±0.6

Окончание табл. 3

1	2	3	4	5	6
Корни					
ГЛ	$\frac{0.1-0.1}{0.1 \pm 0}$	$\frac{0.1-0.1}{0.1 \pm 0}$	$\frac{0.1-0.1}{0.1 \pm 0}$	$\frac{0.1-0.4}{0.2 \pm 0.1}$	$\frac{0.1-0.1}{0.1 \pm 0}$
ФГ	$\frac{0.6-0.8}{0.7 \pm 0.1}$	$\frac{0.7-0.9}{0.8 \pm 0.1}$	$\frac{0.8-0.8}{0.8 \pm 0}$	$\frac{0.6-0.8}{0.7 \pm 0.1}$	$\frac{0.8-1.0}{0.9 \pm 0.1}$
НЛ	$\frac{0.9-1.1}{1.0 \pm 0.1}$	$\frac{6.8-7.6}{7.2 \pm 0.2}$	$\frac{2.9-4.9}{3.9 \pm 0.6}$	$\frac{1.0-1.0}{1.0 \pm 0}$	$\frac{1.8-3.0}{2.4 \pm 0.4}$
МБ	$\frac{1.0-1.0}{1.0 \pm 0}$	$\frac{2.6-2.8}{2.7 \pm 0.1}$	$\frac{1.0-1.6}{1.3 \pm 0.2}$	$\frac{17.0-23.0}{20.0 \pm 1.7}$	$\frac{5.9-6.1}{6.0 \pm 0.1}$
ВБ	$\frac{1.5-1.5}{1.5 \pm 0}$	$\frac{5.0-7.0}{6.0 \pm 0.6}$	$\frac{5.0-7.6}{6.3 \pm 0.7}$	$\frac{175.0-185.0}{180.0 \pm 2.9}$	$\frac{52.0-56.0}{54.0 \pm 1.2}$

Примечание. В числителе – минимальные и максимальные значения, в знаменателе – средние \pm стандартные ошибки.

В корневой части, напротив, отмечена более высокая доля НЛ в сравнении с полярными, особенно у *H. strobilaceum* (88.8% от суммы липидов), а также менее значительная концентрация ГЛ в сравнении с ФЛ. В корневой части крино- и гликогалофитов содержание МБ было существенно (в 3 – 10 раз) выше в сравнении с эугалофитами. Такая же картина отмечена и для ВБ, что говорит о более существенной роли этого типа биополимеров в цитоплазме у крино- и гликогалофитов.

Функциональные свойства мембран в значительной степени определяются составом ЖК структурных липидов. Кроме обеспечения целостности мембран оптимальный уровень ненасыщенности ЖК обуславливает включение и диффузное перемещение мембранных компонентов, активность мембранно-связанных ферментов, проницаемость, транспортные свойства (Смирнов, Богдан, 2007). Анализ состава ЖК липидов различных фракций показал, что наибольшая доля ненасыщенных ЖК характерна для мембранных ГЛ, которые являются основными структурными компонентами внутренних мембран хлоропластов (рис. 4). В целом степень ненасыщенности ЖК фракции ГЛ увеличивалась в ряду *S. perennans* < *H. strobilaceum* < *S. linifolia* < *L. gmelinii* < *A. santonica*, т.е. наивысшей была у крино- и гликогалофитов. Однако, если сравнить состав ЖК последних двух видов, то становится ясным, что у *L. gmelinii* ненасыщенность определяется, главным образом, содержанием триеновых ЖК, а у *A. santonica* – содержанием моноеновых ЖК. Степень ненасыщенности ЖК мембранных ФЛ для всех видов растений была одинаковой, однако соотношение кислот отличалось от фракции ГЛ высоким содержанием диеновых ЖК. Фракция НЛ обогащена моноеновыми ЖК, за исключением *S. perennans*, в липидах которого обнаружено достаточно высокое (более 20%) содержание триеновых ЖК. Следовательно, для каждой фракции липидов был характерен свой определенный состав ЖК, который зависел от внутриклеточной локализации и видовых особенностей.

Таким образом, устойчивость исследуемых видов к высокому содержанию солей в почве достигается разными способами адаптации, что отражается и на физиолого-биохимическом состоянии растений, отличающихся по типу соленакопления. Например, высокие уровни ПОЛ компенсируются более высоким содержа-

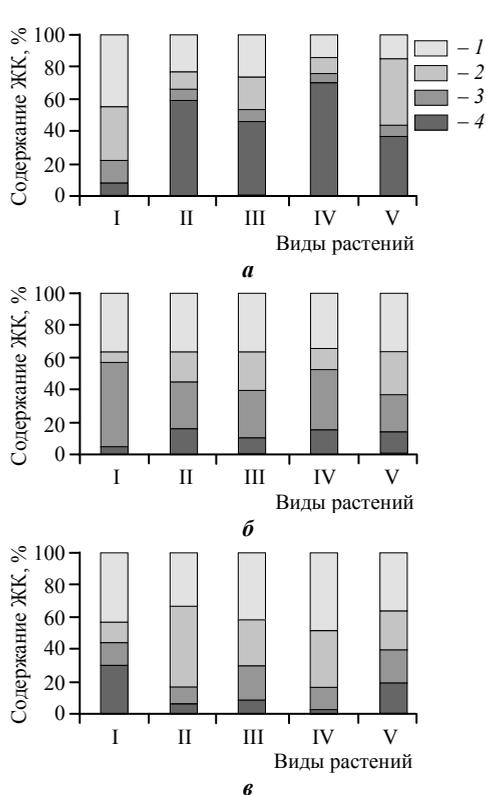


Рис. 4. Основные группы жирных кислот (ЖК) листьев галофитов *S. perennans* (I), *S. linifolia* (II), *H. strobilaceum* (III), *L. gmelinii* (IV), *A. santonica* (V): 1 – насыщенные ЖК, 2 – моноеновые, 3 – диеновые, 4 – триеновые; а – гликолипиды, б – фосфолипиды; в – неполярные липиды

структурой клетки и фотосинтетического аппарата. В то же время специфичность накопления ионов зависела и от видовых особенностей.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Генкель П. А. Физиология жаро- и засухоустойчивости растений. М.: Наука, 1982. 280 с.
- Давитаваия Н. А., Самтцев А. М. Минеральный состав травы стального полевого // *Фундаментальные исследования*. 2012. № 6. С. 482 – 484.
- Иванова Л. А., Пьянков В. И. Влияние экологических факторов на структурные показатели мезофилла листа // *Бот. журн.* 2002. Т. 87, № 2. С. 17 – 28.
- Нестеров В. Н., Розенцвет О. А., Богданова Е. С. Состав мембран дикорастущих галофитов с различными механизмами регуляции солевого обмена в зависимости от абиотических факторов среды // *Биологические мембраны*. 2014. Т. 31, № 2. С. 137 – 146.

нием Кар, большее накопление Na^+ в фотосинтезирующих органах сопровождается большей оводненностью тканей, необходимой для минимизации токсического действия ионов, а из-за большего числа мелких клеток становится выше поверхность, через которую идет диффузия CO_2 внутрь клеток, возрастает доля липидного компонента в составе органического вещества, соответственно, эффективнее протекают фотосинтетические процессы.

Если сравнить все исследованные параметры, то становится очевидной следующая закономерность: физиолого-биохимические особенности галофитов связаны, в первую очередь, со стратегией соленакопления – проникновением солей в надземные органы, затем – с жизненной формой растений и, наконец, с индивидуальными особенностями вида. Такие показатели, как оводненность тканей, интенсивность процессов ПОЛ, проницаемость мембран, в большей степени определяют дифференциацию растений по стратегии соленакопления. Концентрация пигментов и их соотношение связаны с мезоструктурой листа и зависели как от стратегии соленакопления, так и жизненной формы. Мембранный комплекс также связан со

ФИЗИОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ЭКОЛОГИИ ГАЛОФИТОВ

Розенцвет О. А., Нестеров В. Н., Богданова Е. С., Лысенко Т. М. Особенности состава липидов двух видов рода *Suaeda* Scop. в условиях Приэльтонья // Поволж. экол. журн. 2013. № 3. С. 325 – 335.

Смирнов Л. П., Богдан В. В. Липиды в физиолого-биохимических адаптациях экотермных организмов к абиотическим и биологическим факторам среды. М. : Наука, 2007. С. 3 – 15.

Строганов Б. П. Физиологические основы солеустойчивости растений (при разнокачественном засолении почвы). М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1962. 336 с.

Тайсумов М. А., Абдурзакова А. С., Магомадова Р. С., Астамирова М. А.-М. Классификация галофитов Терско-Кумской низменности по анатомо-физиологическим признакам // Вестн. АН ЧР. 2014. № 1 (22). С. 35 – 46.

Терлецкая Н. В. Проницаемость клеточных мембран как показатель устойчивости растений к абиотическим стрессам // Изв. НАН Республики Казахстан. Сер. биологическая. 2009. № 2. С. 60 – 64.

Шамсутдинов З. Ш., Савченко И. В., Шамсутдинов Н. З. Галофиты России, их экологическая оценка и использование. М. : Эдель-М, 2001. 399 с.

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

Dajic Z. Salt stress // Physiology and Molecular Biology of Stress Tolerance in Plant / eds. K. V. Madhava Rao, A. S. Raghavendra, K. Janardhan Reddy. Dordrecht : Springer, 2006. P. 41 – 101.

Fuglsang A. T., Paez-Valencia J., Gaxiola R. A. Plant proton pumps : Regulatory circuits involving H⁺-ATPase and H⁺-PPase // Transporters and Pumps in Plant Signaling / eds. M. Geisler, K. Venema. Berlin ; Heidelberg : Springer-Verlag, 2011. P. 39 – 64.

Glenn E. P., Brown J. J., Blumwald E. Salt tolerance and crop potential of halophytes // Critical Reviews in Plant Sciences. 1999. Vol. 18, iss. 2. P. 227 – 255.

Guan B., Yu J., Wang X., Fu Y., Kan X., Lin Q., Han G., Lu Z. Physiological responses of halophyte *Suaeda salsa* to water table and salt stresses in coastal wetland of Yellow River delta // Clea, Soil, Air, Water. 2011. Vol. 39, № 12. P. 1029 – 1035.

Isayenkov S. V., Isner J. C., Maathuis F. J. M. Vacuolar ion channels : roles in plant nutrition and signalling // FEBS Letters. 2010. Vol. 584, iss. 10. P. 1982 – 1988.

Kluge C., Lahr J., Hanitzsch M., Bolte S., Gollmack D., Dietz K. J. New insight into the structure and regulation of the plant vacuolar H⁺-ATPase // J. Bioenergetics Biomembranes. 2003. Vol. 35, № 4. P. 377 – 388.

Kuznetsov V. V., Shevyakova N. I. Polyamines and Plant Adaptation to Saline Environments // Desert Plants / ed. K. G. Ramawat. Heidelberg ; Dordrecht ; London ; New York : Springer-Verlag, 2010. P. 261 – 298.

Lichtenthaler H. K. Chlorophyll and carotenoids : pigments of photosynthetic biomembranes // Methods in Enzymology. 1987. Vol. 148. P. 331 – 382.

Lowry O. H., Rosebrough N. J., Farr A. L., Randall R. J. Protein measurement with the Folin phenol reagent // J. Biological Chemistry. 1951. Vol. 193, № 1. P. 265 – 275.

Lu C. M., Qiu N. W., Wang B. S., Zhang J. H. Salinity treatment shows no effects on photosystem II photochemistry, but increases the resistance of photosystem II to heat stress in halophyte *Suaeda salsa* // J. Experimental Botany. 2003. Vol. 54, № 383. P. 851 – 860.

Luttge U. Plant cell membranes and salinity : structural, biochemical and biophysical changes // Revista Brasileira Fisiologia Vegetal. 1993. Vol. 5, № 2. P. 217 – 224.

Rozentsvet O. A., Nesterov V. N., Bogdanova E. S. Membrane-forming lipids of wild halophytes growing under the conditions of Prieltonie of South Russia // Phytochemistry. 2014. Vol. 105. P. 37 – 42.

Shinozaki K., Yamaguchi-Shinozaki K. Molecular Responses to Cold, Drought, Heat and Salt Stress in Higher Plants. Austin, Texas : RG Landes, 1999. 169 p.

Shi H., Ishitani M., Kim C., Zhu J.-K. The Arabidopsis thaliana salt tolerance gene SOS1 encodes a putative Na⁺/H⁺-antiporter // Proc. of the National Academy of Sciences of the USA. 2000. Vol. 97, № 12. P. 6896 – 6901.

Sui N., Li M., Li K., Song J., Wang B.-S. Increase in unsaturated fatty acids in membrane lipids of *Suaeda salsa* L. enhances protection of photosystem II under high salinity // Photosynthetica. 2010. Vol. 48, № 4. P. 623 – 629.

Vaskovsky V. E., Latyshev N. A. Modified jungnickel's reagent for detecting phospholipids and other phosphorus compounds on thin-layer chromatograms // J. Chromatography. 1975. Vol. 115, № 1. P. 246 – 249.

Voznesenskaya E. V., Chuong S. D. X., Koteyeva N. K., Franceschi V. R., Freitag H., Edwards G. E. Structural, biochemical, and physiological characterization of C4 photosynthesis in species having two vastly different types of Kranz anatomy in genus *Suaeda* (Chenopodiaceae) // Plant Biology. 2007. Vol. 9, № 6. P. 745 – 757.

Yeo A. R., Flowers T. J. Ion transport in *Suaeda maritima*: its relation to growth and implications for the pathway of radial transport of ions across the root // J. Experimental Botany. 1986. Vol. 37, № 2. P. 143 – 159.

УДК 599.735

**ВЛИЯНИЕ ПРИРОДНО-КЛИМАТИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ
НА ЧИСЛЕННОСТЬ САЙГАКОВ
(*SAIGA TATARICA* PALL.) (BOVIDAE, ARTIODACTYLA)
В ВОЛГО-УРАЛЬСКОМ МЕЖДУРЕЧЬЕ**

М. К. Сапанов

*Институт лесоведения РАН
Россия, 143030, Московская обл., Одинцовский р-н,
с. Успенское, Советская, 21
E-mail: sapanovm@mail.ru*

Поступила в редакцию 10.11.15 г.

Влияние природно-климатических факторов на численность сайгаков (*Saiga tatarica* Pall.) (Bovidae, Artiodactyla) в Волго-Уральском междуречье. – Сапанов М. К. – Обсуждаются особенности мест обитания сайгаков уральской группировки. Показаны периоды высокой и низкой численности животных, которые сменяют друг друга в зависимости от продуктивности растительных сообществ и обводненности территории (количества мест водопоя), обусловленных изменением климата. После периодических случаев массовой гибели сайгаков их поголовье быстро восстанавливается до предшествующего прежнего уровня, очевидно, в соответствии с существующими кормовыми и питьевыми ресурсами.

Ключевые слова: численность сайгаков, увлажненность территории, продуктивность растительности, наличие водоемов.

Influence of natural and climatic factors on the numbers of saigas (*Saiga tatarica* Pall.) (Bovidae, Artiodactyla) between the Volga and Ural Rivers. – Sapanov M. K. – Characteristics of the Uralian saiga habitats are discussed. Periods of high and low abundance of the animals that alternate depending on the productivity of plant communities and territorial humidity (the number of watering-places) due to climate changes are shown. After the occurring periodic mass death of saigas, their population is quickly restored to its previous level, according to the existing feed and water resources.

Key words: saiga population, territorial humidity, vegetation productivity, presence of watering-places.

DOI: 10.18500/1684-7318-2016-4-445-454

ВВЕДЕНИЕ

Проблема сохранности реликтового вида – сайгака, популяции которого обитают в Казахстане, России и Монголии, стоит достаточно остро. Особое беспокойство вызывают современные колебания общей численности отдельных группировок от сотен тысяч до нескольких тысяч особей в течение короткого периода времени.

Выявление причин изменения численности диких копытных животных во времени является сложной задачей, особенно, если это промысловые виды и/или объекты браконьерской охоты. Во многих случаях динамику их поголовья связывают с этим воздействием и принимают запретительные меры для их сохранности. В то же время известно, что ежегодная численность сайгаков может изменяться

вследствие смены внутривидовой структуры соотношения полов, всплеск болезней и хищников, возникновения зимних джупов, прямых и косвенных антропогенных воздействий (Абатуров и др., 1998, 2005, 2008; Милнер-Гулланд и др., 2001; Абатуров, 2007; Данилкин, 2008; Милнер-Гулланд, 2009; Сапанов, 2011; Кок и др., 2012; Кокшунова, Остапенко, 2013; Неронов и др., 2013; Орынбаев и др., 2013; Кравчук, Букреева, 2014; Абатуров, Джапова, 2015; Kuhl et al., 2009; Vuuveibaatar et al., 2013; White, 2013).

Однако воздействие любых факторов, влияющих на смертность и рождаемость животных, может быть кратковременным и не менять общую тенденцию динамики численности популяции. Кроме этого, динамические явления в численности поголовья животных могут быть обусловлены многофакторностью воздействия и нелинейностью связей между ними. Может быть поэтому большая часть обсуждаемых причин природной саморегуляции поголовья популяций сайгаков слабо доказана и носит скорее гипотетический характер, чем содержит научно обоснованные выводы. Отметим, что изучение сайгаков затруднено скрытостью их существования, неожиданными изменениями миграционных путей, периодической массовой гибелью животных, а также тем, что эти животные являются объектом промысловой и браконьерской охоты.

Рассматриваемая проблема осложнена также во многих случаях отсутствием данных по изменению во времени условий среды обитания сайгаков. Эти изменения многогранны и включают в себя не только естественную динамику природных условий, но и изменения способов землепользования. Наиболее длительные и комплексные наблюдения за этими процессами в Волго-Уральском междуречье в пределах ареала уральской группировки сайгаков проводились и проводятся на Джаныбекском стационаре Института лесоведения РАН. При этом коллективом стационара опубликованы интересные материалы о закономерностях климатогенного изменения природной среды более чем за полувековой период. Именно эти материалы учитываются нами для выявления жизненно важных трансформаций среды обитания сайгаков, тем более что стационар расположен в типичном месте летовок сайгаков.

Цель данной работы – выявление лимитирующей жизнедеятельность сайгаков факторов природной среды, трансформация которых обусловила периоды их высокой и низкой численности.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Средой обитания уральской группировки сайгаков является междуречье Волги и Урала. Климат района резкоконтинентальный с амплитудой температур воздуха от -40°C до $+40^{\circ}\text{C}$ и засушливый с преобладанием испаряемости над годовым количеством осадков более чем в три раза (1002 мм и 291 мм соответственно). Средняя температура воздуха за гидрологический год $+7.4^{\circ}\text{C}$ (с существенной амплитудой от $+10.3^{\circ}\text{C}$ до $+4.3^{\circ}\text{C}$), за осенне-зимний период – -3.4°C (амплитуда от $+0.8^{\circ}\text{C}$ до -8.1°C), за весенне-летний – $+18.2^{\circ}\text{C}$ (амплитуда от $+21^{\circ}\text{C}$ до $+16.1^{\circ}\text{C}$).

Зимуют животные в безлюдных труднодоступных местах Арал-сорской озерно-солончаковой депрессии на южной границе глинистой полупустыни, гранича-

щих с Волго-Уральскими (Нарынскими) песками. В летний сезон в поисках корма животные мигрируют вплоть до уступов Общего Сырта (Динесман, 1960; Ходашова, 1960; Линдемман и др., 2005).

Регион летнего пребывания сайгаков характеризуется общей равнинностью, которая нарушается редкими маловодными реками, озерами и сорами. Большая часть территории представлена локальными блюдцеобразными мезо- и микропонижениями, которые обуславливают мелкоконтурность и комплексность почвенного и растительного покрова. На возвышенных участках располагаются солончаковые солонцы (занимают ~50% от всей площади), в локальных понижениях (западинах и падинах) развиты лугово-каштановые почвы (~25%), а склоны заняты светло-каштановыми почвами (~25%) (Роде, Польский, 1961).

Растительные сообщества, а также отдельные виды трав, произрастающие на этих типах почв, достаточно подробно описаны во многих работах, в том числе по их участию в рационе сайгаков (Каменецкая, 1952; Гордеева, Ларин, 1965; Абатуров и др., 1998, 2005, 2008; Новикова и др., 2004; Оловяникова, 2004; Ларионов и др., 2008; Абатуров, Джапова, 2015).

Сообщества пустынного типа приурочены к солончаковым солонцам и представлены чернополынными и чернополынно-прутняковыми ассоциациями. Продуктивность надземной фитомассы составляет в среднем 8.9 ц/га с колебаниями по годам от 3.9 до 15.5 ц/га.

Сообщества сухостепного (полупустынного типа) приурочены к солонцеватым светло-каштановым почвам и представлены в основном ромашниково-типчачковыми ассоциациями. Биологическая продуктивность надземной массы в среднем составляет 12.8 ц/га, с колебаниями по годам от 5.4 до 21.4 ц/га.

Сообщества степного типа приурочены к микропонижениям (западинам) с лугово-каштановыми почвами и представлены разнотравно-злаковыми ассоциациями. Растительность западин отличается наиболее высокой биологической продуктивностью, в среднем 29 ц/га с колебаниями по годам от 13.7 до 41.4 ц/га (Каменецкая, 1952; Гордеева, Ларин, 1965; Оловяникова, 2004).

В работе приводятся данные по годичной продукции живой надземной фитомассы во время ее наибольшего сезонного накопления в растительных сообществах степного типа, виды которых наиболее поедаемы сайгаками. Погодные условия представлены по данным Джаныбекской метеорологической станции Казгидромета. Использовали также регистрирующиеся на стационаре годы весеннего стока талых вод в понижения рельефа. Вычисляли коэффициент увлажнения делением годовых сумм осадков на испаряемость, показывающий степень возмещения осадками количества испаренной влаги (Реймерс, 1990).

Степень прессинга сельскохозяйственного производства экспертно оценена по 10-балльной шкале с 1970 г. по 5-летним периодам. За 5 баллов принят период (1976 – 1980 гг.), отличающийся максимальным использованием земельных ресурсов: по количеству посевных площадей, по уровню эксплуатации Джаныбекской обводнительно-оросительной системы (охватывающей места летнего пребывания сайгаков), по наибольшему количеству выпасаемых домашних животных на пастбищах. Численность сайгаков уральской группировки приведена по литературным источникам.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Поголовье сайгаков, мигрирующих в пределах Прикаспийского региона, подвержено циклическим колебаниям. За последние 150 – 200 лет были выделены три периода высокой численности. В Волго-Уральском междуречье в XX в. (в 1940-х гг.) численность группировки была незначительной, в 1950-е гг. сайгаки стали обычными животными, в 1960-е гг. и до середины 1970-х гг. их численность вновь была невелика (50 тыс. голов), но уже в 1977 – 1991 гг. насчитывалось в среднем 116 – 180 тыс. голов. Особо высокая численность сайгаков отмечалась в 1980 – 1983 гг., в 1984 г. произошел массовый падеж, который снизил этот показатель до 40 тыс. особей (Слущкий, 1955; Динесман, 1960; Ходашева, 1960; Бекенов, Грачев, 1998, Линдемман и др., 2005). Есть мнение, что численность сайгаков по результатам авиаучетов в 1980 гг. была занижена, а в 1990-е гг. (более 200 тыс. шт./год) – завышена (Линдемман и др., 2005). Мы также придерживаемся этой точки зрения. По крайней мере, в маршрутных поездках по этой территории и по Калмыкии наибольшее количество сайгаков мы наблюдали именно в начале 1980-х гг. Тем не менее, при анализе мы будем использовать в основном данные ежегодной численности с 1991 г. (с учетом промысловой добычи) сайгаков уральской группировки, которая приведена в работах сотрудников Института зоологии Казахстана и Министерства сельского хозяйства Казахстана (Грачев и др., 2009; Бекенов, Грачев, 2010; Грачев, 2011, 2012, 2013; Животный мир, 2014).

К сожалению, мы не нашли данных по количеству животных в 1995 – 1997 гг., однако, судя по тому, что в эти годы продолжалась их промышленная добыча, поголовье было достаточно велико (рисунок).

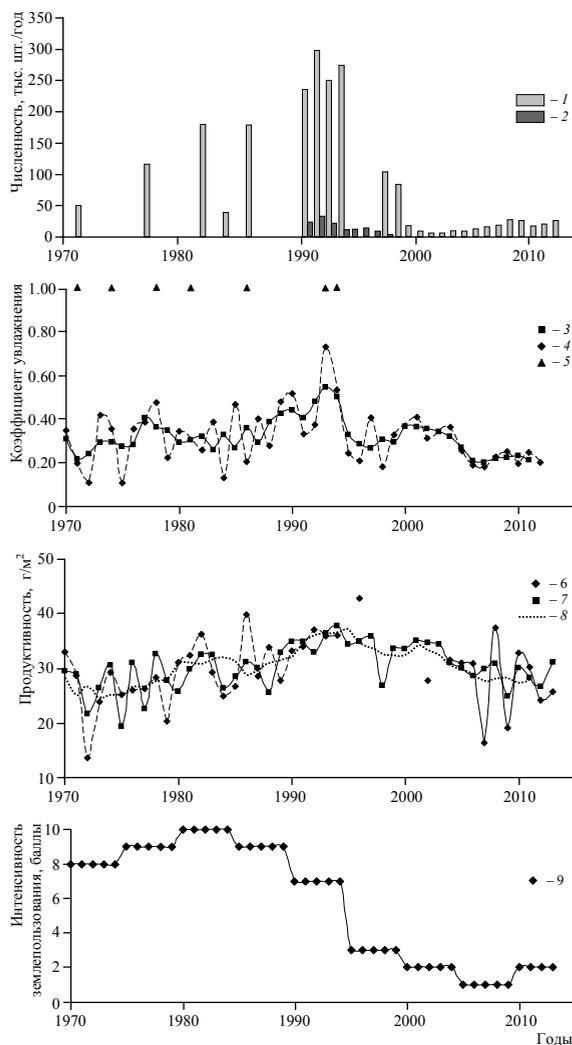
Численность сайгаков в сотни тысяч экземпляров (1980 – 1994 гг.) начала снижаться с 1995 г. и уже в 2000 г. достигла 17.5 тыс. шт. Меньше всего животных было в 2002 – 2003 гг. (6.9 и 6.5 тыс. шт. соответственно). В дальнейшем поголовье незначительно увеличилось. Как видим, условно можно выделить три периода: высокой численности животных (1991 – 1994 гг.), постепенного уменьшения их количества (1995 – 1999 гг.) и стабильно малочисленного поголовья (с 2000 г.). Аналогичная динамика численности сайгаков наблюдалась и в других группировках Казахстана и России (Абатуров, 2007; Бекенов, Грачев, 2010; Неронов и др., 2013; Абатуров, Джапова, 2015).

Вначале обратим внимание, что в уральской группировке отмечалось сильнейшее сокращение численности животных (в два и более раза) вследствие их единовременной массовой гибели как в период высокой, так и низкой численности (1984 г. и 2010 г. соответственно). Основной причиной этого явления считается вспышка инфекционной болезни – пастереллеза (*pasteurellosis*), однако есть и другие версии. В целом причина загадочной массовой гибели этих животных до сих пор не ясна (Милнер-Гулланд, 2001; Линдемман и др., 2005; Грачев, Бекенов, 2010; Сапанов, 2011; Кок и др., 2012; Орынбаев и др., 2013). Здесь же стоит отметить, что этот процесс не нарушил общую тенденцию динамики численности сайгаков, так как восстановление поголовья до среднего уровня предшествующих лет в оба периода произошло достаточно быстро. Иными словами, как это ни парадоксально звучит, периодическая массовая гибель сайгаков не сильно повлияла на общий многолетний тренд их численности, очевидно, вследствие их высокой плодовитости.

ВЛИЯНИЕ ПРИРОДНО-КЛИМАТИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ

Значительное уменьшение поголовья диких животных, особенно промысловых и/или охотничьих видов, обычно связывают с интенсивностью их добычи, а увеличение – с улучшением их охраны. Именно эта точка зрения сдерживает научное изучение этой проблемы и сводит ее обсуждение в область организации охранных мероприятий (Лушекина и др., 2005; Абатуров, 2007; Данилкин, 2008; Неронов и др., 2013). В этой связи необходимо обратить внимание на то, что в 1991 – 1998 гг. осуществлялся государственный промысел сайгаков (3 – 10% от всей численности), и после его прекращения в природе осталось все еще большее их количество (84 тыс. шт. в 1999 г.). Однако тенденция быстрого сокращения поголовья сохранилась.

Впрочем, прекращение государственного промысла животных отнюдь не уменьшило интенсивность браконьерского отстрела, так как именно в это время увеличилась массовая заготовка рогов самцов сайгаков. Рога в качестве дериватов до сих пор используются в Китае (Хуань и др., 2014; Coghlan et al., 2012). Может быть поэтому именно тогда произошло резкое сокращение поголовья животных (с 84 тыс. экз. до 17,5 тыс. экз. в 1999 – 2000 гг.). Однако в дальней-



Динамика численности сайгаков и природно-климатических факторов в междуречье Волги и Урала: 1, 2 – поголовье и добытые из него особи соответственно; 3 – коэффициент увлажнения; 4 – то же, выровненный 5-летними скользящими; 5 – годы интенсивного весеннего стока талых вод в понижения рельефа; 6 – 8 – продуктивность степных сообществ: значения истинные, вычисленные по линейному уравнению и сглаженные 5-летними скользящими соответственно (по: Сапанов, Сиземская, 2015); 9 – интенсивность землепользования

шем случаи браконьерства отмечались лишь единично из-за улучшения их охраны, но численность сайгаков все равно оставалась низкой.

Так какие же факторы могли повлиять на катастрофическое снижение поголовья сайгаков? В этой связи важно показать, насколько разными были природные условия до и после 1995 г. В целом за все время наблюдений (с 1950 г.) выделяется наиболее влажный период (1978 – 1995 гг.), характеризующийся существенным увеличением летних атмосферных осадков, которые, по-видимому, и обеспечили значительное повышение общей увлажненности территории (Сапанов, Сиземская, 2015). Более того, за счет периодического (пятикратного) весеннего стока талых вод в понижения рельефа естественные озера и многочисленные запруженные балки оставались постоянно заполненными в течение многих лет. Индикатором увеличения увлажненности территории является также подъем уровня грунтовых вод более чем на 2 м. Вследствие такой мезофитизации региона произошло существенное увеличение продуктивности травяных сообществ и перестали усыхать лесные культуры (Сапанов, 2006, 2010; Сапанов, Сиземская, 2010, 2015). Именно к этому же периоду приурочена наиболее высокая численность сайгаков (см. рисунок).

Затем, с 1995 по 2009 гг., произошло резкое ухудшение погодно-климатических условий. Увеличилась засушливость территории, наблюдались частые летние засухи, даже повторяющиеся из года в год (2006 – 2007 гг.). Особо важно подчеркнуть, что в течение 15 лет отсутствовал сток весенних талых вод в понижения рельефа, вследствие чего большинство местных озер и речек обмелело, а запруженные балки вовсе пересохли (Сапанов, 2010). Водоёмы заполнились лишь весной 2010 и 2011 гг. Этот период характеризуется снижением урожайности травяной растительности (Сапанов, Сиземская 2010, 2015). Поголовье сайгаков в это время достигло минимальных величин (см. рисунок).

Отметим, что статистическое сравнение динамики численности сайгаков с изменениями природно-климатических условий затруднено нелинейностью и многофакторностью воздействия природных процессов, а также незначительным количеством лет наблюдений за численностью этих животных (25 лет).

Тем не менее, проведенный корреляционный анализ показал достоверную зависимость (при $P > 0.05$) численности сайгаков от количества осадков за теплое полугодие ($r = 0.49$), температурного режима воздуха за весь год ($r = -0.50$), относительной влажности воздуха и испаряемости весенне-летнего сезона ($r = 0.48$, $r = -0.51$ соответственно). Иными словами, на жизнедеятельность сайгаков благоприятно влияет увлажненность теплого полугодия и уменьшение континентальности климата, что подтверждается также достоверной связью численности животных с интегральным коэффициентом увлажнения ($r = 0.53$) и годичной продукцией наземной фитомассы растений в западинах ($r = 0.40$).

Интересно, что прослеживается достоверное положительное влияние ($r = 0.54$) на численность сайгаков запасов воды в снеге. Очевидно, это связано с тем, что в зимний период снег для этих животных является единственным источником воды.

Как видим, тренды динамики поголовья животных совпадают с характерным изменением климата, контролирующим как насыщенность кормовой базы (продуктивность растительного покрова), так и обводненность территории (количество мест водопоя). Ранее было отмечено, что уменьшение поголовья сайгаков может

быть связано с ухудшением кормовых ресурсов за счет увеличения в растительном покрове мало поедаемых видов злаков (Абатуров, Джапова, 2015). Однако на участие в этом процессе сочетания двух факторов – ухудшения общей продуктивности растительных сообществ и степени обводненности территории – до сих пор обращали мало внимания. На первый взгляд, этот вывод достаточно банален, так как именно корм и вода обеспечивают благополучную рождаемость и сохранность животных. Однако достоверное доказательство этого было до сих пор затруднено из-за отсутствия длительного мониторинга природной среды.

Между тем отсутствие мест водопоя, по-видимому, также может быть причиной сокращения площадей летних пастбищ. Отметим, что влияние этого фактора на динамику численности сайгаков обсуждается здесь едва ли не впервые. Возможно, это связано с бытующим мнением, согласно которому они могут обходиться без воды долгое время, и поэтому данный фактор не может лимитировать их жизнедеятельность. Впрочем, К. С. Ходашова еще в 1960 г. указывала на то, что распространение сайгаков зависит от размещения пастбищ и водоемов (Ходашева, 1960). Общеизвестно, что сайгаки, например, в поисках воды, совершают многокилометровые переходы. Маточное поголовье во время окота всегда располагается вблизи водоёмов. Также обязательным условием является наличие воды при их содержании в неволе. Лишь в зимнее время сайгаки вместо воды используют снег.

На смертность и рождаемость сайгаков влияет большое количество биотических и абиотических факторов, однако до сих пор не показано, какие же из них обуславливают периодичность (цикличность) в их численности, постоянно из года в год воздействуя на смертность животных или их размножение и сохранность. В этой связи можно предположить, что поголовье сайгаков может лимитироваться уменьшением их жизненного пространства за счет деградации биологического потенциала территории вследствие увеличения площадей сельскохозяйственных полей и количества выпасаемых домашних животных в регионе (Ганичева, Лисутина, 2012).

Однако в наших условиях данный тезис не подтверждается в связи с тем, что депрессия в численности уральской группировки (2000-е гг.), наоборот, происходила на фоне забрасывания богарных сельскохозяйственных полей и оросительных систем, стремительного сокращения количества домашних животных (см. рисунок). По-видимому, такая ситуация здесь наблюдалась впервые за последние 100 – 150 лет; даже в дореволюционные времена (до 1917 г.) эта территория интенсивно использовалась для отгонного скотоводства казаками Букеевской орды. В междуречье Волги и Урала выпасалось более одного миллиона голов домашнего скота (Зиманов, 1982). Лишь в последние годы стали развиваться фермерские хозяйства, которые начали вновь использовать заброшенные земли для животноводства. Однако их количество до сих пор невелико и лимитируется доступностью водоемов для животных, колодезной питьевой воды, отсутствием электроэнергии и дорог.

Таким образом, проведенный сопряженный сравнительный анализ динамики поголовья сайгаков уральской группировки с изменением природно-климатических условий выявил существенные различия в состоянии кормовых и водных ресурсов региона в годы высокой и низкой численности животных, что указывает на

возможность превалирования в такой цикличности климатогенной составляющей. По-видимому, именно степень наличия корма и воды регулирует размножение и сохранность потомства этих животных.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изучено современное состояние поголовья сайгаков уральской группировки, обитающих в междуречье Волги и Урала, методом сопряженного анализа динамики их численности с изменением природно-климатических условий. Наибольшее количество сайгаков в сотни тысяч особей наблюдалось в период повышенной увлажненности территории и стабильного (5 раз) наполнения водоёмов весенними талыми водами (1978 – 1994 гг.). Постепенное сокращение численности животных и ее стабилизация на чрезвычайно низком уровне в несколько тысяч особей начались с 1995 г. вслед за ухудшением увлажненности региона и отсутствием в течение 15 лет весеннего стока талых вод в водоёмы. Эти закономерности указывают на то, что периодичность в численности животных, по-видимому, обусловлена климатогенным изменением кормовых и водных ресурсов региона.

За изучаемый период регистрировалась массовая гибель сайгаков с сокращением поголовья в два и более раза, как в год высокой численности группировки – 1984 г., так и низкой – в 2010 г. Однако количество сайгаков быстро восстанавливалось до прежнего уровня, адекватного условиям увлажнения территории. Иными словами, массовая гибель животных, как, впрочем, и другие факторы, например, антропогенное воздействие (изменение интенсивности землепользования, промышленный и браконьерский отстрел), а также воздействие хищников и болезней, очевидно, не вызывают длительную депрессию в численности группировки сайгаков и не обуславливают ее цикличность. Во всяком случае, до сих пор не представлены доказательства существования механизмов длительного (из года в год) подавления или стимулирования рождаемости и сохранности этих животных.

Таким образом, причиной цикличности поголовья сайгаков уральской группировки, в первую очередь, являются долговременные обратимые изменения климатических условий, изменяющие продуктивность растительности и обводненность пастбищ.

Работа выполнена при финансовой поддержке Программы Президиума РАН «Биоразнообразии природных систем. Биологические ресурсы России: оценка состояния и фундаментальные основы мониторинга».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абатуров Б. Д. Популяция сайгака в России и проблемы ее сохранения // Вестн. РАН. 2007. Т. 77, № 9. С. 785 – 793.

Абатуров Б. Д., Джапова Р. Р. Кормовая обеспеченность и состояние сайгаков на степных пастбищах с разным соотношением злаков и разнотравья // Изв. РАН. Сер. биол. 2015. № 2. С. 207 – 214.

Абатуров Б. Д., Ларионов К. О., Джапова Р. Р., Колесников М. П. Качество кормов и обеспеченность сайгаков (*Saiga tatarica*) пищей в условиях восстановительной смены растительности на Черных землях Калмыкии // Зоол. журн. 2008. Т. 87, № 12. С. 1524 – 1530.

Абатуров Б. Д., Ларионов К. О., Колесников М. П., Никонова О. А. Состояние и обеспеченность сайгаков (*Saiga tatarica*) кормом на пастбищах с растительностью разных типов // Зоол. журн. 2005. Т. 84, № 3. С. 377 – 390.

ВЛИЯНИЕ ПРИРОДНО-КЛИМАТИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ

Абатуров Б. Д., Петрицев Б. И., Колесников М. П., Субботин А. Е. Сезонная динамика кормовых ресурсов и питание сайгака на естественном пастбище в полупустыне // Успехи современной биологии. 1998. Т. 118, № 5. С. 564 – 584.

Бекенов А. Б., Грачев Ю. А. Состояние популяции сайгака в Казахстане и меры по их сохранению // Центр охраны дикой природы. М., 2010. URL: http://www.biodiversity.ru/programs/saigak/meeting_report/bekenov_kaz.html (дата обращения: 10.09.2015).

Ганичева Л. З., Лисутина Л. А. Антропогенные воздействия на биотические сообщества Республики Калмыкия // Инженерный вестник Дона. 2012. № 4 (21). С. 826 – 829.

Гордеева Т. К., Ларин И. В. Естественная растительность полупустыни Прикаспия как кормовая база животноводства. М. : Наука, 1965. 160 с.

Грачев Ю. А. Результаты авиаучетов сайгака в Казахстане в 2011 г. // Saiga news. 2011. Вып.13. С. 5.

Грачев Ю. А. Результаты авиаучетов сайгака в Казахстане в 2012 г. // Saiga news. 2012. Вып. 15. С. 4.

Грачев Ю. А. Результаты авиаучетов сайгака в Казахстане в 2013 г. // Saiga news. 2013. Вып.17. С. 5.

Грачев Ю. А., Бекенов А. Б. Массовая гибель сайгаков в Казахстане – погибло около 12000 особей // Saiga news. 2010. Вып. 11. С. 2 – 3.

Грачев Ю. А., Мелдбеков А. М., Бекенов А. Б. Численность, структура и воспроизводство популяций сайгака в Казахстане // Степной бюллетень. 2009. № 27. С. 47 – 50.

Данилкин А. А. Климат и продуктивность биогеоценозов как факторы динамики населения и ареалов диких копытных в России // Вестн. охотоведения. 2008. Т. 5, № 3. С. 251 – 260.

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

Животный мир / Министерство сельского хозяйства Республики Казахстан. Астана, 2014. URL: <http://mgov.kz/wp-content/uploads/2014/12/zivotnyj-mir.docx> (дата обращения: 10.09.2015).

Зиманов С. З. Россия и Букеевское ханство. Алма-Ата : Наука КазССР, 1982. 167 с.

Каменецакая И. В. Естественная растительность Джаныбекского стационара // Тр. Комплексной экспедиции по полезащитному лесоразведению АН СССР. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1952. Т. 2, вып. 3. С. 101 – 162.

Кок Р., Жакирбаев А., Усенбаев А., Цукер Ш., Климанова О., Дейтерих Т., Сапанов М., Изимбергенова Г. Ретроспективная оценка причин гибели сайгаков *Saiga tatarica* в Западном Казахстане в 2010 – 2011 гг. // Saiga news. 2012. Вып. 14. С. 1 – 4.

Кокшунуова Л. Е., Остапенко В. А. Некоторые адаптивные возможности сайгака европейской популяции // Вестн. Рос. ун-та дружбы народов. Сер. Экология и безопасность жизнедеятельности. 2013. № 3. С. 30 – 39.

Кравчук О. А., Букреева О. М. Проблемы размножения сайгака в Северо-Западном Прикаспии // Вестн. Калмыцкого ин-та гуманитарных исследований РАН. 2014. № 3. С. 190 – 193.

Ларионов К. О., Джапова Р. Р., Розенфельд С. Л., Абатуров Б. Д. Питание сайгаков на пастбищах Черных земель Калмыкии в условиях восстановительной смены растительности и остепнения // Зоол. журн. 2008. Т. 87, № 10. С. 1259 – 1269.

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

Луцкина А. А., Неронов В. М., Бадмаев В. С., Хлуднев А. В. // Организация территориальной охраны природы и перспективы сохранения сайгака на правом берегу р. Волги // Поволж. экол. журн. 2005. № 1. С. 80 – 85.

Милнер-Гулланд Э. Дж. Оценка данных динамики циклов в популяции сайгаков // Saiga news. 2009. Вып. 9. С. 9 – 10.

Милнер-Гулланд Э. Дж., Шайкенов Б. Ш., Морган Э. Р., Торгерсон П. Р. Взаимодействие между сайгаков и домашнего скота : обмен паразитов и ее влияние на динамику популяций копытных // Изв. НАН Республики Казахстан. Сер. биологическая и медицинская. 2001. № 3. С. 84 – 94.

Неронов В. М., Арылова Н. Ю., Дубинин М. Ю., Каримова Т. Ю., Луцкекина А. А. Современное состояние и перспективы сохранения сайгака в Северо-Западном Прикаспии // Аридные экосистемы. 2013. Т. 18, № 2. С. 5 – 14.

Новикова Н. М., Волкова Н. А., Хитров Н. Б. Растительность солонцового комплекса заповедного степного участка в Северном Прикаспии // Аридные экосистемы. 2004. Т. 10. № 22 – 23. С. 9 – 18.

Оловянная И. Н. Динамика продуктивности растительного покрова в Заволжской глинистой полупустыне // Бот. журн. 2004. Т. 89, № 7. С. 1122 – 1137.

Орынбаев М. Б., Рыстаева Р. А., Керимбаев А. А., Копеев С. К., Коспанова М. Н., Кыдырбаев Ж. К. Случаи гибели уральской популяции сайгаков в Казахстане // Актуальные вопросы ветеринарной биологии. 2013. № 1 (17). С. 29 – 36.

Реймерс Н. Ф. Природопользование : словарь-справочник. М. : Мысль, 1990. 637 с.

Роде А. А., Польский М. Н. Почвы Джаныбекского 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. Условия выращивания защитных лесных насаждений в полупустыне Северного Прикаспия в связи с изменением климата во второй половине XX в. // Лесоведение. 2006. № 6. С. 45 – 51.

Сапанов М. К. Влияние изменения климата на обводненность Северного Прикаспия // Аридные экосистемы. 2010. Т. 16, № 5. С. 25 – 30.

Сапанов М. К. Причина гибели сайгаков в Казахстане // Степной бюллетень. 2011. № 31. С. 42 – 44.

Сапанов М. К., Сиземская М. Л. Климатогенные изменения травянистой растительности на солончаковых солонцах Северного Прикаспия // Поволж. экол. журн. 2010. № 2. С. 185 – 194.

Сапанов М. К., Сиземская М. Л. Изменение климата и динамика целинной растительности в Северном Прикаспии // Поволж. экол. журн. 2015. № 3. С. 307 – 320.

Слудский А. А. Сайгак в Казахстане // Тр. ин-та зоологии АН Каз.ССР (Алма-Ата). 1955. Т. 4. С. 18 – 55.

Ходашова К. С. Природная среда и животный мир глинистых полупустынь Заволжья. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1960. 131 с.

Хуань Ц., Кан А., Ли Ф. Сайгачья продукция на рынке традиционной китайской медицины в Китае // Saiga news. 2014. Вып.18. С. 14.

Buuveibaatar B., Young J., Berger J., Fine A., Lkhagvasuren B., Zahler P., Fuller T. Factors affecting survival and cause-specific mortality of saiga calves in Mongolia // J. of Mammalogy. 2013. Vol. 94, iss. 1. P. 127 – 136.

Coghlan M., Haile J., Houston J., Murray D., White N., Moolhuijzen P., Bellgard M., Bunce M. Deep Sequencing of Plant and Animal DNA Contained within Traditional Chinese Medicines Reveals Legality Issues and Health Safety Concerns // PLOS Genetics. 2012. Vol. 8, iss. 4. P. 436 – 446.

Kuhl A., Myrsterud A., Grachev Yu., Bekenov A., Ubushaev B., Lushchekina A., Milner-Gulland E. Monitoring population productivity in the saiga antelope // Animal Conservation. 2009. Vol. 12, iss. 4. P. 355 – 363.

White T.C.R. Experimental and observational evidence reveals that predators in natural environments do not regulate their prey : they are passengers, not drivers // Acta Oecologica. 2013. Vol. 53. P. 73 – 87.

РАЗВИТИЕ СИСТЕМНОГО ПОДХОДА К ИЗУЧЕНИЮ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ ЗЕМЕЛЬ И УПРАВЛЕНИЮ АГРОЛАНДШАФТАМИ

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

*Всероссийский научно-исследовательский институт кормов
имени В. Р. Вильямса
Россия, 141055, Московской обл., Лобня, Научный городок, 1
E-mail: viktrofi@mail.ru*

Поступила в редакцию 03.05.16 г.

Развитие системного подхода к изучению сельскохозяйственных земель и управлению агроландшафтами. – Трофимов И. А., Трофимова Л. С., Яковлева Е. П. – Разработаны методологические основы агроландшафтно-экологического изучения и управления сельскохозяйственными землями, которые опираются на концепцию сохранения и воспроизводства используемых в сельскохозяйственном производстве земельных и других природных ресурсов, плодородия почв, продуктивного долголетия агроэкосистем и агроландшафтов (ВНИИ кормов им. В. Р. Вильямса), концепцию экологического каркаса агроландшафтов и эколого-хозяйственного баланса (МГУ им. М. В. Ломоносова, Институт географии РАН). Интеграционное понимание сущности сельскохозяйственных земель позволяет рассматривать их в качестве природно-сельскохозяйственных систем, которые имеют определенную структуру, функции, связи и взаимосвязаны с другими агрогеоэкосистемами или геоэкосистемами, создающими внешнюю среду. Они поставляют за свои пределы сельскохозяйственную продукцию и другие производные своего функционирования побочного характера, связанные с развитием негативных процессов. Особенности изучения, конструирования, управления сельскохозяйственными землями определяются двойственной природно-производственной сущностью агрогеоэкосистем и наличием в них трех подсистем (абиотической, биотической и антропогенной). Особую роль выполняет блок управления и мониторинга. Агрогеоэкосистемы характеризуются наличием трех видов связей (вещественно-энергетической, информационной, управления); трех основных функций (продукционной, средообразующей и природоохранной); способностью ответных реакций агрогеоэкосистем на антропогенные воздействия; способностью к адаптации и восстановлению; а также характерной для них открытостью и динамичностью. Приоритеты изучения и управления сельскохозяйственными землями сформулированы в принципах (системного подхода, эмерджентности, экологического каркаса, ландшафтно-экологического баланса, многоуровневой и многофакторной адаптации и др.). Они предназначены для повышения адаптивности, устойчивости, продуктивности, ресурсосберегающей и природоохранной роли агроэкосистем и агроландшафтов, что возможно только при создании благоприятных условий для их функционирования, обеспечения сбалансированности продуктивных и протективных агроэкосистем, благоприятных условий для почвообразования и развития почвенной биоты, активной жизнедеятельности основных почвообразователей – многолетних трав и микроорганизмов.

Ключевые слова: системный подход, сельскохозяйственные земли, агроэкосистемы, агроландшафты, изучение, рациональное природопользование.

Development of the systematic approach to studying agricultural land and agrolandscape management. – Trofimov I. A., Trofimova L. S., and Yakovleva E. P. – Methodological foundations of agrolandscape-environmental studies and management of agricultural land were developed. They are based on the concept of conservation and reproduction of land and other natural resources used in agriculture, soil fertility, the productive longevity of agro-ecosystems and agrolandscapes (All-Russian Williams Fodder Research Institute); the concept of the ecological frame

of agricultural landscapes and ecologo-economic balance (Moscow State University, Institute of Geography Russian Academy of Sciences). Our integrative understanding of the essence of agricultural land allows us to consider it as natural-agricultural systems with a specific structure, functions, and links; they are interlinked with other agrogeo-ecosystems and geo-ecosystems forming the environment. They supply agricultural products and other derivatives of their functioning outside their limits, some of these derivatives associated with the development of negative processes. Features of study, construction and management of agricultural land are determined by the dual nature-productive essence of agrogeo-ecosystems and the presence of three subsystems (abiotic, biotic and anthropogenic ones) therein. A special role is played by a control and monitoring unit. Agrogeo-ecosystems are characterized by the presence of three types of relationships (substance-energy, informational and management ones); three main functions of agrogeo-ecosystems (productive, environment-forming, and nature-protective); the ability of response reactions of agrogeo-ecosystems to anthropogenic impacts; the capacity of adaptation and recovery; and their distinctive openness and dynamism. Priorities of studies and management of agricultural land are formulated in several principles (systematic approach, emergence, environmental frame, landscape-ecological balance, multi-level and multi-factor adaptation, etc.) They are intended to improve the adaptability, sustainability, productivity, resource conservation and environmental role of agro-ecosystems and agricultural landscapes. It is only possible with creating favorable conditions for their functioning, ensuring a balance between the protective and productive agro-ecosystems, an enabling environment for the development of soil and soil biota, for the active life of major soil-formers (perennial grasses and microbes).

Key words: systematic approach, agricultural land, agro-ecosystems, agricultural landscapes, study, rational nature usage.

DOI: 10.18500/1684-7318-2016-4-455-466

ВВЕДЕНИЕ

Развитие системного подхода в изучении Природы, сельскохозяйственных земель, агроэкосистем и агроландшафтов тесно связано с именами выдающихся русских ученых В. В. Докучаева и его учеников и единомышленников – В. И. Вернадского и В. Р. Вильямса. Всю свою жизнь они посвятили решению важнейшей проблемы сохранения Земли на основе системного подхода к ее изучению, познанию законов ее существования, развития и разумному, бережному отношению к ней. Они совершили крупный прорыв в развитии биологии, географии, сельскохозяйственной науки, экологии, рационального природопользования и в освоении их результатов на практике.

В решении проблем системного изучения Природы они пришли к убеждению, что в природе человек имеет дело не с отдельными природными телами, а с их сложным комплексом, целостной системой. Процесс познания системного изучения взаимодействия Человека и Природы, необходимости рационального природопользования постоянно расширяется от разума человека к сфере разума.

СИСТЕМНЫЙ ПОДХОД К ИЗУЧЕНИЮ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ ЗЕМЕЛЬ И УПРАВЛЕНИЮ АГРОЛАНДШАФТАМИ

Существенным недостатком познания Природы В. В. Докучаев считал изучение отдельных тел и отдельных стихий, а не их соотношений и закономерных связей. Именно эти соотношения, эти закономерные взаимодействия и составляют

сущность познания естества, лежат в основе всей человеческой жизни. В 1883 г. выходит книга В. В. Докучаева (1936) «Русский чернозем», где он показал природные закономерности почвообразования, влияние сельскохозяйственной деятельности на почвообразование, заложил основы системного подхода не только к изучению почв, но и к управлению сельскохозяйственными землями и агроландшафтами. А в 1892 г. выходит другая его книга «Наши степи прежде и теперь», в которой он оценивает состояние наших степных земель, результаты взаимодействия Человека и Природы и предлагает меры рационального природопользования в степи (Докучаев, 1953).

«Иссушение степи, – писал В. В. Докучаев (1953, с. 133), – в значительной степени сопряжено с деятельностью человека, уничтожившего естественную растительность, распахавшего сплошь огромные площади степи и, тем самым, существенно подрывавшего устойчивость степных ландшафтов к процессам эрозии. Огромная часть степи лишилась своего естественного покрова – степной, девственной, обыкновенно очень густой растительности и дерна, задерживающих массу снега и воды и прикрывающих почву от морозов и ветров, а пашни, занимающие теперь до 90% общей площади, уничтожив свойственную чернозему и наиболее благоприятную для удержания почвенной влаги зернистую структуру, сделали его легким достоянием ветра и смывающей деятельности всевозможных вод».

В. В. Докучаев (1953, с. 136) пишет о надорванном, надломленном, ненормальном состоянии, в котором находилось степное земледелие России к концу XIX в.: «Если прибавить к сказанному, что все только что намеченные невзгоды действуют уже века, если присоединить сюда не подлежащий сомнению, хотя и не вполне исследованный, факт почти повсеместного выпашивания, а следовательно, и медленного истощения наших почв, в том числе и чернозема, то для нас делается вполне понятным, что организм, как бы он ни был хорошо сложен, какими бы высокими природными качествами он ни был одарен, но раз, благодаря худому уходу, неправильному питанию, непомерному труду, его силы надорваны, истощены, то он уже не в состоянии правильно работать, на него нельзя положиться, он может сильно пострадать от малейшей случайности, которую при другом, более нормальном состоянии он легко бы перенес или, во всяком случае, существенно не пострадал бы и быстро поправился». Единым организмом называет В. В. Докучаев степной ландшафт, многие годы разрушаемый человеком в результате нерационального использования и непосильных нагрузок.

С развитием докучаевских научных идей и учения о почве и зонах природы, оказавших значительное влияние на развитие системного подхода в естественных науках в первой половине XX столетия, связана вся деятельность его учеников – В. И. Вернадского, В. Р. Вильямса и их последователей, которые посвятили свою жизнь решению важнейшей проблемы системного подхода к изучению и разумному, бережному отношению к земле.

В. Р. Вильямс внес особый вклад в развитие системного подхода к изучению объектов и познание биологической сущности почвообразования, особая роль в котором принадлежит живым организмам, прежде всего зеленым растениям и микроорганизмам. Благодаря их воздействию осуществляются важнейшие процессы превращения горной породы в почву и формирование ее плодородия.

В начале XX в. почвовед В. Р. Вильямс основал биологическое направление в изучении почв, создал учение о биологическом круговороте веществ, органическом веществе почвы и едином почвообразовательном процессе, управлении плодородием почв. В. Р. Вильямсом внесено много важнейших элементов в новое докучаевское учение о почве и почвообразовании. Им открыты новые стороны в понимании почвы, значении многолетних трав в формировании почвенного плодородия, методологии почвоведения, создана новая наука – луговедение (Вильямс, 1948; Косолапов и др., 2011 а).

В. В. Докучаев и В. Р. Вильямс понимали, что системный подход в исследованиях и управлении сельскохозяйственными землями открывает новые перспективы. Они разрабатывали свою систему управления сельскохозяйственными землями, исходя из новых принципов – принципов повышения не только их продуктивности, но и устойчивости. Они исходили из того, что сельскохозяйственные земли являются элементами ландшафта, сельскохозяйственной системы, единого целого живого организма, включающего и пашню, и луга, и леса, и воды. Все эти элементы тесно взаимосвязаны и влияют друг на друга. Продуктивность сельскохозяйственных угодий есть производное не только пахотных почв, а всего природного комплекса, а значит, для управления ими нужны новые эффективные рычаги.

По мнению академика Б. Б. Польнова (1956), два исключительно выдающихся представителя нашей отечественной науки В. В. Докучаев и В. Р. Вильямс сыграли огромную роль в развитии естествознания и сельского хозяйства. От генетического принципа почвообразования, который разрабатывали оба этих ученых, они пришли, по сути, к ландшафтно-аналоговому принципу управления сельскохозяйственными землями, познавая и используя законы природы.

Системный подход в исследованиях и управлении сельскохозяйственными землями открывает огромные перспективы. В. В. Докучаев в работе «Наши степи прежде и теперь» (1953, с. 136) писал, что исследователь должен видеть «всю цельную и нераздельную природу, а не отдельные ее части, между которыми существует теснейшая связь».

Роль человека в агроэкосистеме и агроландшафте, в управлении ими неизмеримо высока. Она не в том, чтобы неосознанно разрушать агроэкосистемы и агроландшафты, как делали многие поколения людей и целые цивилизации, подтачивая самые основы своего существования. Познать законы развития природы и на их основе рационально управлять сельскохозяйственными землями, повышать их продуктивность и устойчивость – в этом направлении В. В. Докучаев (преимущественно в черноземной степи) и В. Р. Вильямс (в основном в Нечерноземье) вели свою научную и практическую деятельность.

Системный подход в управлении сельскохозяйственными землями необходим потому, что сам объект управления представляет собой агрогеоэкосистему, где сотрудничают Человек и Природа. Эта система обладает качественно иными свойствами, чем отдельные элементы, ее составляющие (климат, почва, растительность, увлажнение, антропогенные факторы).

Основываясь на своем анализе многолетнего российского опыта степного земледелия и сделанных выводах о причинах засух, В. В. Докучаев в 1892 г. предлагает принципиально новую систему управления степными агроландшафтами, обеспечи-

вающую их продуктивность и устойчивость к засухам, которая включает новые эффективные рычаги управления (Докучаев, 1953; Научное наследие В. В. Докучаева..., 1992).

Его план борьбы с засухой, а, по сути, новая система управления агроландшафтами, был простой и гениальный, но вместе с тем, полный и достаточный, поскольку охватывал весь агроландшафт, управление всеми его взаимосвязанными элементами. План был практически реальным даже в то далекое время и не требовал больших расходов на свою реализацию. План (система) включал всего 5 пунктов:

- 1) регулирование больших и малых рек;
- 2) регулирование оврагов и балок;
- 3) регулирование водного хозяйства в открытых степях, на водораздельных пространствах устройством прудов и полезачитных лесонасаждений;
- 4) выработка норм, определяющих оптимальное соотношение между пашней, лугом, лесом и водами;
- 5) разработка приемов обработки почвы, наиболее благоприятных для лучшего использования влаги, и большее приспособление сортов культурных растений к местным условиям.

Комплекс мероприятий В. В. Докучаева (Докучаев, 1953; Научное наследие В. В. Докучаева..., 1992) по оздоровлению степных агроландшафтов, где лимитирована влага, в качестве основных рычагов управления агроландшафтами предлагает следующие: управление влагой (сохранение вод в пределах ландшафта и влаги в почве); управление структурой агроландшафта (оптимизация соотношения пашни, луга, леса и вод); противозерозионные и почвозащитные рычаги управления (закрепление берегов рек, склонов оврагов и балок лесными посадками, устройством полезачитных лесонасаждений); управление биологической адаптацией культурных растений.

Так, в конце XIX – начале XX в., в условиях особого интереса и неизменного внимания к сельскохозяйственным землям и сельскохозяйственному производству, на стыке сельскохозяйственной науки с географией, биологией и экологией, почвоведением и геоботаникой зарождалась новая наука – агроландшафтоведение, практическое создание и управление агроландшафтами.

Величайшей заслугой В. Р. Вильямса является то, что он, опираясь на идею В. В. Докучаева о необходимости управления всей системой агроландшафта, всеми его взаимосвязанными и взаимозависимыми элементами, всю свою жизнь совершенствовал эту систему управления. Он оттачивал до мельчайших деталей каждое звено этой неразрывной цепи управления агроландшафтами (система севооборотов, система обработки почвы, поддержание ее структуры, система удобрения, мелиорация и др.), создавал и совершенствовал новые звенья (луговое хозяйство, кормопроизводство, животноводство) в единой системе управления агроландшафтами. Наконец, целеустремленно и последовательно он способствовал освоению новой системы управления агроландшафтами в практике сельского хозяйства нашей страны (Косолапов и др., 2011 а).

Это были первые решающие шаги от управления пашней к управлению всей системой агроландшафта. В. В. Докучаев и В. Р. Вильямс были первыми, кто сде-

ла шаг от гениальной научной идеи к ее воплощению в жизнь. Создавая и совершенствуя систему управления агроландшафтами, В. Р. Вильямс создал учение о травопольной системе земледелия, основу которой составляют многолетние травы, луга (создающие, восстанавливающие плодородие сельскохозяйственных угодий) и поле (использующее это плодородие). Труды обоих выдающихся русских ученых – В. В. Докучаева и В. Р. Вильямса, имеющие огромное общетеоретическое и практическое значение, сложились воедино в создании новой системы управления сельскохозяйственными землями России. Травопольная система земледелия В. Р. Вильямса или «Комплекс Докучаева – Костычева – Вильямса» пришла как более прогрессивная система управления сельскохозяйственными землями на смену паровой системе земледелия на территории России в 1930-е гг. В социально-экономических условиях развития страны в этот период (после коллективизации) новая система земледелия опиралась на докучаевские идеи, многочисленные разработки В. Р. Вильямса, мировой и отечественный опыт ведения сельского хозяйства и максимально возможно следовала ландшафтно-аналоговому принципу познания и использования законов природы. По своей сути она является системой управления агроландшафтами (агрэкосистемами высшего порядка – системами систем) и использует многочисленные рычаги управления агроландшафтами, а не только пахотными землями.

«Травопольная система тем и ценна, – пишет В. Р. Вильямс, – что она охватывает, объединяет, связывает все элементы производства в совершенно равновеликой мере. Она обращает внимание на все без исключения угодья, на все цехи сельскохозяйственного производства: на поля, на луга, на леса, на животноводство и мыслима в виде единой, целостной системы агрономических мероприятий» (Вильямс, 1948; Косолапов и др., 2011 а).

В. Р. Вильямс рассматривает травопольную систему земледелия как единый и неразрывный комплекс, который включает в себя следующие элементы управления агроландшафтами: 1) правильная организация сельскохозяйственной территории, где оптимизируются структура агроландшафтов, поле сочетается с лугом и лесом; 2) система севооборотов, где предусмотрена ротация, сочетание полевого и кормового севооборотов и рациональное использование земельных угодий; 3) система полезащитных лесных насаждений на водоразделах, по границам полей севооборотов, по склонам балок и оврагов, по берегам рек и озёр, вокруг прудов и водоёмов, а также облесение и закрепление песков; 4) система обработки почвы; 5) система применения органических и минеральных удобрений; 6) посев отборными семенами приспособленных к местным условиям высокоурожайных сортов сельскохозяйственных культур; 7) развитие орошения на базе использования вод местного стока путем строительства прудов и водоёмов.

В. Р. Вильямс убедительно обосновывает важность и необходимость изучения и рационального использования многолетних трав, лугов, повышения плодородия почв и устойчивости земель для решения проблемы обеспечения продовольственной безопасности страны. «При непрерывной культуре хлебных растений самое ценное свойство почвы стремится к падению, и нет более быстрого и верного пути к обнищанию, как путь непрерывной культуры хлебных растений. Только корне-

вая система многолетних растений способна взять на себя эту роль восстановления прочности почвы» (Вильямс, 1948, с. 198).

Лугопастбищные экосистемы России являются важной составной частью (по площадям, автотрофности, продуктивности) в инфраструктуре агроландшафта (ландшафтостабилизирующей, почво- и средоулучшающей). Важнейшая роль лугопастбищных экосистем в агроландшафтах и кормопроизводстве обусловлена большими площадями природных кормовых угодий в России, их важными продукционной, средообразующей, эстетической и природоохранной функциями в агроландшафтах.

Благодаря значительной доле природных факторов и возобновляемых ресурсов в произведенной продукции на сенокосах и пастбищах луговое кормопроизводство позволяет более эффективно использовать и невозобновляемые ресурсы, что соответствует признанной во всем мире концепции рационального земледелия (Косолапов и др., 2010, 2015).

Современные исследования подтвердили, что сохранение ценных сельскохозяйственных земель и плодородия почв возможно только при создании благоприятных условий для почвообразования и развития почвенной биоты, обеспечения активной жизнедеятельности основных почвообразователей – многолетних трав и микроорганизмов. Важнейшая почвообразующая роль многолетних трав связана с особенностью их корневой системы. У многолетних трав в степи масса корней превышает надземную массу, часть которой отчуждается с урожаем, на порядок и более (Косолапов и др., 2012, 2014; Справочник по кормопроизводству, 2014).

Многолетние травяные экосистемы выполняют важнейшие продукционные, средообразующие и природоохранные функции в агроландшафтах и оказывают значительное влияние на экологическое состояние территории страны, способствуют сохранению и накоплению органического вещества в биосфере. Благодаря многолетним травам, кормопроизводство как никакая другая отрасль сельского хозяйства основано на использовании природных сил, воспроизводимых ресурсов (энергии солнца, агроландшафтов, земель, плодородия почв, фотосинтеза трав, создания клубеньковыми бактериями биологического азота из воздуха).

Травяные экосистемы из многолетних трав представляют собой важный компонент биосферы (по площадям, автотрофности, продуктивности), важную составную часть в инфраструктуре агроландшафта (ландшафтостабилизирующую, почво- и средоулучшающую), неисчерпаемый, воспроизводимый, автотрофный устойчивый ресурс (энергетический, кормовой). Многолетние травы в управлении агроландшафтами традиционно используют как один из наиболее эффективных факторов почвообразования, почвоулучшения и почвозащиты (Концепция..., 1999; Трофимов и др., 2011, 2014).

Многолетние травы создают и поддерживают комковатую или зернистую структуру почвы, что является одной из важнейших задач земледелия. Многолетние травы необходимы для восстановления почвенной структуры, которая неизбежно разрушается при возделывании только одних однолетних культур при высоких нагрузках на агроэкосистемы техники и химических средств. Смесь многолетних злаковых трав с многолетними бобовыми растениями играет важнейшую роль в почвообразовании, она снабжает почвы достаточным количеством необхо-

димых для образования почвенной структуры перегноя и кальция и обеспечивает создание достаточно мощного структурного слоя почвы. Это замечательное свойство травосмесей из многолетних злаковых и бобовых трав позволяет управлять структурой и плодородием почв.

В. И. Вернадский, развивая идеи В. В. Докучаева, вывел системный подход к изучению Природы на планетарный уровень, заложив основы учения о биосфере и ноосфере. Жизнь является определяющим геологическим фактором развития в биосфере, а возрастающее влияние научной мысли и деятельности человека в биосфере преобразуют ее в ноосферу (Вернадский, 1989).

В конце XIX в. В. В. Докучаев положил начало комплексным физико-географическим исследованиям, задачи которых он тесно связывал с решением народно-хозяйственных проблем. Конкретизация этой идеи была осуществлена в начале XX в. его учеником Л. С. Бергом, который развил учение В. В. Докучаева о природных зонах и разработал учение о ландшафтах. Конкретизация учения привела к формулировке понятия о ландшафте как природном территориальном единстве, составляющем основной объект географических исследований (Берг, 1931).

Основы комплексного (ландшафтного) подхода к изучению земель, заложенные В. В. Докучаевым, В. И. Вернадским, В. Р. Вильямсом, Л. С. Бергом были развиты Л. Г. Раменским (1938), разработавшим основы учения о комплексном почвенно-геоботаническом исследовании земель и природных типах сельскохозяйственных земель.

В работе «Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель» Л. Г. Раменский (1938, с. 6) так определяет предмет исследований: «... с одной стороны, территория, земля, с другой стороны, – растения, животные, микроорганизмы являются основными природными факторами сельского хозяйства... Для обоснования мероприятий нужен синтетический подход – необходимо изучение почв, растительности, водного баланса территории, ее микроклимата и т.д., в их взаимной связи, во взаимодействии, на фоне культурных режимов и преобразований. Синтетическое изучение природных особенностей и жизни территории в перспективе ее хозяйственного использования и преобразования составляет содержание производственной типологии земель. Методом типологии земель является комплексное исследование территории...». Эти традиции и принципы развиваются в Институте кормов.

На этих принципах сегодня базируется не только школа геоботаники ВНИИ кормов, лидером и основателем которой стал Л. Г. Раменский, на этих принципах базируются современное агроландшафтоведение и учение об агроэкосистемах, перспективные современные научные направления, развивающиеся на стыке сельскохозяйственной науки, геоботаники, ландшафтоведения и экологии (Николаев, 1992; Косолапов и др., 2011 б).

Л. Г. Раменский (1938, с. 40) писал: «Типология земель должна представлять собою дисциплину глубоко синтетическую, увязывающую в одно целое факты климатологии, гидрологии, почвоведения, геоботаники и т.д., группируя и оценивая их в хозяйственной перспективе. Производственная перспектива, в свою очередь, заставляет выдвинуть на первый план вопросы экологического освещения

РАЗВИТИЕ СИСТЕМНОГО ПОДХОДА

территории, ее анализа, как места обитания диких и культурных растений. Все показатели и классификации (почвенные, геоботанические и т.д.) должны быть экологически оценены и обоснованы. Помимо экологической характеристики территории в ее современном состоянии основное значение имеет перспективная экологическая характеристика в зависимости от возможных мероприятий».

Формирование представлений об экосистемах и геосистемах, агроэкосистемах и агрогеосистемах существенно расширяет понятие сельскохозяйственных угодий. С позиций геосистемной концепции они представляют собой не природно-хозяйственный территориальный комплекс, а природно-сельскохозяйственную геоэко-систему (Одум, 1975; Сочава, 1986; Николаев, 1992).

В конце XX – начале XXI в. в работах А. А. Жученко, А. Н. Каштанова, Г. В. Добровольского, В. А. Николаева, Б. И. Кочурова, В. И. Кирюшина и других ученых на новом этапе обосновывается необходимость системного подхода к изучению взаимодействия человека и природы и переориентации сельскохозяйственной деятельности страны с пути покорения природы на путь сотрудничества с ней. Только на этом пути обеспечивается создание устойчивой системы природопользования, которая, обеспечивая потребности человека в сельскохозяйственной продукции, одновременно поддерживает естественные функции агроэкосистем и агроландшафтов (Николаев, 1992; Лопырев, 1995; Кирюшин, 1996; Кочуров, 1997; Эколого-ландшафтное земледелие..., 1997; Каштанов, 2008; Жученко, 2009, 2011).

В развитии системного подхода к изучению агроэкосистем и агроландшафтов характерна тенденция возрастания наукоемкости, что связано с увеличением числа проблем, требующих для своего решения объединения достижений разных наук – географии, биологии, экологии и сельскохозяйственной науки, геоинформатики и аэрокосмических методов исследований, позволяющих быстро и эффективно отражать состояние агрогеоэкосистем на больших площадях (Трофимов, 2001; Косолапов и др., 2012).

В целях повышения адаптивности, устойчивости, ресурсосберегающей, средообразующей и природоохранной роли сельского хозяйства, дальнейшего развития системного подхода к его адаптивной интенсификации, оценки значения сельскохозяйственных земель для рационального природопользования, оптимизации агроландшафтов нами разработаны модель и принципы изучения и оценки, использования, улучшения и конструирования агроэкосистем и агроландшафтов (Косолапов и др., 2010).

Они опираются на концепцию сохранения и воспроизводства используемых в сельскохозяйственном производстве земельных и других природных ресурсов, плодородия почв, продуктивного долголетия агроэкосистем и агроландшафтов ВНИИ кормов имени В. Р. Вильямса (Концепция..., 1999), концепции экологического каркаса агроландшафтов и эколого-хозяйственного баланса МГУ имени М. В. Ломоносова (Николаев, 1992) и Института географии РАН (Кочуров, 1997).

В основу изучения, управления и конструирования кормовых агрогеоэкосистем положены 17 принципов, разработанных на основе агрогеоэкосистемного подхода (таблица).

Принципы агроландшафтно-экологического изучения, оценки, управления и охраны агрогеоэкосистем и агроландшафтов

Принципы 1	Содержание принципов 2
Принцип системного подхода	Адекватное отражение агрогеоэкосистемной сущности сельскохозяйственных земель (природных кормовых угодий, многолетних насаждений и посевов сельскохозяйственных культур на пашне)
Принцип эмерджентного подхода	Учет появления у системного целого особых свойств, не присущих его подсистемам, блокам и компонентам, не объединенным системообразующими связями; учет особой формы интеграции системы, подчиняющейся иным законам конструирования и управления, функционирования и эволюции
Принцип ландшафтных границ	Землепользование и землеустройство необходимо осуществлять с максимальным учетом границ ландшафтов (агроландшафтов) – реально существующих природно-сельскохозяйственных территориальных комплексов
Принцип экологического каркаса	Природные кормовые угодья с многолетней растительностью, леса, охраняемые участки, древесно-кустарниковые и водно-болотные экосистемы, многолетние насаждения и посевы многолетних трав на пашне представляют собой важнейшие элементы, составной части экологического каркаса агроландшафта и определяют его устойчивость
Принцип ландшафтно-экологического баланса	При управлении и конструировании агрогеоэкосистем необходимо поддерживать гармоничное равновесие между средостабилизирующими и средонарушающими элементами структуры агроландшафта для обеспечения его устойчивости
Принцип оптимального функционирования	Управление и конструирование агрогеоэкосистем должны быть ориентированы на их оптимизацию, т.е. оптимальное соотношение их продукционной, средообразующей и природоохранной функций
Принцип сбалансированного взаимодействия Человека и Природы	Сохранение природных экосистем, ценных сельскохозяйственных земель и плодородия почв может быть реализовано только при создании благоприятных условий для функционирования агроландшафтов, обеспечения сбалансированности продуктивных и протективных агроэкосистем, активной жизнедеятельности основных почвообразователей – многолетних трав и микроорганизмов, благоприятных условий для почвообразования и развития почвенной биоты
Принцип многоуровневой и многофакторной адаптации	Адаптивная интенсификация сельского хозяйства должна осуществляться на разных уровнях (молекулярно-генетическом, организменном, популяционном, ценотическом, ландшафтном и биосферном), охватывая все уровни и все стороны (факторы) изучаемых объектов, поскольку игнорирование той или иной информации об агроэкосистемах ведет к нарушению принципа адаптации. Необходима многоуровневая и многофакторная адаптация
Принцип активной и пассивной адаптации	Адаптивная интенсификация сельского хозяйства должна осуществляться как активно – путем создания дополнительных элементов экологического каркаса, так и пассивно – путем сохранения уже существующих средостабилизирующих элементов агроландшафта
Принцип агроландшафтного управления	Создание и использование агроэкосистем – это неотъемлемая часть конструирования и управления агроландшафтами. Воздействуя на отдельные агроэкосистемы, мы управляем агроландшафтами (агроэкосистемы регионального уровня)
Принцип эволюционно-аналоговый	Ориентирует управление агроэкосистемами и конструирование агроландшафтов на многократно апробированный опыт природы, на подражание природе, оптимальное использование благоприятных природных особенностей агроэкосистем

РАЗВИТИЕ СИСТЕМНОГО ПОДХОДА

Окончание таблицы

1	2
Принцип биоразнообразия	При создании, управлении и конструировании агрогеосистем необходимо ориентироваться на их максимальное биоразнообразие как реальный механизм обеспечения их надежности, устойчивости и стабильности
Принцип экологического подхода	Ориентирует управление агрогеосистемами на укрепление экологического каркаса агроландшафтов, ключевые экологические проблемы, причины, их вызывающие
Принцип создания здоровой среды обитания	Ориентирует сельскохозяйственное производство на получение экологически чистой продукции, отсутствие загрязнения агроландшафтов и создание здоровой среды обитания человека, животных и растений
Принцип эстетического подхода	Ориентирует на сохранение существующих и создание новых гармоничных агроландшафтов с ценными эстетическими свойствами
Принцип обеспечения единства экономики и экологии	Обеспечивает неразрывное единство экономики и экологии
Принцип обеспечения практической и экономической целесообразности	Ориентирует на получение необходимых результатов при минимуме затрат

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В основу разработанной системы изучения, управления и конструирования агроландшафтов положен главенствующий принцип единства экономики и экологии, гармонизации отношений Человека и Природы в процессе сельскохозяйственного производства. Основным правилом сбалансированного взаимодействия Человека и Природы является сохранение природных экосистем, ценных сельскохозяйственных земель и плодородия почв, что возможно только при создании благоприятных условий для функционирования агроландшафтов, обеспечения сбалансированности продуктивных и протективных агроэкосистем, активной жизнедеятельности основных почвообразователей – многолетних трав и микроорганизмов, благоприятных условий для почвообразования и развития почвенной биоты.

Сельское хозяйство должно обеспечивать поддержание экологического равновесия в агроландшафтных системах. Соблюдение требований рационального природопользования, охраны окружающей среды и оптимизации управления агроландшафтами становится одним из основных условий повышения продуктивного долголетия агроэкосистем и эффективности сельскохозяйственного производства.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Берг Л. С.* Ландшафтно-географические зоны СССР. М. ; Л. : Сельхозгиз, 1931. Ч. 1. 401 с.
- Вернадский В. И.* Биосфера и ноосфера. М. : Наука, 1989. 264 с.
- Вильямс В. Р.* Основы земледелия. М. : Сельхозгиз, 1948. 224 с.
- Добровольский Г. В.* Деградация почв – угроза глобального экологического кризиса // Век глобализации. 2008. № 2. С. 54 – 65.
- Докучаев В. В.* Наши степи прежде и теперь. М. : Сельхозгиз, 1953. 152 с.
- Докучаев В. В.* Русский чернозем. М. ; Л. : Сельхозгиз, 1936. 551 с.
- Жученко А. А.* Адаптивная стратегия устойчивого развития сельского хозяйства России в XXI столетии. Теория и практика : в 2 т. М. : Изд-во «Агрорус», 2009. Т. I. 816 с.

- Жученко А. А.* Адаптивная стратегия устойчивого развития сельского хозяйства России в XXI столетии. Теория и практика : в 2 т. М. : Изд-во «Агрорус», 2011. Т. II. 624 с.
- Каитанов А. Н.* Земледелие. Избранные тр. М. : Россельхозакадемия, 2008. 685 с.
- Кирюшин В. И.* Экологические основы земледелия. М. : Колос, 1996. 367 с.
- Концепция сохранения и повышения плодородия почвы на основе биологизации полевого кормопроизводства по природно-экономическим районам России / Мин-во сельского хоз-ва и продовольствия. РФ. М., 1999. 108 с.
- Косолапов В. М., Трофимов И. А., Трофимова Л. С., Яковлева Е. П.* Агроландшафты Поволжья. Районирование и управление. М. ; Киров : Дом печати ВЯТКА, 2010. 335 с.
- Косолапов В. М., Трофимов И. А., Трофимова Л. С., Яковлева Е. П.* История науки. Василий Робертович Вильямс. М. : Угрешская типография, 2011 а. 76 с.
- Косолапов В. М., Трофимов И. А., Трофимова Л. С., Яковлева Е. П.* История науки. Леонтий Григорьевич Раменский. М. : Россельхозакадемия, 2011 б. 27 с.
- Косолапов В. М., Трофимов И. А., Трофимова Л. С., Яковлева Е. П.* Кормопроизводство – важный фактор роста продуктивности и устойчивости земледелия // Земледелие. 2012. № 4. С. 20 – 22.
- Косолапов В. М., Трофимов И. А., Трофимова Л. С.* Кормопроизводство в сельском хозяйстве, экологии и рациональном природопользовании (теория и практика). М. : Типография Россельхозакадемии, 2014. 135 с.
- Косолапов В. М., Трофимов И. А., Трофимова Л. С., Яковлева Е. П.* Агроландшафты Центрального Черноземья. Районирование и управление. М. : Изд. дом «Наука», 2015. 198 с.
- Кочуров Б. И.* География экологических ситуаций (экодиагностика территорий) / Ин-т географии РАН. М., 1997. 132 с.
- Лопырев М. И.* Основы агроландшафтоведения. Воронеж : Изд-во Воронеж. гос. ун-та, 1995. 180 с.
- Научное наследие В. В. Докучаева и современное земледелие (к 100-летию особой экспедиции В. В. Докучаева) : материалы науч. сессии Россельхозакадемии. М. : РАСХН, 1992. Ч. 2. 260 с.
- Николаев В. А.* Основы учения об агроландшафтах // Агроландшафтные исследования. Методология, методика, региональные проблемы. М. : Изд-во МГУ, 1992. С. 4 – 57.
- Одум Ю.* Основы экологии / пер. с 3-го англ. изд. М. : Мир, 1975. 742 с.
- Полынов Б. Б.* Роль В. В. Докучаева и В. Р. Вильямса в естествознании и сельском хозяйстве // Академик Б. Б. Полынов. Избранные тр. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1956. С. 726 – 740.
- Раменский Л. Г.* Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. М. : Сельхозгиз, 1938. 621 с.
- Сочава В. Б.* Проблемы физической географии и геоботаники. Избранные тр. Новосибирск : Наука. Сиб. отд-ние, 1986. 345 с.
- Справочник по кормопроизводству. 5-е изд., перераб. и доп. / под ред. В. М. Косолапова, И. А. Трофимова. М. : Россельхозакадемия, 2014. 717 с.
- Трофимов И. А.* Методологические основы аэрокосмического картографирования и мониторинга природных кормовых угодий. М. : Россельхозакадемия, 2001. 74 с.
- Трофимов И. А., Трофимова Л. С., Яковлева Е. П.* Кормопроизводство в развитии сельского хозяйства России // Адаптивное кормопроизводство. 2011. № 1. С. 4 – 8.
- Трофимов И. А., Трофимова Л. С., Яковлева Е. П.* Развитие системного подхода в изучении сельскохозяйственных земель и агроландшафтов Центрального Черноземья // Вестн. Тамбов. гос. ун-та. Сер. Естественные и технические науки. 2014. Т. 19, № 5. С. 1585 – 1588.
- Эколого-ландшафтное земледелие (земледелие будущего) : программа, опыт, внедрение. Воронежская область. Воронеж : Изд-во Воронеж. гос. ун-та, 1997. 42 с.

УДК 576.8.095

ВЛИЯНИЕ АГРОХИМИЧЕСКОЙ ОБРАБОТКИ НЕФТЕЗАГРЯЗНЕННОЙ ПОЧВЫ НА ДИНАМИКУ ЧИСЛЕННОСТИ МЕЗОФИЛЬНЫХ И ПСИХРОФИЛЬНЫХ МИКРООРГАНИЗМОВ

И. В. Трусей¹, Ю. Л. Гуревич², В. П. Ладыгина²

¹ *Красноярский государственный педагогический университет им. В. П. Астафьева
Россия, 660049, Красноярск, Ады Лебедевой, 89*

E-mail: trusey@list.ru

² *Красноярский научный центр СО РАН
Россия, 660036, Красноярск, Академгородок*

E-mail: btchem@mail.ru

Поступила в редакцию 10.06.15 г.

Влияние агрохимической обработки нефтезагрязненной почвы на динамику численности мезофильных и психрофильных микроорганизмов. – Трусей И. В., Гуревич Ю. Л., Ладыгина В. П. – В работе оценивали влияние на численность мезофильных и психрофильных микроорганизмов в нефтезагрязненной почве полимерного структурообразователя, мела и микроорганизмов. Наибольший положительный эффект на рост микроорганизмов оказал карбамидо-формальдегидный структурообразователь. В меньшей степени повлияло внесение углеводородокисляющих бактерий и мела. Численность мезофильных и психрофильных углеводородокисляющих бактерий на площадках, обработанных структурообразователем, увеличилась с 2.8×10^5 до 1.95×10^8 КОЕ/г и с 2.0×10^5 до 1.9×10^7 КОЕ/г соответственно. Этот эффект оказался более выраженным через год, когда численность данных групп микроорганизмов увеличилась на 3-4 порядка.

Ключевые слова: нефтезагрязненные почвы, психрофилы, мезофильные микроорганизмы, карбамидо-формальдегидный структурообразователь, мел, интродукция.

Influence of the agrochemical treatment of oil-contaminated soil on the abundance dynamics of mesophilic and psychrophilic microorganisms. – Trusey I. V., Gurevich Y. L., and Ladygina V. P. – The influence of a polymeric structure-formation agent, chalk and microorganisms on the numbers of mesophilic and psychrophilic microorganisms in oil-contaminated soil was estimated. A carbamide-formaldehyde structure-formation agent had the most positive effect on microbial growth. Introducing hydrocarbon-degrading bacteria and chalk influenced to a lesser degree. The numbers of mesophilic and psychrophilic hydrocarbon-degrading bacteria on the sites treated with the agent increased from 2.8×10^5 to 1.95×10^8 cfu/g and from 2.0×10^5 to 1.9×10^7 cfu/g, respectively. This effect appeared to be more expressed in a year, when the numbers of these groups of microorganisms increased by $10^3 - 10^4$.

Key words: oil-contaminated soil, psychrophilic microorganisms, mesophilic microorganisms, carbamide-formaldehyde structure-formation agent, chalk, introduction.

DOI: 10.18500/1684-7318-2016-4-467-475

ВВЕДЕНИЕ

При восстановлении почв, загрязненных углеводородными поллютантами, используют два биологических подхода – биостимуляцию, основанную на стиму-

лировании роста естественной микрофлоры, и биоаугментацию, принципиальное отличие которой – внесение микробных препаратов (Климентова и др., 2007; Atlas, 1995). Стимулирование роста аборигенной микрофлоры чаще всего осуществляют путем внесения минеральных удобрений, поскольку загрязнение почв органическими соединениями приводит к избытку углерода и недостатку биогенных элементов питания. В этой ситуации внесение удобрений представляет собой универсальный и высокоэффективный прием, позволяющий сбалансировать питание и увеличить численность автохтонных микроорганизмов. Соответственно, повышается скорость биodeградации углеводородов нефти и других органических поллютантов. В сравнении с «рутинными» методами химизации почв использование рекламируемых микробных препаратов часто представляется как необходимый и эффективный подход. В связи с этим отметим, что при мероприятиях биоаугментации рекомендуется вносить в почву биогенные элементы. Ряд авторов считает, что вклад интродуцированных микроорганизмов в деградацию поллютанта существенно меньше, чем вклад биостимуляции (Atlas, 1995; Margesin et al., 2008). В работах A. D. Venosa с соавт. (1992) и G. Thouand с соавт. (1999) проанализирован целый ряд коммерческих микробных препаратов и отмечена их низкая эффективность. Нередкие неудачи использования микробных препаратов предъявляют высокие требования к подбору штаммов-нефтедеструкторов. Должны быть учтены не только нефтеокисляющая активность бактерий, но и температурный диапазон роста, биоэмульгирующая способность, наличие катаболических плазмид и другие показатели (Ветрова и др., 2013; Margesin et al., 2008). В то же время активно развиваются методы стимулирования аборигенной микрофлоры в нефтезагрязненных почвенных экосистемах (Климентова и др., 2007). Например, используют удобрения пролонгированного действия, торф и т.д.

Настоящая работа направлена на анализ возможностей биостимуляции. В частности, оценивали влияние на численность микроорганизмов внесения в почву структурообразователя и мела. Действие этих факторов изучали на фоне внесенных в почву источников азотного и фосфорного питания микроорганизмов. Испытания проводили в зоне умеренного резко-континентального климата, поэтому в дополнение к обычно используемому контролю за численностью мезофильных микроорганизмов определяли численность психрофилов и психротолерантов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объектом исследования служила территория, загрязненная в результате аварийного разлива сырой нефти весной 2002 г. в районе г. Красноярска. Нарушенный участок занимал узкую полосу вдоль пересыхающего ручья, на котором преобладали темно-серые оподзоленные почвы. Эксперимент проводили с мая 2002 г. по сентябрь 2003 г. на площадках размером 2.5 м², которые обрабатывались тремя способами: внесением структурообразователя, мела и интродукцией ассоциаций микроорганизмов. Всего было заложено 5 опытных площадок, обработанных по схеме, представленной в таблице.

Анализ влияния различных обработок на почву проводили в условиях, когда рост микроорганизмов не ограничивался недостатком питательных элементов –

ВЛИЯНИЕ АГРОХИМИЧЕСКОЙ ОБРАБОТКИ НЕФТЕЗАГРЯЗНЕННОЙ ПОЧВЫ

азота и фосфора. Поэтому на все участки, включая контрольный (№ 5), вносили азотно-фосфорное удобрение (аммофос и суперфосфат) ежемесячно в период с июня по сентябрь, дозы внесения азота 35 кг/га, фосфора 22.5 кг/га. В качестве структурообразователя почвы использовали карбамидо-формальдегидный полимер марки Униполимер-М, который обладает свойствами азотного удобрения пролонгированного действия (Агрохимия, 1989; Мелкозеров и др., 2010). Полимер вносили в почву гнездовым способом на глубину 5 – 10 см, расстояние между гнездами 20 см. При этом почву разрезали лопатой и отодвигали, чтобы сохранить почвенный профиль. Доза внесения составляла 40 – 50 кг/га (Мелкозеров и др., 2010), форма – порошкообразная или легко рассыпающиеся гранулы с удельным весом 10 г/дм³. Для поддержания рН почвенного раствора использовали мел (Агрохимия, 1989; Зубайдуллин, 2003). Доза внесения мела – 1200 кг/га.

Схема обработки экспериментальных опытных площадок

Средство обработки	№ площадки				
	1	2	3	4	5 (контроль)
Униполимер-М	+	–	+	+	–
Мел	+	+	–	+	–
Ассоциация микроорганизмов 1	+	–	–	–	–
Ассоциация микроорганизмов 2	–	+	+	+	–
Удобрения	+	+	+	+	+

Примечание. + – средство использовали, – – средство не использовали.

Также в работе оценивали эффективность интродукции микробных ассоциаций (см. таблицу). Ассоциация 1 – это автохтонные микроорганизмы, выращенные в накопительном режиме с аэрацией. Почву отбирали с загрязненного участка, вносили в жидкую минеральную среду (см. ниже) с нефтью. Выращивание микроорганизмов проводили при комнатной температуре в течение недели. Полученную ассоциацию микроорганизмов вносили на площадку № 1 (см. таблицу). Объем суспензии составлял 5 л, титр микроорганизмов – 10⁸ КОЕ/мл. Ассоциация 2 представляла собой смешанную культуру из биореактора очистки сточной воды производства фенол-формальдегидных смол, которая способна к деградации ароматических углеводородов, в частности нафталина, фенантрена, антрацена, флуорена (Гуревич и др., 1995). Доминантные виды – *Pseudomonas putida* и *Pseudomonas* sp.. Предварительная проверка показала, что культура может использовать сырую нефть в качестве единственного источника углерода. На площадки № 2 – 4 вносили по 1 л суспензии с титром 10⁹ КОЕ/мл (см. таблицу).

По данным контрольного замера в почве загрязненного участка численность углеводородокисляющих составляла 10⁶ КОЕ/г. Чтобы уравнивать численность исследуемых ассоциаций, доза внесения ассоциации 1 (автохтонные углеводородокисляющие) была в 2 раза меньше, чем ассоциации 2.

При отборе проб на контрольной площадке № 5 измеряли температуру почвы на глубине 5 см. Содержание нефти в почве определяли на ИК-спектрометре после экстракции четыреххлористым углеродом (Методика выполнения измерений...

1998). Актуальную кислотность почвы измеряли с помощью рН-метра. Влажность определяли весовым методом. Пробы почвы отбирали на опытных площадках методом «конверта» (5 проб с каждой площадки) с горизонта 0 – 5 см и помещали в стерильные бьюксы, которые содержались при температуре + 5°C, высев проводили в течение суток. Масса почвенного образца составляла 15 – 20 г.

В работе оценивали численность аммонифицирующих микроорганизмов как наиболее многочисленной группы в почвенных экосистемах и численность углеводородоокисляющих микроорганизмов. При этом учитывали не только мезофильные формы, но и психрофильные. Для учета численности микроорганизмов использовали два метода: посев в многослойный агар и метод предельных разведений с высевом на агаризованную среду (Методы общей бактериологии, 1983). Количество микроорганизмов рассчитывали на сухую массу почвы. Подсчет числа аммонифицирующих микроорганизмов проводили на пептонном агаре, а углеводородоокисляющих – на среде следующего состава (г/л): KNO_3 – 4; KH_2PO_4 – 0.6; Na_2HPO_4 – 1.4; MgSO_4 – 0.4; выщелоченный агар – 20, рН 7.2 – 7.3. В качестве источника углерода в среду вносили 2 мл/л сырой нефти. Нефть добавляли в среду перед посевом. Определение численности психрофильных (в том числе и психротолерантных) микроорганизмов проводили при температуре +5°C, мезофильных – при +30°C. Время инкубации для психрофилов 10 суток, для мезофилов – 7 суток.

Для оценки общего влияния обработки почвы на микрофлору (различных комбинаций внесения структурообразователя, мела и микроорганизмов) сравнивали среднюю численность микроорганизмов на площадках № 1 – 4 (20 проб) со средней численностью на контрольной площадке № 5 (5 проб) (см. таблицу). Для оценки влияния каждого из вышеперечисленных способов обработки в отдельности сравнивали среднюю численность микроорганизмов в почве площадок, обработанных анализируемым способом (для каждого способа – 3 площадки), с численностью на площадке, которая не подвергалась обработке (см. таблицу). Для оценки действия внесенных ассоциаций сравнивали данные на площадках № 1 и № 4. Обработку данных проводили с использованием статистики Пуассона, стандартных статистических методов для нормального распределения и непараметрического критерия Вилкоксона (Шараф и др., 1989).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Исследования на нефтезагрязненной территории начались через месяц после аварийного разлива. Концентрация нефти на опытных площадках варьировала в диапазоне от 97 до 167 г/кг почвы в течение всего эксперимента. Это связано с тем, что опытные площадки располагались в нижней части (по высоте) загрязненной территории. Поэтому стимулирование микрофлоры происходило в условиях продолжающегося поступления нефти и сохранения большой концентрации ее на протяжении длительного периода времени, что нередко имеет место. В этой ситуации концентрация нефти не может служить показателем идущих в почве процессов восстановления, и более информативным становится определение динамики численности микроорганизмов.

ВЛИЯНИЕ АГРОХИМИЧЕСКОЙ ОБРАБОТКИ НЕФТЕЗАГРЯЗНЕННОЙ ПОЧВЫ

На протяжении всего периода наблюдений численность исследуемых групп микроорганизмов на обработанных площадках была выше, чем на контрольной. В наибольшей степени обработка почвы стимулировала рост углеводородокисляющих микроорганизмов. Данные о средней численности мезофильных и психрофильных углеводородокисляющих микроорганизмов на обработанных участках № 1 – 4, а также контрольном участке № 5 представлены на рис. 1.

Результаты показывают, что простые агротехнические приемы позволяют увеличить численность микроорганизмов на 2-3 порядка. Средняя численность мезофильных углеводородокисляющих микроорганизмов на площадках № 1 – 4 возросла с 2.8×10^5 до 1.95×10^8 КОЕ/г (см. рис. 1, а), а психрофильных – с 2.0×10^5 до 1.9×10^7 КОЕ/г (см. рис. 1, б). Стимулирование микроорганизмов стало еще более заметным через год после обработки, численность углеводородокисляющих микроорганизмов увеличилась на 3-4

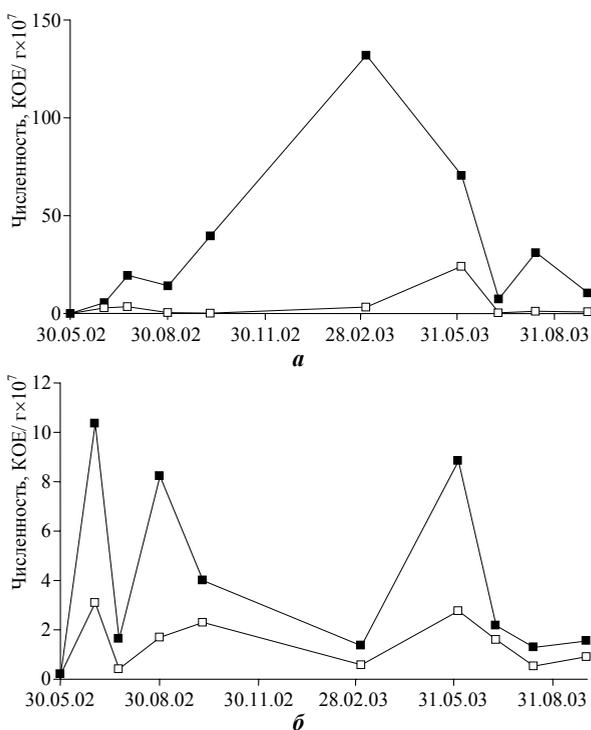


Рис. 1. Динамика численности мезофильных (а) и психрофильных (б) углеводородокисляющих микроорганизмов: ■ – среднее по площадкам № 1 – 4; □ – контрольная площадка № 5

порядка, а численность аммонификаторов достигла 4.92×10^9 КОЕ/г. При этом значительное увеличение численности всех групп микроорганизмов за исключением психрофильных, окисляющих углеводороды, отмечается в марте, когда почва еще замерзшая. Это связано с эффектом оттаивания замерзшей почвы. При оттаивании происходит десорбция большей части микроорганизмов с частичек замерзшей почвы (Демкина, 2004; Кряжевских и др., 2012). Однако у психрофильных микроорганизмов, окисляющих углеводороды, такой эффект не отмечался, что, вероятно, связано с более низкой скоростью их размножения.

Влияние исследуемых способов обработки почвы на численность микроорганизмов в загрязненной почве было неодинаково. Наибольшее положительное влияние отмечается при внесении структурообразователя, внесение мела угнетало развитие почвенной микрофлоры. Интродукция оказывала положительное влияние на одну физиологическую группу микроорганизмов почвы.

Положительное влияние структурообразователя на развитие почвенных микроорганизмов отмечено в течение всего эксперимента. Это следует из сравнения динамики их численностей на площадке № 2 и обработанных структурообразователем почвах площадках № 1, 3 и 4 (рис. 2).

В целом анализ показал, что психрофильные микроорганизмы более чувствительны к изменениям температуры в почве. Увеличение температуры сопровождалось увеличением численности психрофилов, однако при температуре почвы более 25°C численность психрофилов снижалась. Присутствие структурообразователя в почве позволило микроорганизмам достичь более высоких численностей (см. рис. 2, б). С наступлением холодного времени года снижение численности микроорганизмов на площадках с Униполимером-М было меньше, чем на площадке № 2. Такой эффект от обработки структурообразователя вызван тем, что полимер, имеющий низкий коэффициент теплопроводности (0.023 – 0.03 ккал/м·час·градус) (Мелкозеров и др., 2010), изменяет теплофизические свойства почвы.

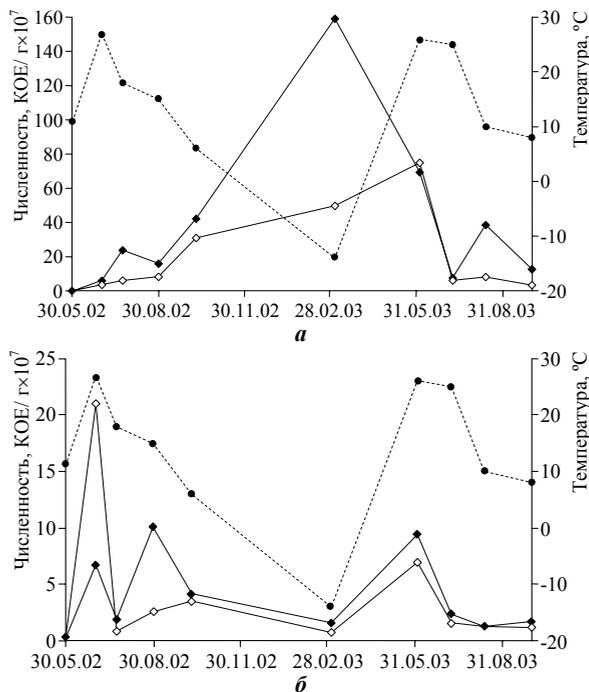


Рис. 2. Влияние структурообразователя на численность мезофильных (а) и психрофильных (б) углеводородоокисляющих микроорганизмов: ◆ – среднее по площадкам № 1, 3, 4; ◇ – площадка № 2; ● – температура почвы на глубине 5 см

В частности, резкие перепады температуры воздуха сглаживаются при уменьшении коэффициента теплопроводности почвы. В лабораторном эксперименте по определению динамики температуры почвы с полимером и без него при изменении внешней температуры воздуха на 4°C скорость ее изменения составляла 1.0 и 2.2°C в час соответственно.

Внесение мела в почву – хорошо известный агротехнический прием. Авторы ряда работ отмечают положительное влияние этой обработки на развитие автохтонной микрофлоры нефтезагрязненной почвы, особенно в северных регионах, где почвы характеризуются низкими значениями рН (Зубайдуллин, 2003). На исследуемой почве подобный эффект обнаружен не был. В целом кислотность

наблюдалось повышение. На кислотность почвы повлияло также внесение мела. Так, через месяц рН почвы на участке без внесения мела (№ 3) была несколько ниже (6,0), чем в почве с мелом (6,5 – среднее по площадкам № 1, 2 и 4). В конце сезона (через 3-4 месяца от начала эксперимента) кислотность на участке без мела составляла 7,4, в то время как в почве с мелом – 7,7. Именно в данный период времени отмечается более низкая численность исследуемых групп микроорганизмов на участках с мелом. Этот вывод можно сделать с доверительной вероятностью 0,95 или 0,9 для мезофилов и психрофилов соответственно. Динамика численности углеводородоокисляющих мезофилов на площадке № 3 (без мела) и на обработанных мелом площадках № 1, 2 и 4 показана на рис. 3. Возможно, при внесении мела в почвенном растворе появлялся свободный кальций, который связывал необходимый микроорганизмам фосфат-ион (Robertson, Alexander, 1992).

Оценка эффективности микробных ассоциаций 1 и 2 показала, что использование ассоциации 2 увеличило численность только одной группы – психрофильных аммонификаторов (критерий Вилкоксона составляет 0,98). Достоверные отличия в численности остальных групп исследуемых микроорганизмов между площадками с внесением ассоциаций 1 и 2 обнаружены не были. Статистически незначительный эффект от внесения ассоциации 1, в сравнении с ассоциацией 2, не означает бездейственность соответствующих микроорганизмов. Для выявления различий между ними требуется эксперимент большего объема. В общем это говорит об относительно небольшом влиянии обеих ассоциаций.

В связи с этим заметим, что одним из наиболее часто применяемых способов стимулирования микрофлоры нефтезагрязненных почв является внесение микробных препаратов. Однако в обзорной работе R. Margesin и F. Schinner (1999) отмечается, что это приводит к незначительному уменьшению углеводородного загрязнения (5 – 7%) в бедных азотом и фосфором почвах, а в богатых – положительный эффект вовсе не наблюдается. Для получения регулярного и более положительного эффекта, видимо, необходим детальный анализ условий развития микрофлоры в почве, на которой планируются проведение биоремедиационных работ и соответствующий подбор интродуцируемых микроорганизмов.

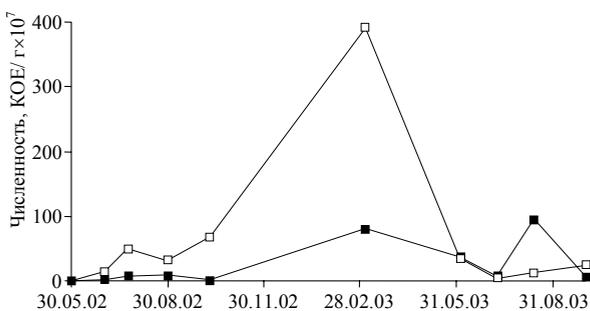


Рис. 3. Влияние мела на численность мезофильных углеводородоокисляющих микроорганизмов: □ – среднее по площадкам № 1, 2, 4; ■ – площадка № 3

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, сравнительный анализ показал, что стимулирование роста мезофильных и психрофильных микроорганизмов в загрязненной нефтью почве можно обеспечить простыми агрохимическими методами. На исследуемой почве

наибольший положительный эффект получен при внесении структурообразователя почв. Использованный в экспериментах карбамидо-формальдегидный полимер служит источником азотного питания только в локальной области контакта частиц полимера и микроорганизмов, т.е. не на всей обрабатываемой площади. Вероятно, медленно действующая подпитка создает ощутимый эффект в локальной области. В результате образуется очаг активного роста микроорганизмов, которые могут мигрировать и распространяться по всей площади. Интродукция микроорганизмов увеличила численность только аммонифицирующих психрофилов, значимое влияние на другие группы не отмечено. Внесение мела оказывало отрицательное влияние. В почве зоны умеренного (резко-континентального) климата численность психрофильных микроорганизмов была одного порядка с мезофильными, что должно учитываться при разработке мероприятий по ликвидации нефтяных загрязнений.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Агрохимия / под ред. Б. А. Ягодина. М. : Агропромиздат, 1989. 655 с.
- Ветрова А. А., Иванова А. А., Филонов А. Е., Забелин В. А., Гафаров А. Б., Соколов С. Л., Нечаева И. А., Пунтус И. Ф., Боронин А. М. Биодеструкция нефти отдельными штаммами и принципы составления микробных консорциумов для очистки окружающей среды от углеводородов нефти // Изв. Тульского гос. ун-та. Естественные науки. 2013. Вып. 2, ч. 1. С. 241 – 257.
- Гуревич Ю. Л., Ладыгина В. П., Теремова М. И. Деградация техногенных потоков вещества сообществом микроорганизмов и простейших // Изв. РАН. Сер. биол. 1995. № 2. С. 226 – 230.
- Демкина Е. В. Выживание неспорообразующих бактерий в вечномерзлых хосадных породах : автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2004. 24 с.
- Зубайдуллин А. А. Рекультивация нефтезагрязненных земель в Среднем Приобье : недостатки и основные причины низкой эффективности // Биологические ресурсы и природопользование. Сургут : Изд-во «Дефис», 2003. С. 129 – 139.
- Климентова Е. Г., Зудова Т. А., Меццеракова А. А. Рекультивация почв, загрязненных нефтепродуктами // Экология промышленного производства. 2007. № 3. С. 38 – 40.
- Кряжевских Н. А., Демкина Е. В., Манучарова Н. А., Соина В. С., Гальченко В. Ф., Эль-Регистан Г. И. Реактивация покоящихся и некультивируемых форм бактерий из древних почв и мерзлых подпочвенных отложений // Микробиология. 2012. Т. 81, № 4. С. 474 – 485.
- Мелкозеров В. М., Васильев С. И., Вельп А. Я., Горбунова Л. Н., Гуревич Ю. Л., Ладыгина В. П., Трусей И. В. Очистка нефтезагрязненных земель и водоемов Сибири с применением адсорбентов // Нефтепромысловое дело. 2010. № 11. С. 58 – 62.
- Методика выполнения измерений массовой доли нефтепродуктов в почвах и донных отложениях методом ИК-спектроскопии. ПНДФ 16.1:2.2.22-98 / Гос. комитет РФ по охране окружающей среды. М., 1998. 12 с.
- Методы общей бактериологии / под ред. Ф. Герхардта. М. : Мир, 1983. 536 с.
- Шараф М. А., Иллман Д. Л., Ковальски Б. Р. Хемометрика. Л. : Химия. Ленингр. отделение, 1989. 269 с.
- Atlas R. M. Bioremediation of petroleum pollutants // Intern. Biodeterioration and Biodegradation. 1995. Vol. 30, iss. 1 – 3. P. 317 – 327.
- Margesin R., Schinner F. Biological decontamination of oil spills in cold environments // J. of Chemical Technology and Biotechnology. 1999. Vol. 74, iss. 5. P. 381 – 389.

ВЛИЯНИЕ АГРОХИМИЧЕСКОЙ ОБРАБОТКИ НЕФТЕЗАГРЯЗНЕННОЙ ПОЧВЫ

Margesin R., Schinner F., Marx J.-C., Gerday C. Psychrophiles : from Biodiversity to Biotechnology / eds. R. Margesin, F. Schinner, J.-C. Marx, C. Gerday. Berlin : Springer, 2008. 462 p.

Robertson B. K., Alexander M. Influence of calcium, iron, and pH on phosphate availability for microbial mineralization of organic chemicals // *Applied and Environmental Microbiology*. 1992. Vol. 58, № 1. P. 38 – 41.

Thouand G., Bauda P., Oudot J., Kirsch G., Sutton C., Vidalie J. Laboratory evaluation of crude oil biodegradation with commercial or natural microbial inocula // *Canadian J. of Microbiology*. 1999. Vol. 45, № 2. P. 106 – 115.

Venosa A. D., Haines J R., Nisamanepong W., Goving R., Pradhan S., Siddique B. Efficacy of commercial products in enhancing oil biodegradation in closed laboratory reactors // *J. of Industrial Microbiology*. 1992. Vol. 10, iss. 1. P. 13 – 23.

**ВОССТАНОВЛЕНИЕ ИСЧЕЗНУВШЕЙ КОЛОНИИ
ОЗЁРНЫХ ЧАЕК (*LARUS RIDIBUNDUS*) (CHARADRIIFORMES, AVES):
РОЛЬ РАЗДРАЖИТЕЛЕЙ В ФОРМИРОВАНИИ НОВЫХ КОЛОНИЙ ПТИЦ**

С. П. Харитонов¹, Ю. И. Красильников², Б. М. Звонов¹, С. С. Золотарев¹

¹ *Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН
Россия, 119071, Москва, Ленинский просп., 33
E-mail: serpkh@gmail.com*

*Инициативная группа по восстановлению колонии озёрных чаек озера Киево
Россия, 141731, Московская обл., Лобня, Мирная, 30-95*

Поступила в редакцию 19.01.16 г.

Восстановление исчезнувшей колонии озёрных чаек (*Larus ridibundus*) (Charadriiformes, Aves): роль раздражителей в формировании новых колоний птиц. – Харитонов С. П., Красильников Ю. И., Звонов Б. М., Золотарев С. С. – Работа проводилась на оз. Киево, расположенном в черте г. Лобня Московской области. Ранее на озере существовала крупная колония озёрных чаек, которая к 1996 г. прекратила свое существование. За 2009 – 2015 гг. искусственными мерами удалось вновь сформировать колонию озёрных чаек на этом озере. Система мер включала: 1) закрепление плавающих островов на постоянных местах (2009 – 2010 гг.); 2) выставление на сплавины весной макетов озерных чаек (2011 – 2015 гг.); 3) выставление на сплавины акустической установки, проигрывающей голоса чаек (2011 – 2014 гг.); 4) предъявление «суперчаек» – профилей озерных чаек удвоенных линейных размеров (2013 – 2015 гг.). Первые 2 пары озерных чаек загнездились на озере в 2013 г. В 2014 г. колония насчитывала примерно 100 гнезд, в 2015 г., по учетам с беспилотника – примерно 600 гнезд, в 2016 г. – 950 – 1000 гнезд. Основным раздражителем, который инициировал гнездование озёрных чаек в данном месте, оказались суперраздражители в виде профилей суперчаек. Проведенный эксперимент по восстановлению колонии выявил важную закономерность с точки зрения колониальности у птиц: для озёрных чаек наличие привычного и стабильного места гнездования значительно важнее наличия близких и обильных мест кормежки.

Ключевые слова: озёрные чайки, оз. Киево, колония, раздражители.

Restoration of a black-headed gull (*Larus ridibundus*) (Charadriiformes, Aves) colony: the role of releasers in the formation of a new bird colony. – Kharitonov S. P., Krasilnikov Yu. I., Zvonov B. M., and Zolotarev S. S. – Our study was conducted on the Kiyovo Lake situated within the limits of the town Lobnya (Moscow region). Formerly, the lake had held a large colony of the Black-headed Gull. Since 1996, these gulls ceased to breed at this lake. During 2009 – 2015, we managed to restore the colony by the usage of artificial measures. Our system of measures included: 1) fastening of floating islands at permanent sites (2009 – 2010); 2) exposition of black-headed gull decoys on mat islands in the spring (2011 – 2015); 3) gull voice playback at these islands in the spring (2011 – 2014); and 4) exposition of «super-gulls», i.e. profiles of Black-headed Gulls of doubled linear sizes (2013 – 2015). The first two gull pairs started to nest on the lake in 2013. In 2014 the Black-headed Gull colony contained ca 100 nests. In 2015 and 2016, according to a drone survey, the colony had ca 600 and 950 – 1000 breeding pairs, respectively. Our super-releasers, i.e. the super-gull profiles, have turned out to be the major releaser to initiate gulls to breed on this lake. Our experiment on colony restoration has revealed an important regularity from the viewpoint of bird coloniality, namely: the presence of a well-known and stable breeding place is more important for Black-headed Gulls than the existence of closely situated and rich foraging sites.

Key words: Black-headed Gulls, Kiyovo Lake, colony, releaser.

DOI: 10.18500/1684-7318-2016-4-476-492

ВВЕДЕНИЕ

Озеро Киево площадью 25.4 га имеет береговые и островные сплавины. Основу материала сплавин составляют корневища рогоза (*Typha latifolia*). До начала 1960-х гг. озеро зарастало, островные сплавины стояли на одном месте, в 1956 г. общая площадь сплавин составляла более 21 га (Строков, 1960). В какой-то момент произошел отрыв центральных сплавин от дна озёра, на озере образовалось сначала два плавающих острова, в 1984 г. от береговых сплавин отделился третий плавающий остров. Плавающие острова перемещались по озеру под действием ветра, края сплавин при этом оббивались, площадь сплавин на озере уменьшалась: в 1975 г. она составляла около 18 га (Зубакин, Харитонов, 1981), в настоящее время – 14 га (вычислено по спутниковому снимку программы Google Earth). С начала XX в. (Исаков и др., 1947) по середине 1990-х гг. на озере существовала крупная колония озёрных чаек. Численность колонии нарастала до 1982 г., когда она составила 16500 гнездящихся пар, затем число гнезд на колонии пошло на спад (Харитонов, 1993). Причиной сокращения численности примерно на 3000 пар от 1982 г. к 1983 г. послужила, скорее всего, ликвидация Лобненской свалки бытового мусора, расположенной в 4 км на запад от озера – одного из двух крупных мест кормежки этой колонии. Второе, еще более кормное для чаек место, – Долгопрудненская свалка, расположенная в 12 км на юг-юго-запад от озера, продолжала существовать до летнего сезона 2012 г. Однако в 1983 г. на оз. Киево начались процессы, резко ускорившие падение численности колонии. Обивание краев плавающих островов постепенно уменьшило их размер, что стало способствовать поворотам островов под действием ветра вокруг своей оси на все больший и больший угол. В 1983 г. самый большой плавающий остров впервые повернулся на угол более 90°. При таком повороте многие птицы уже не могли найти свое гнездо, отчего произошла массовая гибель гнезд озёрных чаек. Точно такое же явление наблюдалось при гнездовании речных крачек на искусственно созданном плотике в дельте Волги. Поворот плотика с гнездами крачек на 90° приводил к покиданию его птицами, хотя в гнездах уже были яйца (Звонов, 1985).

Поскольку большой плавающий остров был наиболее предпочтительным местом для озёрных чаек, куда стремилось переселиться максимальное число птиц с других сплавин (Харитонов, 1993), на озере с 1983 г. заработал своеобразный обратный «насос», быстро увозящий чаек с данного озера. Чайки, чьи гнезда были разорены на центральной сплаvine (Центральный остров), в последующие годы не переселялись на другие сплавины, хотя там успех размножения чаек был больше, чем на этом острове. Здесь сыграл роль социальный фактор: другие сплавины меньше предпочитались чайками, несмотря на то, что эти места были более надежными в смысле успеха размножения (Харитонов, 1993). После массового разорения на Центральном острове чайки покидали озеро. В результате на большом Центральном острове каждый год образовывалось много свободного места, куда переселялись чайки с других сплавин. После резких поворотов этого плавающего острова, которые стали случаться каждый год, колонию покидали тысячи чаек. В 1987 г. численность колонии на оз. Киево составляла уже 4800 пар. До 1995 г. включительно оставалось еще несколько сот пар на озере уже на одной из берего-

вых сплавин (наши данные; Зубакин, 1998). В 1995 г. здесь еще гнездились 400 пар озёрных чаек. Окончательно колонию, видимо, разрушило резко усилившееся в 1990-е гг. зарастание сплавин ивняком. Начиная с 1996 г. озёрные чайки на озере не гнездились. В 2009 г. нами была поставлена задача восстановления колонии, т. е. осуществить систему мер по привлечению озёрных чаек на оз. Киево и поиск способа мотивировать их гнездиться на этом озере.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Сначала был восстановлен биотоп гнездования озёрных чаек. Зимой 2009 – 2010 гг. один из авторов, Ю. А. Красильников, при поддержке администрации г. Лобня, произвел закрепление трех плавающих островов на постоянных местах очень удачным способом – при помощи более чем 20 пирамид (ферм) из металлических балок, упирающихся в дно озера и пропущенных сквозь сплавины. В эту же зиму Ю. А. Красильников организовал массовую вырубку кустов ивняка, к этому времени покрывшему почти все сплавины, а также берез, которые образовали на одной из сплавин небольшую рощу из деревьев до 7 м высотой.

Эксперименты по привлечению чаек проводились в апреле – мае 2011 – 2015 гг. (рис. 1). Макеты озёрных чаек в натуральную величину были изготовлены из гипса и раскрашены под натуральных птиц. 14 апреля 2011 г. на Центральный укрепленный остров было выставлено 30 макетов, имитирующих гнездящихся птиц. Недалеко от макетов была помещена акустическая установка (Звонов, 2009),



Рис. 1. Расположение макетов озёрных чаек в натуральную величину (на переднем и среднем планах) и профилей суперчаек (3 крупных фигуры озёрных чаек на заднем плане) на Центральном острове весной 2013 г.

50 макетов. Акустическая установка была организована по-другому: на сплаvine располагался только динамик, а сама установка и элементы питания к ней размещались в одном из домов на берегу. От установки до динамика по льду и спла-

вине с небольшими интервалами демонстрировала различные акустические сигналы озёрных чаек, записанные на оз. Киево в те времена, когда здесь была колония. Акустическая установка имела фотоэлемент и работала только в светлое время суток. Автомобильный аккумулятор, питающий установку, помещался тут же на сплаvine. 17 апреля в район эксперимента было добавлено еще 20 макетов.

В 2012 г. 17 апреля в том же месте установили

ВОССТАНОВЛЕНИЕ ИСЧЕЗНУВШЕЙ КОЛОНИИ ОЗЁРНЫХ ЧАЕК

нам тянулся провод длиной около 300 м. Установка в этом году работала также только в светлое время суток.

В 2013 г. количество раздражителей было увеличено. Акустическая установка уже содержала 2 динамика, один из них установили на том же месте, что и в прошлые года – на Центральном острове, второй – на Южном закреплённом острове. Установка в 2013 г. работала круглые сутки, без перерывов на темное время. Прогриваемый акустический репертуар озёрных чаек был дополнен записанными в природе голосами австралийской красноклювой чайки (*Larus novaehollandiae*). Эта птица по окраске разительно отличается от озёрной, но имеет весьма сходный репертуар демонстраций и неотличимые на слух от озёрных чаек акустические сигналы. На Центральном острове поставили 50 макетов чаек по более обширному району, чем в 2011 и 2012 гг., 20 макетов поместили на Южный остров. Кроме того, было изготовлено 9 «суперчаек»: плоские профили озёрных чаек, которые по линейным размерам в 2 раза превосходили реальных птиц. Идея применения суперчаек исходит от результатов работ Н. Тинбергена (1974), где показано, что объект, являющийся раздражителем и на который наличествует положительная реакция, при искусственном увеличении размеров становится для птиц более привлекательным, чем естественный объект. В работе Тинбергена речь идет о том, что серебристые чайки (*Larus argentatus*) явно предпочитают насиживать искусственное яйцо увеличенных размеров, нежели свое яйцо нормальных размеров. Поэтому ожидалось, что профили чаек увеличенного размера могут оказать на птиц более сильное привлекающее воздействие, чем макеты сходного с чайками размера. (В результате, так оно и оказалось.)

Макеты озёрных чаек и суперчайки были раскрашены под естественный цвет оперения, 4 «суперчайки» были помещены на Центральный остров, 5 – на Южный, причем эти увеличенные профили ставили в отдалении от гипсовых макетов озёрных чаек (см. рис. 1). Кроме того, на Центральном острове разместили 10 искусственных гнезд озёрных чаек, куда были помещены пластиковые и керамические яйца (последние были изготовлены на Лобненском керамическом заводе), по размеру и цвету соответствующие яйцам озёрных чаек.

В 2014 г. на Центральном острове было выставлено более 60 макетов и 4 профиля суперчаек. На Южном острове выставили 7 макетов чаек и 5 профилей суперчаек. Схема расстановки макетов была подобна схеме 2013 г.: большинство макетов располагались ближе к восточному краю Центрального острова. Однако на западной половине этого острова было выставлено несколько больше макетов, чем в 2013 г. Акустическая установка с двумя динамиками, как и в 2013 г., работала круглосуточно. Гнезда с искусственными яйцами были признаны слабо видимыми объектами, и более чайкам не предъявлялись.

В 2015 г. основной задачей стало образовать пусть и небольшую группу гнезд на Южном острове, поскольку на Центральном острове чайки в 2013 и 2014 гг. уже поселились. Для этого 8 апреля на северном краю Южного острова были выставлены 28 макетов озёрных чаек и в 20 – 50 м от этой группы макетов поставили 5 профилей суперчаек. На Центральном острове в 2015 г. макеты не выставались, акустическая установка ни на одном из островов не запускалась. В 2016 г. никаких макетов и акустической установки на озере уже не выставялось.

Кроме собственно эксперимента, для озёрных чаек на оз. Киево были созданы дополнительные условия, которые по логике вещей должны способствовать восстановлению колонии. Местные жители создали инициативную группу по восстановлению колонии, значительное число людей оказывают физическую и спонсорскую помощь. Между береговыми сплавинами и двумя закрепленными островами были дополнительно прорублены протоки шириной несколько метров, чтобы предотвратить проникновение на острова собак и кошек и затруднить переход туда людей. Ежегодно зимой производится массовый выкос выросшего за предыдущее лето ивового подроста и слишком густых зарослей рогоза. С момента весеннего прилета чаек до июля месяца производится ежедневная подкормка озёрных чаек в двух точках на берегу. В качестве подкормки используется хлеб, размороженная мойва и пищевые отходы из школьной столовой. С 2012 г. посреди открытой воды построены и поддерживаются три деревянные перекладки, на которых удобно сидеть чайкам. Все эти меры были направлены на создание комфортных условий для озёрных чаек на оз. Киево. Кроме того, с 2012 г. на озере выставлялось до 4 крохотных дерево-пенопластовых искусственных островков размером 0.6×0.6 м. Эти островки дали возможность гнездиться на озере другим видам птиц.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Предпосылки для работ по восстановлению колонии. Максимальный известный срок жизни озёрных чаек в природе – 30 лет и 7 месяцев (EURING Longevity list (http://www.euring.org/data_and_codes/longevity.htm) от 26 ноября 2010). Это также известно и из базы данных Научно-информационного центра кольцевания птиц ИПЭЭ РАН, которая в настоящее время содержит 9524 возврата колец озёрных чаек. В 7068 из этих возвратов имела место гибель птицы и была точно известна дата гибели. Данные возвратов колец показывают, что лишь единичные птицы доживают до такого возраста. Только 11 птиц (0.16%) из указанного числа возвратов прожили более 20 лет, 46 (0.65%) – больше 15. Средний возраст озёрных чаек составил 2.273 года, или 2 года и 3 с небольшим месяца. Это означает, что к началу наших работ практически не осталось чаек, которые когда-то гнездились на оз. Киево, т.е. колонию надо было создавать полностью заново. Хотя набор приемов для привлечения птиц какого-либо вида в целом известен, не известно ни одного случая в мире, когда бы удалось искусственно сформировать колонию именно озёрных чаек. Для привлечения колониальных птиц на место гнездования используется большое количество муляжей (макетов) птиц, как бы сидящих на гнездах, имитируются гнезда птиц, через динамики на такой «колонии» демонстрируются голоса привлекаемого вида. Ряд видов колониальных крачек и других морских птиц очень хорошо могут быть привлечены таким способом (Roby, Kress, 2010). Однако озёрные чайки не столь легко, как крачки, реагируют на привлекающие раздражители (наши наблюдения), поэтому эксперимент с использованием привлекающих раздражителей ожидался весьма трудоемким. Посылкой и необходимой базой для проведения эксперимента явились прежние опыты с выставлением макетов озёрных чаек в разные места вокруг озера (Харитонов, 1984). Эти эксперименты показали, что макеты озёрных чаек довольно сильно привлекают

ВОССТАНОВЛЕНИЕ ИСЧЕЗНУВШЕЙ КОЛОНИИ ОЗЁРНЫХ ЧАЕК

живых чаек, и при помощи макетов озёрных чаек можно инициировать приземлиться даже в такие места, где они в норме никогда не садятся, в частности на небольшие поляны в лесу, т. е. управлять поведением этих птиц (Харитонов, 1984). На одиночный макет реакции пролетающих озёрных чаек не было отмечено. Было показано, что именно группы особей своего вида – это раздражители, на которых чайки ориентируются при освоении местности. Макеты, имитирующие группу особей своего вида, могут заметно поменять порядок освоения места уже существующей колонии при первом появлении там чаек весной. Одновременно с этим выяснилось, что макеты действуют лишь как первичный ориентир. После посадки к макетам чайкам необходимо другое «подкрепление», сильнее привлекающее их к данному месту (Харитонов, 1984).

Основой для искусственного восстановления колонии мог служить тот факт, что на озере в весенне-летний период постоянно присутствуют обычно около двух десятков озёрных чаек. Кроме того, озёрные чайки из других мест временами пролетают над озером. Весной, пока еще не растаял лед, на озере может скапливаться до нескольких десятков чаек, которые отдыхают на льду или формируют небольшие по размеру временные весенние клубы – системы охраняемых территорий, где происходит формирования пар. Несмотря на формирование таких клубов, к постройке гнезд чайки не приступали.

Для видов, которые в норме формируют колонии, существующие много лет, освоение нового места происходит очень медленно. Как правило, на месте будущей колонии сначала появляются единичные бродячие особи. С годами число таких особей постепенно растет, время их пребывания на месте будущей колонии увеличивается, и в какой-то момент происходит постройка первых гнезд и откладка яиц (обзор в Kharitonov, Siegel-Causey, 1988).

Ход формирования новой колонии. В 2011 г. отмечено приближение и посадка озёрных чаек к макетам и акустической установке. В некоторые моменты на льду озера возле района эксперимента собиралось до 150 чаек. Как впоследствии оказалось, акустическая установка проработала в этом сезоне всего несколько дней, поскольку контакты от аккумулятора были вытащены воронами. Чайки в 2011 г. не проявили никакой гнездовой активности.

В 2012 г. на льду озера отмечено до 150 чаек, реакция на макеты и демонстрацию голоса была сильнее, чем в 2011 г.: птицы садились внутрь острова только в том районе, где были макеты и акустическая установка. Наблюдался поднос гнездового материала, на восточном краю Центрального острова найдено 2 заготовки гнезд озёрных чаек. Это был максимум гнездовой активности, отмеченной в 2012 г. Этот результат, однако, нельзя считать прогрессом, поскольку постройка заготовок гнезд с последующим их покиданием для озёрных чаек характерна (Харитонов, 1981).

В 2013 г. на льду озера собирались стаи из более чем 200 чаек, шум голосов этих птиц уже стал напоминать таковой во времена существования колонии. Наконец, 7 мая 2013 г. на оз. Киево удалось увидеть 2 гнезда озёрных чаек (рис. 2). Гнезда были очень поздние по срокам: 7 мая в одном было 1 яйцо, в другом – 2. Значит, откладка первого яйца тут началась только 6 мая. В дальнейшем в обоих

гнездах стало по полной кладке – 3 яйца. Гнезда располагались на самом краю Центрального острова, в 2.5 м друг от друга. Интересно, что, хотя большинство макетов с акустической установкой было помещено на восточную часть Центрального острова, первые гнезда появились в северо-западной его части. Тут ближайšie 2 макета озёрных чаек находились на расстоянии примерно 10 м от образовавшихся гнезд, однако, что оказалось наиболее важным, – примерно в 30 м здесь находился ближайший профиль суперчайки. В нескольких десятках метров от гнезд, также на самом краю сплавины (получается, что вглубь сплавины чайки на этой первой стадии заселяться избегали), находились постоянные территории 2 пар озёрных чаек. Гнезд в последних двух местах не появилось, но территории существовали много дней. Птенцы в гнездах озёрных чаек успешно вылупились, одна пара с одним птенцом впоследствии обосновалась на одном из искусственных островков, которые были в 2013 г. помещены на озеро, птенец отмечался многократно, видимо, успешно поднялся на крыло. Судьбу второго выводка до конца проследить не удалось.

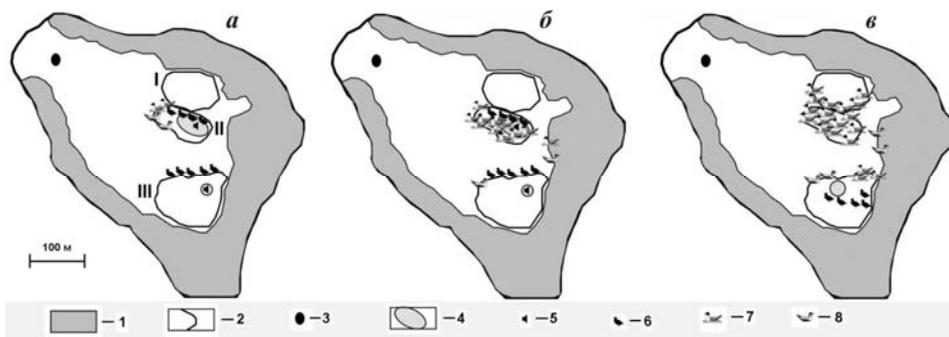


Рис. 2. Размещение экспериментальных объектов на оз. Киево (карто-схема): *а* – 2013 г., *б* – 2014 г., *в* – 2015 г.; I – Северный остров, II – Центральный остров, III – Южный остров; 1 – береговые сплавины, 2 – закрепленные острова из сплавин, 3 – земляной остров, 4 – области, где выставлялись макеты чаек в натуральную величину, 5 – динамик акустической установки, 6 – профили суперчайек, 7 – гнезда озёрных чаек, 8 –долговременные охраняемые территории озёрных чаек

2014 г. характеризовался очень ранней и первоначально теплой весной. Первые озёрные чайки, пролетающие над оз. Киево, отмечены 22 марта. Посадка на озеро первых чаек зафиксирована 24 марта. Этот день был последним, когда еще можно было ходить по льду, в последующие 3 дня дневная температура поднялась до 18°C, лед на более чем половине озера растаял. Расставить макеты, «суперчайек» и запустить акустическую установку удалось лишь 28 марта на уже оттаявшие сплавины. Интересной особенностью 2014 г. был тот факт, что еще до постановки макетов и акустической установки первые флиртующие парочки чаек на Центральном острове появились на западном краю, именно в тех местах, где в 2013 г. были гнезда и долговременные территории без гнезд. 1 апреля погода резко стала

ВОССТАНОВЛЕНИЕ ИСЧЕЗНУВШЕЙ КОЛОНИИ ОЗЁРНЫХ ЧАЕК

вновь зимней, выпал толстый слой снега, похолодание длилось неделю. На этот период флиртующие пары озёрных чаек по краю Центрального острова исчезли, затем появились вновь в тех же местах, что и до похолодания. Заметные клубы образовались на востоке Центрального острова и даже на северо-западной оконечности Южного острова. До 24 апреля ситуация развивалась очень медленно, с берега было видно, что количество гнездящихся на тот момент пар было не более 10. Однако после 24 апреля началось массовое заселение Центрального острова. Это заселение происходило, по крайней мере, до 12 мая, т. е. гораздо позже, чем формирование других остренных колоний (колония на станции Марк в 10 км на юг от оз. Киево и прудах Долгих в 8 км на юго-восток от озера), которые закончили свое формирование в основном к середине апреля. В результате на оз. Киево в 2014 г. загнездились примерно 100 пар озёрных чаек. При этом массовые вселенцы загнездились преимущественно на востоке острова, возле или среди макетов озёрных чаек (но в некотором отдалении от макетов «суперчаек»). Почти все гнезда располагались на Центральном закреплённом острове, одно гнездо – на Восточной береговой сплаvine в той ее части, где она ближе всего подходит к Центральному острову.

Особенностью поведения чаек в сезоне 2014 г. отмечена их необычно высокая пугливость. 7 мая мы сделали попытку снять макеты, для чего высадились с лодки на Центральный остров. Вопреки ожиданиям, чайки не пикировали на нас, не обливали пометом, как они делают в норме (Строков, 1960), а, описав над нами круг, стали улетать из колонии и массой садиться на воду в отдалении от Центрального острова. Опасаясь бросания гнезд, мы спешно покинули сплаvinу.

В 2015 г. весенний прилет и освоение озера озёрными чайками уже были в точности такими, как и в 1970-е и 1980-е гг., когда на озере существовала полноценная колония (Харитонов и др., 1991). Первые чайки, группа из 15 особей, появилась над озером 24 марта, однако на озеро птицы не сели. В последующие дни численность прилетающих и кружащихся над озером групп нарастала. 30 марта уже около 100 чаек кружило над Центральным островом, где располагалась колония в 2014 г., но ни на лед озера, ни на сплаvinы птицы еще не садились. На лед озера чайки впервые сели 1 апреля, 2 апреля – впервые плотной стаей сели на Центральный остров, примерно в том количестве, какова была численность колонии здесь в 2014 г. (100 пар). 8 апреля 2015 г. и далее отмечено, что чайки на оз. Киево стали значительно менее пугливые, чем 2014: по льду подпускали человека на несколько десятков метров к месту колонии, не взлетая. Объяснить это можно тем, что в 2014 г. основная масса чаек здесь гнездилась впервые, а в 2015 г. первые чайки это место уже считали «своим», поскольку гнездились здесь в 2014 г.

Работала та же схема заселения, что и в 2014 г.: первые прилетевшие чайки примерно в том же количестве, сколько их было в прошлом году, рано по сезону заняли те места, где были гнездящиеся птицы в прошлом году. Далее происходило нарастание численности чаек, и оно на оз. Киево происходит позже, когда большинство чаек с близлежащих колоний ст. Марк и прудов Долгих уже заселили свои колонии. Дату появления первого гнезда мы не фиксировали, поскольку решили первые годы восстановления колонии как можно меньше беспокоить чаек.

В 2015 г. на Центральном и Северном островах уже не использовалось никаких привлекающих раздражителей, колония продолжала увеличиваться за счет привлекающего действия самих гнездящихся чаек. На островах оз. Киево в этот год было учтено примерно 600 пар гнездящихся чаек. Учет проведен 20 мая при помощи беспилотного квадрокоптера с видеокамерой GoPro-3. Колония заняла почти весь Центральный остров, около 150 пар загнездились на юго-западной и юго-восточной оконечностях Северного острова, который с севера вплотную примыкает к Центральному. 7 пар загнездились на северо-восточной оконечности Южного острова. Колония формировалась уже значительно раньше по сезону, чем в 2014 г.: основная масса чаек заселилась в середине апреля, лишь немногим позже, чем в постоянных колониях у ст. Марк и прудах Долгих. Значит, время гнездования чаек на оз. Киево в значительной мере совпало с фенологией размножения этого вида, характерной для данного района Подмосквья (Харитонов и др., 1991). Поскольку в 2015 г. гнезда озёрных чаек появились уже на всех трех плавающих островах, и численность гнездящихся чаек стала значительной, на данный момент можно считать колонию оз. Киево принципиально восстановленной. В 2015 г. гнездами заняты только небольшие части Северного и Южного островов, поэтому можно было полагать, что в ближайшие годы численность колонии вырастет и все три острова оз. Киево постепенно заполнятся гнездящимися чайками. Действительно, так оно и происходит. В 2016 г. мы никаких привлекающих мероприятий, кроме подкормки чаек, не проводили. Тем не менее, колония выросла до 950 – 1000 гнездящихся пар. Чайки продолжили «заполнение» Северного и Южного островов.

Другие виды оз. Киево во время эксперимента по восстановлению колонии. За время нашей работы на оз. Киево начали гнездиться виды птиц, часть из которых гнездились здесь несколько десятков лет назад, а частью ранее не гнездились вообще. В 2011, 2014 и 2015 гг. на земляном островке было гнездо сизых чаек (*Larus canus*), в 2011 г. птенцы успешно вывелись, в 2014 и 2015 гг. птенцы не дожили до подъема на крыло. В 2012 и 2013 гг. на искусственном островке успешно вывела птенцов пара чомг (*Podiceps cristatus*), в 2014 г. и 2015 гг. гнездо чомги было скрыто на сплавинах. Во все годы гнездование чомг было успешным: выросшие птенцы благополучно покинули озеро. В 2013 г. на втором искусственном островке успешно вырастила двух птенцов пара речных крачек (*Sterna hirundo*). В 2014 г. гнездились 2 пары крачек, в 2015 г. – 5 пар. Однако не все пары речных крачек оказывались успешными. Кроме того, здесь многочисленны утки на пролете и гнездовании. Гнездятся кряквы (*Anas platyrhynchos*), отмечено до двух десятков выводков в сезон, на осеннем пролете здесь скапливается более сотни этих уток. В 2015 г. впервые загнездилась пара лысух (*Fulica atra*), а в 2016 г. на краю земляного острова впервые для озера отмечено гнездо красноголового нырка (*Aythya ferina*). Посещают озеро свиязи (*Anas penelope*) – учтено до 40 этих уток одновременно, широконоски (*A. chrypeata*), хохлатые чернети (*Aythya fuligula*) и огари (*Tadorna ferruginea*). На озере гнездятся камышницы (*Gallinula chloropus*), посещают серые цапли (*Ardea cinerea*). Из других позвоночных на озере обитает ондатра (*Ondatra zibethica*) и недавно вселившаяся европейская болотная черепаха (*Emys orbicularis*).

ОБСУЖДЕНИЕ

Вводные замечания. Перед тем, как перейти к объяснению прошедших на озере процессов, необходимо сделать одно важное замечание. Вся работа по восстановлению колонии в научном плане представляла собой полевой эксперимент. В полевых экспериментах, в отличие от лабораторных, проблема контроля во многих случаях является неразрешимой. Не было, да и не могло быть точно такого же озера и точно в том же месте, которое можно было бы оставить для контроля, и на котором не использовались бы раздражители. В самом деле, для полной чистоты эксперимента требовалось много контрольных озёр, поскольку по ходу работы мы применяли все новые раздражители, усложняли и меняли интенсивность их предъявления. Не было в наличии таких озёр, в которых можно было не использовать новые раздражители, не усложнять их и т.д. Поэтому для объяснения процессов возрождения колонии нам остается один путь – толкование фактов. Все толкование в этом случае базируется на косвенных доказательствах и умозрительной оценке вероятности того или иного события. Однако в наблюдательных науках, каковой является полевая зоология, нередко иного пути нет. Проверка правильности объяснений волей-неволей откладывается на будущее: может быть, где-нибудь, когда-нибудь удастся провести подобную работу и проверить правильность приводимых здесь толкований.

Приверженность озёрных чаек месту колонии. Необходимо определить и использовать следующий термин: *приверженность* того или иного вида или популяции к прежним гнездовым поселениям, будь это колония (понятие «колонии» разбиралось нами подробно ранее – Харитонов, 1993, 1998, 2011; Kharitonov, Siegel-Causey, 1988) или другой тип пространственно-этологической структуры популяции. Введение нового термина вызвано тем, что общепринятые термины «гнездовой консерватизм» и «гнездовая филопатрия» (Харитонов, 1993) ни в одном из вариантов своего применения не выражают сути явления, которое нам необходимо тут рассмотреть. Птица может обладать высоким гнездовым консерватизмом, т. е. возвращаться в одну и ту же колонию год от года, а может обладать и низким – часто менять свои места и каждый год гнездиться в разных колониях. При этом колонии сами по себе могут быть эфемерными, меняющими место год от года, а могут существовать длительное время, т. е. рассматриваться как постоянные (Харитонов, 1998). Вполне может иметь место ситуация, когда поселения птиц постоянные, а консерватизм по отношению к поселению слаб: птицы год от года гнездятся в разных, хотя и постоянных, поселениях. Такое характерно, например, для зарянки *Erithacus rubecula* (Зимин, 2009) или вьюрка *Fringilla montifringilla* (Lindstrom, 1987). Озёрные чайки могут в разные года гнездиться в разных колониях, при этом места колоний могут быть постоянными (Харитонов, 1993, 1998). *Приверженность* к колонии означает: насколько постоянны год от года места колоний какого-либо вида или популяции. Гнездовой консерватизм при этом оказывается явлением иного порядка: при высокой приверженности птиц к местам колоний гнездовой консерватизм у них может быть как сильным, там и слабым. Если приверженность месту колоний невелика, т.е. место колонии меняется в каждый сезон гнездования, то и гнездовой консерватизм в этом случае может быть только слабым.

В местности, где расположено оз. Киево, имеется несколько многолетних водоёмов с практически неизменными биотопами, пригодными для гнездования озёрных чаек. Это – водоём со сплавиными возле ст. Марк Савеловской ж.д. и пруды Долгие с зарослями тростника в черте г. Долгопрудного. В 1970-е и 1980-е гг. последние два водоёма тоже существовали, однако озёрные чайки их не использовали. Мало того, водоём у ст. Марк представляет собой место более удачное для озёрных чаек, чем оз. Киево. Здесь обильно представлены сплавины из рогоза, крупное место кормежки – Долгопрудненская свалка – расположено всего в 3 км от этого места (от оз. Киево – в 12 км). Кроме того, уровень беспокоейства человеком здесь значительно ниже: сплавины на ст. Марк человека не выдерживают, тогда как на оз. Киево по сплавиным можно ходить, чем временами пользуются жители г. Лобня, да и исследователи. Тем не менее, в 1970-е и начале 1980-х гг. чайки предпочитали летать за кормом далеко, но не переселялись на более удобное место у ст. Марк. То есть в этой местности чайки проявили высокую приверженность месту колонии. Заселять (скорее всего, переселяться с оз. Киево) водоём у ст. Марк чайки начали лишь в 1984 г., на следующий год после того, как на оз. Киево из-за поворотов плавающих островов началось разрушение гнездового биотопа. В последующие годы, вместе с уменьшением размера колонии на оз. Киево, численность колонии у ст. Марк быстро достигла примерно 5000 гнездящихся пар (Зубакин, 1998).

Во время работ по восстановлению колонии на оз. Киево сложилась обратная ситуация: чайки уже проявили высокую приверженность к колонии у ст. Марк, хотя на оз. Киево уже был воссоздан пригодный биотоп гнездования. Эта высокая приверженность проявилась в том, что даже закрытие Долгопрудненской свалки осенью 2012 г. не стимулировало чаек в 2013 г. на массовый уход с колонии возле ст. Марк, для которой Долгопрудненская свалка служила основным источником пищи. Наши надежды на то, что отсутствие такого места кормежки стимулирует хоть какую-то часть чаек переселиться на оз. Киево, не оправдались. Даже веснами 2014 и 2015 гг., когда чайки из колонии у ст. Марк уже второй и третий года соответственно, гнездились в отсутствие богатого места кормежки рядом с колонией, не замечено уменьшение размера колонии на ст. Марк.

Какие чайки стали заселять оз. Киево. Поскольку на оз. Киево постоянно держались примерно два десятка чаек, представляется, что, скорее всего, именно эти постоянно присутствовавшие на озере чайки и отреагировали на предъявленные раздражители. В 2013 – все чайки, а в 2014 г. – основная масса чаек начала гнездиться почти на 3 недели позже, чем чайки в колонии на ст. Марк. В 2015 г. первая сотня пар заселилась в те же сроки, которые характерны для озёрных чаек в данной местности (Харитонов и др., 1991), остальные подселялись несколько позже. Поскольку у многих видов колониальных птиц, в том числе и у озёрных чаек, молодые птицы гнездятся позже более старых (Kharitonov, Siegel-Causey, 1988), вполне можно предположить, что среди впервые заселяющих оз. Киево чаек велика доля молодых птиц. В 2014 и 2015 гг. новые подселяющиеся гнездились позже того количества чаек, которые заселили озеро в прошлые года. Поскольку число этих новых заселяющихся чаек уже составляло сотни, можно предположить, что

ВОССТАНОВЛЕНИЕ ИСЧЕЗНУВШЕЙ КОЛОНИИ ОЗЁРНЫХ ЧАЕК

кроме молодых на оз. Киево селились чайки, которых чем-то не устроили крупные колонии у ст. Марк и прудов Долгих.

Роль раздражителей. Несмотря на небольшое число данных, оказалось возможным вычленилть, какой из предъявленных раздражителей сыграл ключевую роль в привлечении чаек на оз. Киево. После того, как чайки проявили высокую приверженность к колонии у ст. Марк, стало понятно, что факторы, которые могли бы обусловить формирование колонии на оз. Киево, находятся в пределах только этого озера, и с факторами, ответственными за жизнеспособность других колоний, не связаны. Это позволило заключить, что роль раздражителей и всех мероприятий, проводимых нами на оз. Киево, первостепенна по сравнению с другими внешними факторами.

Рассмотрим возможную роль каждого их привлекающих раздражителей, которые мы использовали несколько сезонов. Макеты озёрных чаек в натуральную величину, как уже было сказано, привлекали птиц: птицы над ними кружились и к ним подсаживались. Однако в первые два года, несмотря на наличие большого числа макетов, чайки на озере не гнездились. В 2013 г. гнезда и долговременные территории появились вовсе не в том месте, где стояли эти макеты. В 2014 г. основная масса чаек на Центральном острове гнездились там, где было больше всего макетов, однако при этом их игнорировали во время постройки гнезд – большая часть макетов оказалась завалена гнездовым материалом. В 2015 г., когда 28 макетов стояли только на Южном острове, чайки гнездились в удалении от этих макетов, хотя весной перед началом постройки гнезд к макетам чайки подсаживались чаще, чем в то место острова, где потом появились гнезда. Роль акустической демонстрации не удается оценить вовсе. Поскольку динамик на северном острове стоял посреди макетов, результаты его возможного воздействия повторяют результаты возможного воздействия макетов. Т.е. в 2011 и 2012 гг. этот раздражитель не вызвал гнездования чаек, в 2013 г. на Центральном острове чайки гнездились в удалении от динамика; в районе гнездования, возможно, даже не всегда его слышали. На Южном острове, несмотря на наличие второго динамика, ни в 2013, ни в 2014 г. чайки не гнездились. На Центральном острове в 2014 г. основная масса гнездящихся чаек оказалась вокруг динамика, но, как и в случае с макетами (которые тоже располагались вокруг динамика), роль демонстрации голосов, скорее всего, была минимальной.

Осталось рассмотреть влияние профилей суперчаек. Следует отметить, что появление первых гнезд на озере в 2013 г. совпало с началом применения нами суперчаек как привлекающих раздражителей. Одна из птиц той пары, что гнездилась в 2013 г., часто сидела на стальной пирамиде, укрепляющей сплаvinу. При этом одна из выставленных суперчаек у нее постоянно была в поле зрения и находилась в 25 – 30 м от пирамиды (есть фото). В 2014 г. вся новообразованная колония находилась в районе хорошей видимости суперчаек. Сами чайки и в 2013 и в 2014 гг. (как увидим далее, и в 2015 тоже), хотя и гнездились недалеко от суперчаек, все же совсем рядом с суперчайками гнезда не строили, а строили на минимальном расстоянии 25 – 30 м. Мы полагаем, что суперчайки на дальнем расстоянии привлекали озёрных чаек, но из-за своего большого размера на близких рас-

стояниях вызывали боязнь. Скорее всего, именно по этой причине в 2014 г. на Южном острове не образовалось гнезд, хотя там стояло 5 профилей суперчаек. Дело в том, что в этом году мы их расставили по самому краю Южного острова, чтобы они были максимально видимы для чаек на Северном острове, которому в 2013 и 2014 гг. уделялось основное внимание. Как выяснилось в ходе эксперимента, первые чайки на любом из островов строят гнезда на краю, лишь потом заселяются вглубь островов. Получается, что при наличии суперчаек на краю озёрные чайки в 2014 г. боялись там гнездиться.

В 2015 г. суперчайки на Южном острове были уже поставлены в 25 и более м от края вглубь сплавины. Группировка из 7 гнезд озёрных чаек образовалась на краю Южного острова в 25 – 30 м к северу от хорошо видимой от этой группы суперчайки (рис. 3). Позади этой суперчайки оказались еще 2 суперчайки, которые тоже, хоть и хуже, но были птицам видны. При этом область, где были выставлены макеты, была расположена в более чем 50 м от этой группировки гнезд и со стороны группировки была практически не видна.

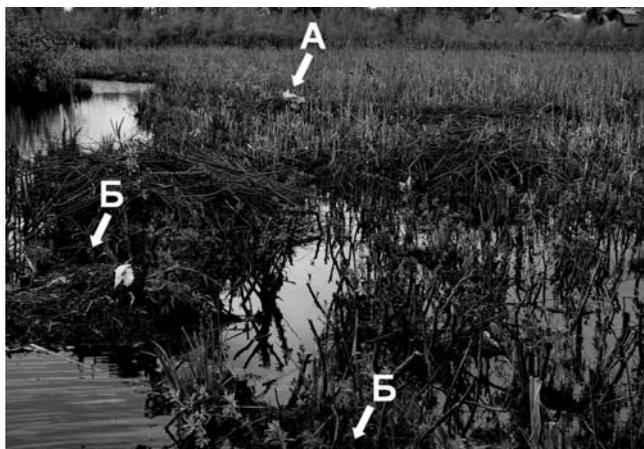


Рис. 3. Положение группы гнезд озёрных чаек на Южном острове относительно хорошо видимого профиля суперчайки:

А – профиль суперчайки, Б – положение гнезд озёрных чаек

денческую подоплеку всего процесса привлечения чаек на новое место гнездования, нам необходимо коснуться тех стратегий поведения, которые избирают животные в различных условиях. Район, где мы проводили работы – это район постоянных водоёмов (Киево, ст. Марк, пруды Долгие). В этом районе место колонии для чаек оказалось важнее других параметров среды (например, близкого источника пищи) в отличие от временных мест колоний в Виноградовской пойме Московской области, где озёрные чайки имеют значительно меньший гнездовой консерватизм (Харитонов, 1998) и меньшую приверженность месту колонии. В условиях Виноградовской поймы чайками при выборе места гнездования приходится сталкиваться с большим числом непостоянных условий, чем в окрестностях оз. Киево. Современный подход к поведению животных – так называемая когни-

Стало понятно, что хотя макеты в натуральную величину привлекают озёрных чаек, возможно, как-то привлекают и записанные голоса чаек из динамиков. Основным определяющим раздражителем, мотивирующим чаек на гнездование в колонии, оказались профили суперчаек. При этом выставленные не непосредственно на месте желаемого гнездования, а в 30 – 80 м от него и хорошо чайкам видимые.

Чтобы понять пове-

ВОССТАНОВЛЕНИЕ ИСЧЕЗНУВШЕЙ КОЛОНИИ ОЗЁРНЫХ ЧАЕК

тивная этология – констатирует, что у животных есть способность к размышлению, оценке ситуации и выбору наиболее верной стратегии поведения (Резникова, 2005). В условиях переменной среды животные руководствуются рационально-вероятностной стратегией поведения. Примеры такой стратегии: выбор места гнезда черными казарками в тундре в зависимости от численности леммингов и песцов (Харитонов и др., 2008, 2013). Эта же стратегия применяется, когда озёрные чайки в Виноградовской пойме пытаются «предугадать», насколько постоянным окажется островок, где они решили построить гнездо (Харитонов, 1998). Однако в местности с постоянными стабильными водоёмами и стабильными местобитаниями (водоём у ст. Марк, оз. Киево и пруды Долгие) наблюдается высокая приверженность чаек к месту колонии. Эта приверженность столь высока, что птицы мирятся с некоторыми серьезными неудобствами, например, необходимостью далеко летать за кормом и высоким уровнем беспокойства. Выбор места колонии в такой местности можно назвать «догматическим» или «традиционным»: чайки предпочитают известное место лучшим. Получается, если переменных среды много, птицы руководствуются рационально-вероятностной стратегией, если мало – догматически-традиционной. При рационально-вероятностной стратегии на сторонние раздражители реагируют легче. Например, чёрные казарки, вместо белой совы, могли строить гнезда вокруг наблюдательной точки самца тундрной куропатки (*Lagopus mutus*) или возле белого ящика от радиозонда (Харитонов и др., 2008). При традиционной стратегии на раздражители реагируют значительно труднее: макетов просто чаек и демонстрации голосов не хватило, чтобы инициировать чаек сформировать колонию на новом месте. Требуются более сильные раздражители, роль которых сыграли суперчайки. Именно они оказались раздражителем, способным мотивировать чаек начать гнездование в новом для них месте.

Получается, что в местах, где биотопы стабильны, озёрные чайки не меняют место колонии, даже если недалеко есть: 1) более защищенное от беспокойства место; 2) возле другого места гораздо более близкое место кормежки; 3) сочетание 1)+2). Заставить озёрных чаек сменить место колонии могут только события, ведущие к разрушению их колонии, и птицы начинают «считать», что там им негде больше гнездится. Озёрная чайка нелегко осваивает новое место, даже если оно по каким-то характеристикам лучше прежнего.

Вышеприведенные заключения вынуждено носят несколько умозрительный характер. Опираясь при этом приходится только на свои более ранние работы. Дело в том, что классическая этология поставила вопрос о супер-раздражителях, но углубленного изучения этого явления проведено не было. В этом плане необходимо признать, что классическая этология не все свои задачи выполнила. Изучение поведения довольно быстро склонилось в заманчивую сторону выяснения уровня умственных способностей животных (когнитивная этология), оставив за бортом многие невыясненные особенности инстинктивного или «доумственного» поведения.

Замечания к колониальности озёрных чаек. Полевой эксперимент позволил проверить одно из основных положений теории колониальности у птиц. Считается, что большие колонии (а рассматриваемые здесь колонии озёрных чаек именно такими и являются) могут существовать: 1) в местах, недоступных для наземных

хищников; 2) под уплотняющим влиянием хищников, поедающих потомство; 3) при нахождении недалеко от колонии крупного обильного места кормежки (Модестов, 1967).

Роль хищников в уплотнении колоний оказалась не столь велика, как считалось ранее. Проявляется такая роль в довольно специфических довольно узких условиях (Siegel-Causey, Kharitonov, 1990). Наш полевой эксперимент показал, что и наличие крупного места кормежки возле колонии также не имеет решающего значения для ее формирования. Как уже отмечалось, после закрытия Долгопрудненской свалки в 2012 г. чайки с крупной колонии у ст. Марк стали летать за кормом за 23 – 25 км на север на свалку бытового мусора возле г. Икша. Интересно, что при этом поток летящих на кормежку чаек проходил мимо оз. Киево. Чайки с этого озера тоже летали на Икшинскую свалку, и их путь туда-обратно был более чем на 20 км короче, чем для чаек со ст. Марк. Однако, похоже, последних это нисколько не смущало: в 2014 г. не началось массового переселения чаек со ст. Марк на оз. Киево, хотя колония на оз. Киево уже образовалась.

Интересно отметить, что чайки из пролетного пути на кормежку со ст. Марк при пролете ими оз. Киево никак не реагировали на колонию, хотя ее, безусловно, видели. Эти чайки не взаимодействовали с киевскими даже когда садились на озеро для отдыха и купания. Чайки оз. Киево также никак не взаимодействовали с этими пролетающими или сидящими на озере чайками.

В 2015 г. ситуация стала еще интересней – была закрыта и Икшинская свалка. Потоков на кормежку на север ни с колонии у ст. Марк, ни с колонии оз. Киево не стало. Где кормились чайки в 2015 г., проследить не удалось, но главное – колония у ст. Марк в размерах не уменьшилась, а колония оз. Киево увеличилась в 6 раз по сравнению с предыдущим годом. Это означает, что даже большая колония озёрных чаек вообще не требует наличия возле себя крупных мест кормежки. Чайки вполне могут кормиться на дисперсных временных источниках корма: полях, водоёмах и проч. (Исаков и др., 1947). Полеты на большие расстояния (летать на кормежку озёрные чайки могут до 70 км от колонии (Михлин, 1966)) для озёрных чаек, похоже, не представляют большой проблемы. Судя по тому, что они не меняют место колонии на более близкое к месту кормежки, чайки не стремятся к минимуму энергетических затрат.

В ходе данного исследования выяснено, что озёрные чайки со своей высокой приверженностью месту колонии демонстрируют: для существования крупной колонии важнее всего пригодное хорошо знакомое птицам место.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Эта, казалось бы, узкопрактическая работа, дала возможность понять ряд важных общебиологических закономерностей, связанных с психологией птиц (восприятие раздражителей) и их колониальностью. В местности, где на расстоянии несколько десятков км друг от друга имеется несколько постоянных водоёмов со стабильными биотопическими условиями для гнездования озёрных чаек, оказалось недостаточным использование таких общепринятых раздражителей, как макеты самих птиц и проигрывание их голосов. Для создания у озёрных чаек моти-

ВОССТАНОВЛЕНИЕ ИСЧЕЗНУВШЕЙ КОЛОНИИ ОЗЁРНЫХ ЧАЕК

вазии для гнездования здесь потребовалось привлечение суперраздражителей, роль которых сыграли профили озёрных чаек удвоенных линейных размеров. Характер заселения чайками озера свидетельствует, что реально только эти суперраздражители и мотивировали озёрных чаек начать гнездование. Макеты натуральных размеров, имитирующие самих чаек, и акустическая демонстрация голосов, видимо, не играли существенной роли в этом процессе.

Как оказалось, наличие крупного места кормежки возле места колонии также не имеет решающего значения для ее формирования. Для озёрных чаек наличие привычного и стабильного места гнездования значительно важнее наличия близких и обильных мест кормежки.

Авторы благодарят глав г. Лобня С. С. Сокола и Н. Н. Гречишникову за всемерную поддержку работ на всех ее этапах. Главную роль здесь сыграло то, что оба руководителя сочли научные аргументы в пользу возможности восстановления колонии убедительными и разделили с авторами статьи возникающий при этом риск возможной неудачи. Нельзя не подчеркнуть с большой благодарностью, что подобный подход крайне редко встречается среди чиновников нашей страны. Затем всемерно поддерживала Администрация г. Лобня и Лобненское общество охраны природы (отделение МособлВООП) во главе с А. Н. Грибовым. Огромную роль сыграла инициативная группа местных жителей по восстановлению колонии на оз. Киево. Помощь оказало и Лобненское городское казачье общество во главе с его атаманом А. П. Рыбянцом. Квадрикоптер с высококачественной видеокамерой для учета чаек был любезно предоставлен и управлялся его оператором А. А. Левчицом. Без помощи всех этих людей нам едва ли удалось бы осуществить задуманное.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Зимин В. Б.* Зарянка на севере ареала. Т. 1. Распространение. Численность. Размножение / Карельский научный центр РАН. Петрозаводск, 2009. 443 с.
- Звонов Б. М.* Поведение речных крачек на искусственных гнездовьях // Теоретические аспекты колониальности у птиц : материалы совещания по теоретическим аспектам колониальности у птиц. М. : МОИП, 1985. С. 40 – 42.
- Звонов Б. М.* Акустическое опознавание у птиц. М. : ОнтоПринт, 2009. 230 с.
- Зубакин В. А.* Распределение и численность чайковых птиц Московской области // Орнитология. М. : Изд-во МГУ, 1998. Вып. 28. С. 66 – 75.
- Зубакин В. А., Харитонов С. П.* Гнездование озерных чаек на оз. Киево (Московская область) // Распространение и численность озерной чайки. М. : МОИП, 1981. С. 45 – 49.
- Исаков Ю. А., Крумина М. К., Распопов М. И.* Материалы по экологии обыкновенной чайки (*Larus ridibundus* L) // Очерки природы Подмосковья и Московской области. М. : МОИП, 1947. С. 104 – 187.
- Михлин В. Е.* О гнездовой площади обитания озерных чаек // Учен. зап. Горьков. гос. ун-та. Сер. биологическая. 1966. Т. 75. С. 63 – 66.
- Модестов В. М.* Экология колониально гнездящихся птиц (по наблюдениям на Восточном Мурмане и дельте Волги) // Тр. Кандалакшского гос. заповедника. Мурманск : Мурман. кн. изд-во, 1967. Вып. 5. С. 49 – 154.
- Резникова Ж. И.* Интеллект и язык животных и человека. Основы когнитивной этологии. М. : Академкнига, 2005. 519 с.

- Строков В. В. Обыкновенная чайка в ближнем Подмоскowie // Охрана природы и озеленение. М. : МОИП, 1960. Вып. 4. С. 77 – 94.
- Тинберген Н. Мир серебристой чайки. М. : Мир, 1974. 272 с.
- Харитонов С. П. О формировании микроколоний у озерной чайки (*Larus ridibundus*) // Зоол. журн. 1981. Т. 60, № 4. С. 540 – 547.
- Харитонов С. П. Изучение сигнального значения макетов в ориентации озерных чаек // Сигнализация и экология млекопитающих и птиц. М. : Наука, 1984. С. 235 – 246.
- Харитонов С. П. Гнездовой консерватизм (гнездовая филпатрия) и переселения озерных чаек *Larus ridibundus* в пределах колонии // Рус. орнитол. журн. 1993. Т. 2, вып. 3. С. 361 – 382.
- Харитонов С. П. Верность месту гнездования и особенности переселений озерных чаек (*Larus ridibundus*) в пределах группы колоний // Изв. РАН. Сер. биологическая. 1998. № 2. С. 250 – 257.
- Харитонов С. П. Пространственно-этологическая структура колоний околородных птиц // Зоол. журн. 2011. Т. 90, № 7. С. 846 – 860.
- Харитонов С. П., Волков А. Е., Вишлемс Ф., Ван Клейф Х., Клаассен Р. Х. Г., Новак Д. Е., Новак А. И., Бубличенко А. Г. Колонии черных казарок возле белых сов: расстояния между гнездами в зависимости от численности леммингов и песцов // Изв. РАН. Сер. биологическая. 2008. № 3. С. 313 – 323.
- Харитонов С. П., Эббинге Б. С., Фоу Дж. де. Колонии черных казарок возле белых сов : зависимость расстояния между гнездами от плотности размножающихся песцов // Изв. РАН. Сер. биологическая. 2013. № 1. С. 53 – 59.
- Харитонов С. П., Попова-Бондаренко Е. Д., Зубакина Е. В. Весенний прилет озерных чаек (*Larus ridibundus*) на некоторые колонии Москвы и Подмоскowie // Результаты кольцевания и мечения птиц. М. : Наука, 1991. С. 33 – 41.
- Kharitonov S. P., Siegel-Causey D. Colony formation in seabirds // Current Ornithology. 1988. № 5. P. 223 – 272.
- Lindstrom A. Breeding nomadism and site tenacity in Brambling *Fringilla montifringilla* // Ornis Fennica. 1987. Vol. 64, № 1. P. 50 – 56.
- Siegel-Causey D., Kharitonov S. P. Evolution of coloniality in birds // Current Ornithology. 1990. № 7. P. 285 – 330.
- Roby D. D., Kress S. W. Use of social attraction for restoring seabird colonies // Presentation to the Chinese Crested Tern Workshop. Xiangshan, Zhejiang, People's Republic of China, July 2010. P. 1 – 6.

УДК 577.486(082)

ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ И СТРУКТУРЫ СООБЩЕСТВ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ В САРАТОВСКОМ ЗАВОЛЖЬЕ

А. А. Цветкова, М. Л. Опарин

Саратовский филиал Института проблем экологии и эволюции

им. А. Н. Северцова РАН

Россия, 410028, Саратов, Рабочая, 24

E-mail: aatsv@mail.ru

Поступила в редакцию 18.10.16 г.

Динамика численности и структуры сообществ мелких млекопитающих в саратовском Заволжье. – Цветкова А. А., Опарин М. Л. – Характерной чертой населения мелких млекопитающих в различных районах саратовского Заволжья является многолетняя и постоянно возрастающая численность малой лесной мыши, широкое расселение ее в разнообразных местообитаниях. Максимальная численность малой лесной мыши составляет 72.0 экз. на 100 л-с, доля в уловах – 73.0%. Наблюдается тенденция к росту численности у обыкновенной полёвки. Показано, что после длительной депрессии в 2012 – 2013 гг. степная пеструшка появилась в степи, на залежах и полях, средняя численность вида – 4.0 экз. на 100 л-с. Отмечена высокая численность и других типичных степных обитателей – хомячка Эверсмана и обыкновенной слепушонки. Наиболее высокие показатели видового разнообразия ($H = 1.18$) характерны для залежных земель.

Ключевые слова: мелкие млекопитающие, динамика численности, местообитания.

Dynamics of the abundance and community structure of small mammals in the Saratov Trans-Volga region. – Tsvetkova A. A. and Oparin M. L. – The population of small mammals in different areas of the Saratov Trans-Volga region features long-term and constantly increasing numbers of *Sylvaeus uralensis*, and its wide distribution in a variety of habitats. The maximum density of *S. uralensis* is 72.0 ind. per 100 trap-days and the fraction in catches is 73.0%. A tendency is observed to an increasing numbers of *Microtus arvalis*. It is shown that after a prolonged depression in 2012–2013, *Lagurus lagurus* appeared in the steppe, on fallow lands and fields, the average density of species being 4.0 ind. per 100 trap-days. A high abundance of other typical steppe dwellers (*Allocricetulus evermanni* and *Ellobius talpinus*) is noted as well. The highest indices of specific diversity ($H = 1.18$) are characteristic of fallow land.

Key words: small mammals, population dynamics, habitats, steppe species.

DOI: 10.18500/1684-7318-2016-4-493-506

ВВЕДЕНИЕ

В последние десятилетия интенсивность антропогенного воздействия на степные экосистемы сократилась. Значительная часть пашни перестала обрабатываться и перешла в залежи. Пастбищная нагрузка, в течение 1960 – 1980 гг. превышавшая допустимую величину в несколько раз, в начале 1990-х гг. стала значительно ниже оптимального уровня из-за резкого сокращения поголовья скота и остается такой до настоящего времени. На огромных площадях начались демулационные процессы (Опарин и др., 2005). Экосистемы степной и полупустынной

зон Нижнего Поволжья со второй половины XX в. также испытывают существенные изменения, связанные с внутривековой динамикой климата, потепление и увлажнение в этот период характерно для всей степной зоны европейской части России (Сажин, 1993; Левицкая и др., 2005; Золотокрылин, Черенкова, 2006). Результаты таких явлений отражаются на современной структуре населения мелких млекопитающих степных экосистем. Практически всюду наблюдается многолетнее увеличение численности мезофильных видов – малой лесной мыши и обыкновенной полёвки, увеличивается численность степных видов, но уменьшается обилие домовых мыши. На фоне сокращения распахки степей и восстановления залежных земель произошли изменения в динамике численности степной пеструшки: время депрессии закончилось, в 2012 – 2013 гг. отмечен пик численности, на залежах и в степи увеличилось количество поселений обыкновенной слепушонки.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для данной статьи послужили результаты полевых работ, проведенных в 2003 – 2006 гг. и 2012 – 2016 гг. в различных районах левобережья Саратовской области. Основная стационарная работа проводилась в степной зоне в окрестностях сел Дьяковка, Лепихинка и Таловка Краснокутского района, а также в Краснопартизанском районе в природных и антропогенных местообитаниях. Учеты численности проводили и в полупустынной зоне в долине р. Большой Узень в Александрово-Гайском районе Саратовской области.

В природной группе биотопов их выбор привязан к основным типам зональной растительности. Природные местообитания – участки белопопынно-ковыльно-типчаковой степи, находящейся под разной степенью выпаса, и участки ковыльно-типчаковой степи, сохранившие практически естественное состояние, заросли полыни высокой и кустарников у водоёмов, пойменные леса по берегам степных рек Еруслана и Большого Узеня, реликтовый Дьяковский лес на Приерусланских песках. Наряду с этим исследовали антропогенную группу местообитаний – разновозрастные залежи, полезащитные лесополосы с различным видовым составом деревьев, поля с различными сельскохозяйственными культурами. Отлов мелких млекопитающих, учеты численности и камеральную обработку животных проводили по стандартным зоологическим методикам (Новиков, 1953; Карасева и др., 2008). При учетах использовали метод ловушко-линий, выставляя в исследуемых местообитаниях ловушки Геро, показатель численности – число зверьков на 100 ловушко-суток (л-с). Для общей характеристики обследуемой территории использовали понятие средневзвешенной численности (Кучерук, Коренберг, 1964), которое позволяет учитывать удельный вес каждого местообитания к среднему на 100 л-с. Всего отработано 7970 л-с. Для уточнения данных о численности и биотопическом распределении редких степных видов применяли ловчие конусы, установленные в канавки и живоловки, отработано 700 конусо-суток и 600 живоловок-суток. Всего отловлено 1775 экз. мелких млекопитающих. Работы проводили в зимнее время в 2003 г. и в другие годы в весенне-осенний период. В качестве меры биологического разнообразия сообществ мелких млекопитающих использовали хорошо известные информационные индексы (Уиттекер, 1980; Мэгарран, 1992).

Сходство сообществ мелких млекопитающих оценивали методом кластерного анализа (Дюран, Одел, 1977). Материал статистически обработан с использованием программ Microsoft Office Excel, при расчетах применяли прикладную компьютерную программу Past 2 (Hammer et al., 2008). Научные таксономические названия представителей отряда Rodentia приводятся согласно систематической сводке И. Я. Павлинова (2003).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Во второй половине прошлого столетия появился ряд публикаций, в которых имеются данные о численности и распространении мелких мышевидных грызунов в различных районах Заволжья (Строганова, 1954; Ходашова, 1960; Давидович, 1964; Ларина, Гурьлева, 1968; Щепотьев, 1972, 1975 и др.). В первой половине XX в. малая лесная мышь была немногочисленна, рост численности этого вида начался в 1950 – 1960-х гг., описан в период 1996 – 2006 гг. в работах М. Л. Опарина (2007), М. Л. Опарина с соавт. (2010) и продолжается до сих пор.

В настоящее время, в природных и трансформированных степных местообитаниях в экосистемах Приерусланских степей, в населении мелких млекопитающих и в их сообществах преобладают малая лесная мышь (*Sylvaemus uralensis* Pall., 1811), обыкновенная полёвка (*Microtus arvalis* Pall., 1778) и домовая мышь (*Mus musculus* L., 1758). Эти фоновые виды занимают ведущее место в сообществах мелких млекопитающих, и численность их неуклонно возрастает. Роль доминирующего вида в группе мелких млекопитающих выполняет малая лесная мышь, численность которой мало меняется по годам и сезонам, содоминирует ей обыкновенная полёвка. Далее по уровню показателя обилия следует хорошо представленная в природных местообитаниях группа степных видов грызунов и три вида насекомоядных (табл. 1). Однако среди аборигенных степных видов есть такие, которые порой могут занимать более значимое место в сообществах грызунов. Так, в 2012 г. увеличилась плотность популяции хомячка Эверсмана (*Allocricetulus evermanni* Brandt, 1859), а годом позже, при низкой плотности популяции обыкновенной полёвки, степная пеструшка (*Lagurus lagurus*, Pall., 1773) содоминировала лесной мыши (см. табл. 1).

Таблица 1

Видовой состав и обилие мелких млекопитающих
в природных и антропогенных местообитаниях в Приерусланской степи

Вид	Попадание мелких млекопитающих в ловушки, %					
	2012 г.	2013 г.	2014 г.	2015 г.	2016 г.	Всего
1	2	3	4	5	6	7
<i>Sylvaemus uralensis</i>	58.0	82.0	75.0	69.3	80.0	73.0
<i>Mus musculus</i>	10.3	3.6	2.5	3.6	3.0	4.0
<i>Allocricetulus evermanni</i>	7.0	1.1	0.3	2.2	2.3	2.0
<i>Lagurus lagurus</i>	4.7	8.6	0.0	0.0	0.3	2.9
<i>Microtus</i> sp.	15.0	2.5	12.3	22.8	13.3	12.6
<i>Sicista subtilis</i>	0.0	1.1	1.6	1.7	0.3	1.0

Окончание табл. 1

	1	2	3	4	5	6	7
<i>Ellobius talpinus</i>		0.0	0.0	0.3	0.0	0.0	0.1
<i>Crocidura suaveolens</i>		4.5	1.1	2.9	0.0	0.0	1.1
<i>Sorex araneus</i>		0.0	0.0	3.2	0.4	0.9	2.3
<i>Sorex minutus</i>		0.0	0.0	1.9	0.0	0.0	1.0

Общий ход динамики численности грызунов в целом по всем биотопам представлен на рис. 1. Для лесной мыши и обыкновенной полёвки характерны кривые, отражающие тенденцию к повышению численности.

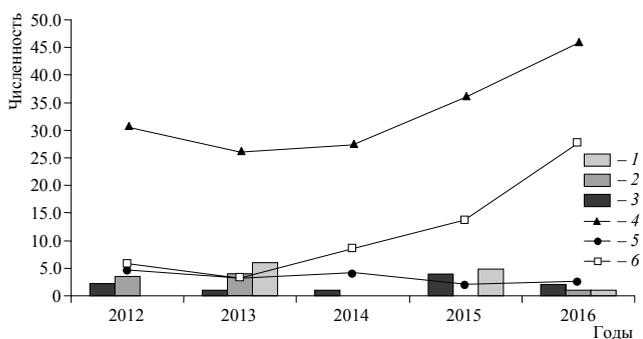


Рис. 1. Динамика численности мелких млекопитающих в природных и трансформированных местообитаниях по среднегодовым данным в Приурусланской степи Краснокутского района: 1 – *Sicista subtilis*, 2 – *Lagurus lagurus*, 3 – *Allocricetulus evermanni*, 4 – *Sylvaemus uralensis*, 5 – *Mus musculus*, 6 – *Microtus arvalis*

из полезашитной лесополосы, граничащей со средневозрастной залежью. Обилие зверьков в сентябре 2015 г. составило 72.0 экз. на 100 л-с при 100%-ной доле в уловах. Такая высокая плотность популяции приводит к тому, что иной раз в лесу и в лесополосах в одну давилку попадают два молоденьких зверька. Следует отметить, что аналогичные данные для Краснокутских лесных полос и Дьяковского леса приводит А. С. Строганова (1954) – 80% от всех пойманных зверьков составляла малая лесная мышь.

В литературе имеются современные сведения о повышении численности малой лесной мыши в соседних регионах (Тихонова и др., 2005; Дуванова и др., 2010; Пузаченко, Власов, 2000; Окулова, 2009; Истомин, 2009; Опарин и др., 2016). В правобережных районах Саратовской области в 2003 – 2010 гг. также наблюдался рост численности малой лесной мыши и обыкновенной полёвки (Цветкова, 2008, 2010).

Обыкновенная полёвка относится к роду *Microtus*, характерной чертой которого является склонность к четким периодическим колебаниям численности с преобладанием 3-4-летних циклов (Башенина, 1977; Chitty, 1960 и др.). При рассмотрении динамики популяции обыкновенной полёвки можно с уверенностью гово-

В рассматриваемый период у малой лесной мыши наблюдается рост численности и невысокая амплитуда межгодовых колебаний, численность ежегодно увеличивается в 1.5 раза. Самое значительное увеличение численности малой лесной мыши произошло в последние два года (см. рис. 1). Максимальная численность малой лесной мыши, зарегистрированная в наших отловах, отмечена для выборки

ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ И СТРУКТУРЫ СООБЩЕСТВ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

речь только о наличии тренда роста численности в Приерусланской степи с 2014 г. (см. рис. 1).

В 2003 г. относительная численность серых полёвок в песчаной степи Дьяковского лесного массива и в бурьянниках не превышала 4.0 экз. на 100 л-с. В 2012 – 2013 гг. этот показатель составлял 2.0 – 6.0 экз. на 100 л-с, а к осени 2015 г. отмечен резкий подъем численности данного вида. Обыкновенная полевка появилась на разновозрастных залежах, в тростниково-кустарниковых зарослях достигала относительной численности 16.0 экз. на 100 л-с. Причем в уловах в октябре было очень много молодых зверьков и размножающихся самок. В настоящее время продолжается подъем численности этого вида, амплитуда межгодовых колебаний данного показателя у обыкновенной полёвки имеет больший, чем у лесной мыши, размах и составляет 3.2 – 3.8 крат. Определить наличие цикличности динамики численности у этого вида могут помочь только дальнейшие наблюдения. Однако, как констатируют многие зоологи, в последние десятилетия циклические колебания численности мелких млекопитающих затухают даже у полёвок в умеренных широтах. Специалисты предполагают, что нарушение обычной популяционной динамики является результатом крупномасштабных изменений среды, скорее всего вызванных изменением климата (Бобрецов и др., 2001; Истомин, 2009; Cornulier et al., 2013).

Следует отметить, что у доминирующих видов ежегодно происходит весеннее снижение численности (рис. 2). Лесная мышь во все сезоны многочисленна в лесных массивах как наиболее защищенных местообитаниях, а на полях озимой пшеницы и на залежах численность весной может составлять лишь 3.2 экз. на 100 л-с. Обыкновенная полёвка весной 2014 г. даже отсутствовала в уловах. Возможно, это связано с тем, что некоторые биотопы не являются постоянными и круглогодичными для обитания, а являются лишь станциями расселения.

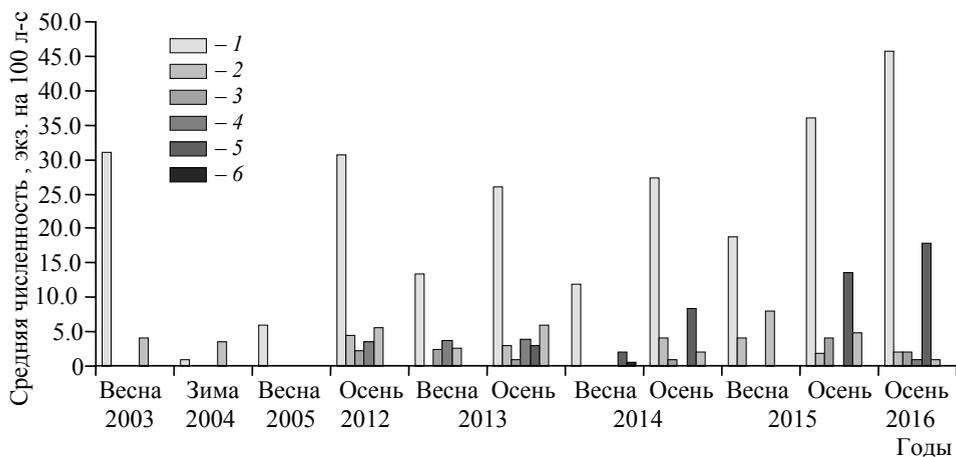


Рис. 2. Динамика численности мелких млекопитающих в природных и антропогенных местообитаниях по среднегодовым данным за весну и осень в Приерусланской степи: 1 – *Sylvaemus uralensis*, 2 – *Mus musculus*, 3 – *Allocricetulus evermanni*, 4 – *Microtus arvalis*, 5 – *Sicista subtilis*, 6 – *Ellobius talpinus*

В разных местообитаниях динамика популяции малой лесной мыши имеет определенные особенности, что обусловлено степенью благоприятствования условий в биотопах для данного вида. Малая лесная мышь обычна в Дьяковском лесу, в пойменном лесу по р. Еруслан, в полезащитных лесополосах, на залежах (табл. 2). Однако только в Дьяковском лесу и в лесополосах она достигает очень высокой относительной численности – до 58.0 и 72.0 экз. на 100 л-с соответственно, средняя численность не бывает ниже 17.6 экз. на 100 л-с. На залежах численность колеблется от 11.5 до 46.7 экз. на 100 л-с.

Таблица 2

Структура населения мелких млекопитающих в различных местообитаниях Приерусланской степи

Вид	Местообитание													
	Данные за 2012 – 2016 гг.													
	СЗ		ЗМ		ЗБ		ЗС		ПО		ЛП		ЛД+ЛЕ	
	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2
<i>Sylvemus uralensis</i>	0.0	0.0	24.0	60.0	18.5	65.2	36.0	47.5	7.2	66.2	39.8	90.7	46.0	88.9
<i>Mus musculus</i>	0.0	0.0	4.8	15.0	2.0	4.5	0.0	0.0	3.2	24.3	0.0	0.0	0.0	0.0
<i>Allocrietulus eversmanni</i>	0.12	20.0	3.0	6.3	2.3	3.7	0.0	0.0	1.0	2.7	1.2	0.4	0.0	0.0
<i>Lagurus lagurus</i>	2.5	60.0	2.7	9.2	2.5	2.4	2.5	0.7	3.0	5.4	0.0	0.0	0.0	0.0
<i>Microtus arvalis</i>	0.0	0.0	3.3	6.5	13.4	20.9	10.0	37.8	0.7	1.4	1.2	0.4	2.0	3.3
<i>Sicista subtilis</i>	0.3	13.5	0.0	0.0	3.0	1.0	1.6	5.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
<i>Ellobius talpinus</i>	0.07	6.5	+	0.0	+	+	+	+	+	+	0.0	0.0	+	+
<i>Crocidura suaveolens</i>	0.0	0.0	2.0	2.0	2.0	1.5	1.2	2.7	0.0	0.0	4.0	1.2	3.0	0.3
<i>Sorex araneus</i>	0.0	0.0	1.0	1.0	1.3	0.5	0.4	1.4	0.0	0.0	0.0	0.0	4.5	7.2
<i>Sorex minutes</i>	0.0	0.0	0.0	0.0	1.0	0.3	2.4	4.2	0.0	0.0	0.0	0.0	3.0	0.3
Средневзвешенный % попадания	2.9		15.9		21.62		15.5		5.7		39.2		40.9	
Всего видов *	4		5/2		6/3		4/3		5		3/1		5	
Данные за 1998 – 2006 гг. (Опарин, 2007)														
Средневзвешенный % попадания	4.1		11.4		3.2		2.4		1.7		–		–	
Всего видов *	6		5		5		6		5		–		–	

Примечание. 1 – относительная численность в экз. на 100 л-с; 2 – доля вида в уловах, %, * грызуны /землеройки; + – наличие вида. Условные обозначения: СЗ – степи зональные, ЗМ – залежи молодые, ЗБ – залежи средневозрастные, ЗС – залежи старые, ПО – поля севооборота, ЛП – полезащитные лесополосы, КП – кустарник у водоёмов, ЛД+ЛЕ – Дьяковский лес и лес пойменный р. Еруслан.

Судя по среднегодовым показателям, из года в год менее заселены лесной мышью поля зерновых и пропашных культур – пшеницы, подсолнечника, проса. Показатель попадания составляет от 1.3 до 16.0 экз. на 100 л-с, иногда весной зверьки могут не встречаться в выборках. За годы наших исследований лесная мышь не была отловлена на целинных степных участках. Однако в 1998 – 2006 гг. (Опарин, 2007; Опарин и др., 2016) лесная мышь в зональных степях была обычным видом.

Обыкновенная полёвка достигает высоких показателей численности и доли в уловах на многолетних залежах (см. табл. 2). Так, осенью 2015 г. по отловам в да-

ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ И СТРУКТУРЫ СООБЩЕСТВ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

вилки показатель составил 16.5 экз. на 100 л-с – выше, чем у лесной мыши, а по отловам в конусы – 30 экз. на 100 конусо-суток, в конусах были расселяющиеся молодые особи. На полях, в лесах и лесополосах численность обыкновенной полёвки низкая (см. табл. 2).

Еще в первой половине прошлого столетия домовая мышь (*Mus musculus* L., 1758) в Заволжье была широко распространена и многочисленна на полях, в бурьянниках и даже встречалась в лесополосах (Щепотьев, 1957, 1975), но уже в работах М. Л. Опарина (2007) отмечен спад численности домовой мыши. В настоящее время плотность популяции домовых мышей низкая, отмечены незначительные годовые колебания, которые не имеют закономерной периодичности, доля в общих уловах уменьшилась (см. табл. 1). По сравнению с малой лесной мышью и обыкновенной полёвкой она не имеет широкого распространения, адаптировалась к обитанию на полях и залежах, где живет круглогодично и по-прежнему имеет значительную долю в уловах, содоминируя здесь малой лесной мышью (см. табл. 2). По устным сообщениям местных жителей, осенью 2016 г. отмечена высокая численность домовых мышей в домах с. Дьяковка. Домовая мышь отсутствует в зональных степях, лесных биотопах и лесопосадках (см. табл. 2). Период размножения у домовых мышей продолжается до глубокой осени. В России домовая мышь нередко входит в число доминирующих на полях видов, плотность поселений домовых мышей в значительной степени зависит от площади и конфигурации полей зерновых и способа уборки урожая (Тупикова и др., 2000).

Другая картина наблюдается в популяциях типичных степных видов. Среди обитающих в степи грызунов имеются те, которым присущи колебания численности с высокой амплитудой. Для них характерны редкие кратковременные подъемы численности, происходящие в годы массового размножения, и длительные периоды депрессии, когда присутствие зверьков на территории в течение ряда лет сложно обнаружить – и это в первую очередь степная пеструшка. В саратовском Поволжье в динамике численности вида отмечено несколько четких подъемов, которые приходились на самый конец XIX в., на 1920 – 1930-е гг. и середину прошлого столетия (Силантьев, 1894; Козлов, 1929; Орлов, Кайзер, 1933; Елпатьевский и др., 1950; Огнев, 1950; Строганова, 1954; Давидович, 1964; Ларина, Гурьева, 1968). В годы нашей работы степная пеструшка вышла из длительной депрессии (Цветкова, Опарин, 2013). Так, в окрестностях с. Лепихинское на разновозрастных залежах относительная численность вида составила от 2.0 до 4.0 экз. на 100 л-с. Молодые зверьки широко расселились по территории, предпочитая 2 – 3-летнюю молодую залежь с остатками соломы зерновых. Доля вида в уловах составила 9.2% (см. табл. 2). В сухой белопольной степи с выраженной пастбищной депрессией плотность популяции пеструшки была самой высокой, показатель обилия в среднем составил 4.6 экз. на 100 л-с. Появилась степная пеструшка и на посевах озимой пшеницы, относительная численность – 2 экз., а лесной мыши – 1.3 экз. на 100 л-с. В год пика численности пеструшка заняла второе место и стала содоминантом малой лесной мыши (см. табл. 2). В 2014 г. наступила резкая депрессия ее численности, и зверьки вновь пропали. Лишь в 2016 г. небольшое поселение степной пеструшки было нами обнаружено на старой залежи. В типчаково-белопольной сте-

пи в конус была поймана одна молодая степная пеструшка. Возможно, что снижение сельскохозяйственной нагрузки приведет к восстановлению численности этого вида.

Степная мышовка, характерный обитатель степи, имеет стабильно низкую численность (см. рис. 1), которая характерна для большей части их ареала (Флинт, 1960; Цветкова, 1979; Шенброт и др., 1995), избегает лесных массивов и увлажненных мест. Доля вида в ежегодных уловах минимальна (см. табл. 2.), в 2014 и 2015 гг. в уловах отсутствовала, но этот факт не следует рассматривать как депрессию. Это обычное явление у вида с низкой плотностью популяции, что связано с неравномерным распределением по территории. Степная пеструшка – стенотопный вид, живет колониальными группами, плохо переносит изменения окружающей среды. Известно, что степная мышовка чаще попадает в конусы, однако в период наших работ на залежах при отлове давилками относительная численность этого вида составляла от 4.0 до 6.0 экз. на 100 л-с, а на полях – 2.0 экз. на 100 л-с. Наибольшая доля этого вида в уловах отмечена на степных участках (см. табл. 2).

Хомячок Эверсмманна ежегодно встречается в небольшом количестве во всех обследованных местообитаниях кроме лесных биотопов и кустарниковых зарослей (см. табл. 2). Средняя численность вида невысокая (см. рис. 1) и колеблется по годам от 0.5 до 4.5 экз. на 100 л-с. Кроме этого, в последние годы наблюдается увеличение численности обыкновенной слепушонки (*Ellobius talpinus*, Pall., 1770). Плотные поселения слепушонки встречаются на залежах, вдоль обочин степных дорог, в степи.

В степных экосистемах саратовского Заволжья обитает уникальное население грызунов, формирование которого, по-видимому, определяется многими факторами, а соотношение видов постоянно изменяется. При сравнении наших данных с материалами, опубликованными ранее М. Л. Опариным (2007), видны значительные изменения (см. табл. 2). В 1998 – 2006 гг. на степных участках обитало 6 видов грызунов, причем малая лесная мышь доминировала в структуре сообщества, ее доля в уловах составляла 64.5%, доля обыкновенной полёвки – 26.6%, ныне эти виды в степи отсутствуют, также изменился видовой состав грызунов степного фаунистического комплекса. Произошли и количественные изменения – средневзвешенный процент попадания показывает, что обилие мелких млекопитающих снизилось в 1.5 раза (см. табл. 2). Индекс Шеннона, чувствительный к наличию редких видов, достаточно высок в сообществах мелких млекопитающих на степных участках (табл. 3).

На посевах сельскохозяйственных культур по-прежнему доминирует лесная мышь, ей содоминирует домовая мышь, степная пеструшка занимает третье, хомячок Эверсмманна – четвертое место, насекомоядные здесь отсутствуют. Видовой состав сообществ мелких млекопитающих на полях севооборота практически не изменился, а удельный вес зверьков, обитающих в этом биотопе, вырос почти в три раза в общем населении Приерусланской степи за счет выросшей численности малой лесной и домовой мыши (см. табл. 2). Бедный видовой состав мелких млекопитающих отмечен в полезащитных лесополосах, в Дьяковском и в пойменном лесах по р. Еруслан. Зато здесь средневзвешенный показатель численности самый

ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ И СТРУКТУРЫ СООБЩЕСТВ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

высокий, удельный вес численности зверьков, обитающих в этом биотопе, почти в 14 раз выше, чем в зональных степях, за счет высокой плотности популяции доминирующей здесь лесной мыши. Обыкновенная полёвка второстепенный в этом местообитании вид, незначительную долю в уловах составляют насекомоядные (см. табл. 2). В березово-осиновых колках Дьяковского леса и в лесополосах отмечен самый высокий индекс доминирования, а индексы видового разнообразия имеют низкие значения (см. табл. 3).

Таблица 3

Показатели разнообразия мелких млекопитающих в природных и антропогенных местообитаниях в Приерусланской степи

Показатель	Природные и антропогенные местообитания								
	ЗМ	ЗБ	ЗС	ПО	ЛП	СЗ	ЛД	ЛЕ	КЕ
Индекс доминирования ($D-1$)	0.40	0.45	0.37	0.49	0.98	0.41	0.73	0.83	0.54
Индекс Шеннона (H)	1.27	1.1	1.18	0.93	0.12	1.09	0.58	0.34	0.80
Индекс Симпсона (D)	0.60	0.54	0.62	0.51	0.03	0.58	0.26	0.16	0.47
Количество видов	7	9	7	5	4	4	5	3	3

Примечание. СЗ – степи зональные, ЗМ – залежи молодые, ЗБ – залежи средневозрастные, ЗС – залежи старые, ПО – поля севооборота, ЛП – полезащитные лесополосы, КЕ – кустарник у водоёмов, ЛД + ЛЕ – Дьяковский лес и пойменный лес р. Еруслан.

При межгодовых сравнениях видового состава мелких млекопитающих, обитающих на залежах, больших отличий обнаружить не удалось. Молодые и средневозрастные залежи имеют одинаковый видовой состав обитающих здесь грызунов. Видовое разнообразие мелких млекопитающих на залежах высокое (см. табл. 3). Как обычно, доминирует на молодых залежах лесная мышь, содоминирует ей домовая мышь и в отдельные годы – степная пеструшка, а на залежах бурьянистой стадии сукцессии – обыкновенная полёвка. В уловах также присутствуют малая белозубка (*Crocidura suaveolens* Pall., 1811), обыкновенная (*Sorex araneus* L., 1758) и малая бурозубки (*Sorex minutus* L., 1766). Средневозрастные залежи в настоящее время отличаются высоким обилием мелких млекопитающих, средневзвешенный процент попадания зверьков в ловушки в 6 раз выше, чем в прошлые годы (по данным М. Л. Опарина (2007)). Как правило, суммарная плотность населения мелких млекопитающих возрастает в основном за счет повышения плотности популяции доминирующего вида. На старых залежах доминирует лесная мышь, содоминирует ей обыкновенная полёвка, домовая мышь и хомячок Эверсмманна отсутствуют.

Результаты кластерного анализа сообществ мелких млекопитающих приведены на рис. 3. Дендограмма объединяет в один кластер на высоком уровне близости (евклидово расстояние 1.3) естественные лесные местообитания и полезащитные лесополосы. Эти местообитания характеризуются высоким уровнем численности и доминированием малой лесной мыши, низким видовым разнообразием. К ним примыкает сообщество грызунов кустарниковых зарослей у прудов, где доминант – малая лесная, а содоминант – домовая мышь. На следующем уровне близости в один кластер объединились молодые залежи и поля севооборота, что объяс-

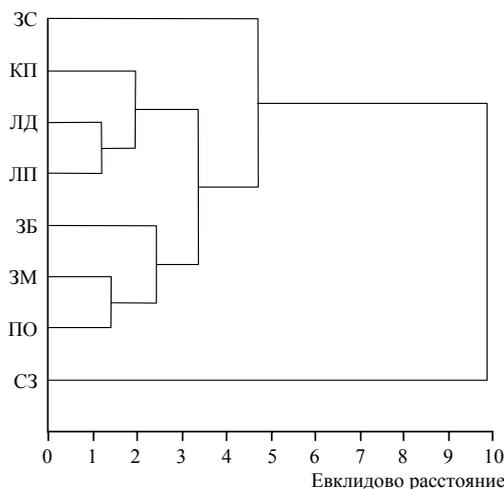


Рис. 3. Дендрограмма сообществ мелких млекопитающих различных местообитаний Приерусланской степи: ЗС – залежи старые, КП – кустарник у водоёмов, ЛД – Дьяковский лес и пойменный лес р. Еруслан, ЛП – полезащитные лесополосы, ЗБ – залежи средневозрастные, ЗМ – залежи молодые, ПО – поля севооборота, СЗ – степи зональные

няется доминированием одних и тех же видов – лесной, домовый мыши и степной пеструшки.

Сообщество грызунов полей по видовому составу в большей степени сходно с населением мелких млекопитающих молодых и средневозрастных залежей. Поэтому к данному кластеру примыкают и бурьянистые залежи среднего возраста.

Наибольшее своеобразие проявляют сообщества мелких млекопитающих зональных степных участков, где обитают только типичные степные виды – степная пеструшка, хомячок Эверсмана, степная мышовка, обыкновенная слепушонка, и отсутствует малая лесная мышь. Окончательно сообщества мелких млекопитающих всех исследованных нами биотопов группируются в один кластер с зональными степями. Таким образом, кластерный анализ отразил общность сообществ мелких млекопитающих естественных и антропо-

генно трансформированных степных местообитаний.

Сравнение данных учетов численности, выполненных в период 2006 – 2016 гг. в различных удаленных друг от друга районах Заволжья, свидетельствуют о том, что наиболее высокая численность мелких млекопитающих отмечена в Приерусланской степи в Краснокутском районе Саратовской области. Однако исследованные районы саратовского Заволжья заметно отличаются как по видовому составу, так и по количественному соотношению видов в сообществах мелких млекопитающих. Во всех обследованных районах отмечаются высокая плотность и широкое распространение малой лесной мыши.

В Краснопартизанском районе работы проводили в мае 2006 г., обследовали полезащитные лесополосы из клёна ясенелистного и вяза мелколистного и гослесополосу с наличием в видовом составе древостоя кроме вяза и клёна, дуба и подлеска из различных кустарников, а также залежи, луг возле пруда. Видовой состав мелких млекопитающих в целом по этой территории представлен в табл. 4.

Основными фоновым видами являются малая лесная мышь и рыжая полёвка (*Clethrionomys glareolus* Schreb., 1780), доминирующим видом и в данном районе является лесная мышь. Численность лесной мыши была высокой в полезащитной трехрядной лесополосе, которая после пожара была в плохом состоянии, без подлеска и травянистой растительности – 24.0 экз. на 100 л-с, и в гослесополосе при

ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ И СТРУКТУРЫ СООБЩЕСТВ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

качественно другом видовом составе: по средним данным лесная мышь лидировала – 14.6 экз на 100 л-с, содоминантом выступала рыжая полёвка с показателем численности 10.3 экз. на 100 л-с. Обыкновенная полёвка в лесополосах и в зарослях кустарников была малочисленна. В мае 2013 г. отловы проводили только в полезащитных лесополосах, численность малой лесной мыши составила 7.0 экз. на 100 л-с, а другие виды не встретились в уловах.

В полупустыне Александрово-Гайского района в долине р. Б. Узень фоновым видом также являлась малая лесная мышь, в пойменном лесу ее доля в уловах составляла 76.0%, показатель обилия – 16.0 экз. на 100 л-с. Содоминантом здесь выступала мышь-малютка (*Micromys minutus* Pall., 1771), относительная численность которой в пойменном лесу составила 5.0 экз. на 100 л-с. В низкорослом спирейнике по границе с полупустынным трехчленным комплексом отловлен типичный представитель полупустынной фауны – общественная полёвка (*Microtus socialis* Pall., 1771). Относительная численность была невысокая, и это объясняется тем, что этот зверек не ловится на стандартную приманку, но на открытых участках степи, среди куртин ковыля и тюльпанов было много нор, тропок, подгрызенных луковиц тюльпанов. Численность общественной полёвки в долинах рек Большого и Малого Узеней растет с конца 1990-х гг. (Опарин и др., 2005), она встречается на старых залежах в бывших поливных массивах полей и на целинных участках опустыненной степи. Численность этого вида значительно колеблется по годам (Опарин и др., 2010).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Характерной особенностью населения мелких млекопитающих различных районов саратовского Заволжья является многолетняя постоянно возрастающая численность малой лесной мыши и широкое расселение ее в разнообразных местообитаниях, численность этого вида остается высокой весь период наших исследований. На всей изученной нами территории Заволжья малая лесная мышь – доминирующий вид. Максимальная численность малой лесной мыши отмечена в лесных местообитаниях, так, в 2015 г. ее попадание составляло 72.0 экз. на 100 л-с. Наблюдается также тенденция к росту численности обыкновенной полёвки. Доминирующие виды – лесная мышь и обыкновенная полёвка – имеют основные общие черты в ритмах межгодовых колебаний численности – синхронные годовые подъемы численности. Циклических колебаний численности мелких мышевидных грызунов со значительными подъемами численности, сменяемых периодами депрессии, у всех видов, за исключением степной пеструшки, за время исследований не выявлено. Степная пеструшка, для которой характерны резкие подъемы численно-

Таблица 4

Видовой состав и соотношение видов мелких млекопитающих в природных и антропогенных местообитаниях в Краснопартизанском районе в 2006 г.

Вид	Доля вида, %
<i>Sylvaemu uralensis</i>	50.3
<i>Apodemus agrarius</i>	14.3
<i>Apodemus flavicollis</i>	1.0
<i>Mus musculus</i>	0.0
<i>Microtus sp.</i>	4.8
<i>Clethrionomus glareolus</i>	26.5
<i>Allocricetulus evermanni</i>	1.9
<i>Sorex araneus</i>	1.0

сти, в 2012 – 2013 гг. вышла из депрессии, появилась на полях, на залежах и в степи, ее относительное обилие составило 4.0 экз. на 100 л-с. Затем ее численность вновь резко упала. Одновременно с этим отмечается увеличение плотности популяции и расселение по территории обыкновенной слепушонки.

Причин увеличения плотности популяций мелких млекопитающих несколько, и все они напрямую или косвенно связаны с динамикой климата и изменением интенсивности сельскохозяйственного производства. Климатические параметры входят в число наиболее важных факторов среды, непосредственно влияющих на популяционную динамику мелких млекопитающих. Но все же климатические изменения, происшедшие в период резкого подъема численности лесной мыши, оказались менее благоприятными для домового мыши. Главным положительным фактором увеличения плотности популяции степной пеструшки является значительное уменьшение интенсивности сельскохозяйственного производства в последние десятилетия XX в. и как, следствие, появление площадей, пригодных для ее жизнедеятельности. Комплексное воздействие всех отмеченных факторов привело к общему повышению численности мышевидных грызунов и насекомоядных. Высокая плотность популяций мелких млекопитающих создает отличную кормовую базу для хищных зверей.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 16-05-00488).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Башенина Н. В.* Пути адаптаций мышевидных грызунов. М. : Наука, 1977. 355 с.
- Бобрецов А. В., Ануфриев В. М., Братцев А. А.* Изменения климата Северо-Востока Европейской части России и его влияние на биоту Северного Предуралья // Влияние изменения климата на экосистемы. М. : Русский университет, 2001. С. 48 – 55.
- Громов И. М., Ербаева М. А.* Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий (Зайцеобразные и грызуны). СПб. : Наука. С.-Петербург. отд-ние, 1995. 522 с.
- Давидович В. Ф.* Фауна млекопитающих и динамика численности некоторых грызунов в Саратовской области // Зоол. журн. 1964. Т. 43, вып. 9. С. 1366 – 1372.
- Дуванова И. А., Хицова Л. Н., Недосекин В. Ю., Дроздова В. Ф.* Факторы изменения численности малой лесной мыши (*Apodemus uralensis* Pall.) в условиях известнякового Севера Среднерусской возвышенности // Вестн. Нижегород. ун-та им. Н. И. Лобачевского. 2010. 3 (1). С. 112 – 116.
- Дюран Б., Одел П.* Кластерный анализ. М. : Статистика, 1977. 129 с.
- Золотокрылин А. Н., Черенкова Е. А.* Изменение индикаторов соотношения тепла и влаги, биопродуктивности в зональных равнинных ландшафтах России во второй половине XX в. // Изв. РАН. Сер. геогр. 2006. № 3. С. 19 – 28.
- Истомин А. В.* Некоторые реакции биоты на изменение климата в лесных ландшафтах Каспийско-Балтийского водораздела // Вестн. Рос. гос. ун-та им. И. Канта. 2009. Вып. 7. С. 15 – 22.
- Елпатьевский В. С., Ларина Н. И., Голикова В. Л.* Млекопитающие Саратовской области // Учен. зап. Сарат. ун-та. 1950. Т. 26. С. 59 – 65.
- Карасева Е. В., Телицына А. Ю., Жигальский О. А.* Методы изучения грызунов в полевых условиях. М. : Лаки, 2008. 416 с.
- Козлов П. С.* Биология степной пеструшки (*Lagurus lagurus* Pall.) Вольского округа // Тр. Вольск. окруж. науч.-образоват. музея. Вольск, 1929. 26 с.

ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ И СТРУКТУРЫ СООБЩЕСТВ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Кучерук В. В., Коренберг Э. И. Количественный учет выжнейших теплокровных носителей болезней // Методы изучения природных очагов болезней человека М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1964. С. 129 – 154.

Ларина Н. И., Гурьева Г. М. Эколого-фаунистические комплексы млекопитающих // Вопросы биогеографии Среднего и Нижнего Поволжья. Саратов : Изд-во Саратов. ун-та, 1968. С. 105 – 132.

Левецкая Н. Г., Шталова О. В., Иванова Г. Ф. Оценка современных тенденций изменения климата и их последствий для сельскохозяйственного производства в Нижнем Поволжье // Повышение эффективности использования агроклиматического потенциала юго-восточной зоны России / ГНУ НИИСХ Юго-Востока. Саратов, 2005. С. 273 – 284.

Мэгарран Э. Экологическое разнообразие и его измерение. М. : Мир, 1992. 166 с.

Новиков Г. А. Полевые исследования по экологии наземных позвоночных. М. : Сов. наука, 1953. 502 с.

Павлинов И. Я. Систематика современных млекопитающих // Сб. тр. Зоол. музея МГУ. М. : Изд-во МГУ, 2003. Т. XLVI. 297 с.

Пузаченко А. Ю., Власов А. А. Общие закономерности многолетней динамики численности фоновых видов мелких млекопитающих в Стрелецкой степи и их связь с динамикой климата (многомерный анализ) // Тр. Центр.-Черноземн. гос. заповедника. Вып. 16. Анализ многолетних данных мониторинга природных экосистем Центрально-Черноземного заповедника. Тула, 2000. С. 152 – 170.

Ознев С. И. Звери СССР и прилегающих стран (Звери Восточной Европы и Северной Азии). Грызуны. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1950. Т. 7. 706 с.

Окулова Н. М. Опыт изучения многолетней динамики численности млекопитающих // Повол. экол. журн. 2009. № 2. С. 125 – 136

Опарин М. Л. Изменение населения грызунов типичных и сухих степей Заволжья в XX столетии // Тр. Зоол. ин-та РАН. 2005 а. Т. 306 : Систематика, палеонтология и филогения грызунов. С. 82 – 101.

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

Опарин М. Л., Опарина О. С., Кондратенков И. А., Усов А. С., Слудский А. А. Многолетняя динамика населения млекопитающих степного Заволжья в условиях изменения антропогенных нагрузок и цикличности климата // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2005. Т. 110, вып. 4. С. 40 – 50.

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

Опарин М. Л., Опарина О. С., Трофимова Л. С. Закономерности динамики биоресурсов степных ландшафтов. Саратов : Изд-во Саратов. ун-та, 2016. 204 с.

Орлов Е. И., Кайзер Г. А. Охотпромысловое значение Приерусланских песков АССР Немцев Поволжья // Учен. зап. Саратов. ун-та. 1933. Т. 10, вып. 2. С. 111 – 158.

Сажин А. Н. Природно-климатический потенциал Волгоградской области. Научное исследование природно-климатических ресурсов области за 100-летний период. Волгоград : Изд-во Волгогр. с.-х. ин-та, 1993. 28 с.

Силантьев А. А. Фауна Падов // Пады. Имение В. А. Нарышкина : естественно-исторический очерк. СПб. : Типография Е. Евдокимова, 1894. С. 235 – 390.

Строганова А. С. Млекопитающие степного и полупустынного Заволжья // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1954. Т. 16. С. 30 – 116.

Тихонова Г. Н., Тихонов И. А., Суров А. В., Опарин М. Л., Богомолов П. Л., Ковальская Ю. М. Экологическая характеристика фоновых видов грызунов степей в низовьях Волги и Дона // Поволж. экол. журн. 2005. № 3. С. 281 – 291.

Тупикова Н.В., Хляп Л.А., Варшавский А. А. Грызуны полей Северо-Восточной Палеарктики // Зоол. журн. 2000. Т. 79, № 4. С.480 – 494.

Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. М. : Прогресс, 1980. 327 с.

Флинт В. Е. Материалы по биологии степной мышовки // Зоол. журн. 1960. Т. 39, № 6. С. 942 – 946.

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

Цветкова А. А. Биологические особенности двух видов мышовок (*Sicista subtilis* Pall, 1783, *Sicista bitulina* Pall, 1775) в районах их совместного обитания : дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1979. 142 с.

Цветкова А. А. Численность и сезонные изменения в распределении мелких млекопитающих в Саратовском Правобережье // Поволж. экол. журн. 2008. № 4. С. 368 – 374.

Цветкова А. А. Структура населения, численность и популяционные показатели мелких млекопитающих в саратовском Правобережье // Поволж. экол. журн. 2010. № 4. С. 423 – 437.

Цветкова А. А., Опарин М. Л. Степная пеструшка (*Lagurus lagurus* Pallas, 1778) в степях Саратовской области // Поволж. экол. журн. 2013. № 2. С. 231 – 236.

Шенброт Г. И., Соколов В. Е., Гентнер В. Г., Ковальская Ю. М. Млекопитающие России и сопредельных регионов. Тушканчикообразные. М. : Наука. 1995. 576 с.

Щепотьев Н. В. Мышевидные грызуны железнодорожных снегозащитных лесных полос Нижнего Поволжья // Грызуны и борьба с ними. 1957. Вып. 5. С. 155 – 166.

Щепотьев Н. В. О структуре популяций лесной мыши *Apodemus sylvaticus* в некоторых биотопах Нижнего Поволжья // Зоол. журн. 1972. Т. 51, вып. 7. С. 1054 – 1063.

Щепотьев Н. В. Очерк распространения и стационального размещения некоторых видов мышевидных грызунов в Нижнем Поволжье // Фауна и экология грызунов. М. : Изд-во МГУ, 1975. Вып. 12. С. 62 – 97.

Hammer O., Harper D. A. T., Ryan P. D. Past2 / Natural History Museum [Electronic resource]. Oslo : University of Oslo, 2008. Available at: <http://folk.uio.no/ohammer/past> (accessed 25 May 2016).

Chitty D. Population processes in the voles and their relevance to general theory // Can. J. Zoology. 1960. Vol. 38, № 1. P. 99 – 113.

Cornulier T., Yoccoz N. G., Bretagnolle V., Brommer J. E., Butet A., Ecke F., Elsto D. A., Framstad E., Henttonen H., Hörnfeldt B., Huitu O., Imholt C., Ims R. A., Jacob J., Jedrzejewska B., Millon A., Petty S. J., Pietiäinen H., Tkadlec E., Zub K., Lambin X. Europe-Wide Dampening of Population Cycles in Keystone Herbivores // Science. 2013. Vol. 340, iss. 6128. P. 63 – 66.

**ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ И ДЕМОГРАФИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ
ПОПУЛЯЦИЙ МАЛОЙ ЛЕСНОЙ МЫШИ
(*APODEMUS URALENSIS* PALLAS, 1811) (RODENTIA, MURIDAE)
НА УРБАНИЗИРОВАННЫХ ТЕРРИТОРИЯХ
ЮЖНОТАЁЖНОЙ ЛЕСНОЙ ЗОНЫ**

Н. Ф. Черноусова

*Институт экологии растений и животных УРО РАН
Россия, 620144, Екатеринбург, 8 Марта, 202
E-mail: nf_cher@mail.ru*

Поступила в редакцию 18.05.16 г.

Динамика численности и демографической структуры популяций малой лесной мыши (*Apodemus uralensis* Pallas, 1811) (Rodentia, Muridae) на урбанизированных территориях южнотаёжной лесной зоны. – Черноусова Н. Ф. – Изучали динамику численности (9 лет), половой и возрастной структуры малой лесной мыши (*Apodemus uralensis* Pallas, 1811) в урбанизированных участках соснового леса, находящихся в городской черте и подверженных разной степени и характера антропогенного воздействия. Не обнаружено отчетливой связи динамики численности с динамикой соотношения полов (без учета возрастной принадлежности) в популяциях *A. uralensis*, что косвенно может свидетельствовать о высокой гибели молодых животных в стрессовых условиях урбаногенно-нарушенной среды, так как все самки принимали участие в размножении. Более высокая доля ювенильных самцов в популяциях разных локалитетов с последующим снижением ее в старших возрастных группах подтверждает положение о более высокой смертности самцов во время их передвижений при расселении. Проведенные исследования свидетельствуют о том, что популяции *A. uralensis* на участках соснового леса, измененного разной выраженности урбаногенным воздействием, имеют собственную специфику динамики, которая определяется в первую очередь растительно-рекреационными факторами, а также внутривидовыми процессами.

Ключевые слова: урбанистическое воздействие, *Apodemus uralensis*, динамика численности, динамика половозрастной структуры.

Dynamics of the abundance and demographic structure of populations of the small wood mouse (*Apodemus uralensis* Pallas, 1811) (Rodentia, Muridae) at urbanized sites of the southern taiga subzone. – Chernousova N. F. – The dynamics of abundance and demographic structure of the small wood mouse (*Apodemus uralensis* Pallas, 1811) at urbanized areas of a pine forest located within the urban limits and exposed to anthropogenic impact of various degree and character was under study during 9 years. No clear relation between the abundance dynamics and the sex ratio dynamics (age ignored) in the populations of *A. uralensis* was found, which may indicate indirectly the high death rate of young animals under the stressful conditions of the urban-disturbed environment since all mature females took part in reproduction. The higher proportion of juvenile males in the populations of different localities with its subsequent decline in the older age groups confirms our supposition of the higher mortality of males during their movements for resettlement. Our studies indicate that the *A. uralensis* populations at pine forest sites changed by urbanization impact to different degrees, have their own dynamics specificity, primarily determined by plant-recreation factors and intrapopulation processes.

Key words: urbanization impact, *Apodemus uralensis*, abundance dynamics, sex-age structure dynamics.

DOI: 10.18500/1684-7318-2016-4-507-517

ВВЕДЕНИЕ

Урбанизация – явление относительно новое и уникальное, поскольку не имеет природных аналогов (Тихонова и др., 2012). Влияние больших городов на природные сообщества животных и растений в последние десятилетия постоянно является предметом исследований экологов. Город Екатеринбург – крупный промышленный центр с полуторамиллионным населением, расположенный в южнотаёжной лесной подзоне – удобный модельный объект для исследований влияния урбанизации на природные экосистемы.

Мелкие млекопитающие являются важной составляющей любой экосистемы и благодаря быстрой смене поколений и эволюционной пластичности представляются удобным объектом для изучения влияния урбанизации на зооценоз. Нашими предыдущими исследованиями (Черноусова, 2010; Черноусова и др., 2014) было установлено, что в трансформированных под воздействием рекреации и других влияний урбанизации сосновых лесов, относящихся к лесопаркам и паркам, доминирующим видом в сообществе микромаммалий в большинстве местообитаний стала малая лесная мышь (*Apodemus uralensis* Pallas, 1811) – нехарактерный для сосновых лесов вид грызунов. В лесах она обитает только в кустарниках в поймах рек, в то время как в степи малая лесная мышь распространена практически всюду (Цветкова и др., 2005). Одной из важных характеристик, как какого-либо сообщества животных, так и популяций отдельных видов, является динамика численности (Межжерин и др., 1991; Krebs, Myers, 1974; Hansson, Henttonen, 1988). Несомненно, изучение динамики численности, половой и возрастной структуры малой лесной мыши в урбанизированных лесных участках городской черты г. Екатеринбурга представляет научный и практический интерес в связи с важным экологическим значением этого вида.

Целью данной работы было оценить численность и демографические параметры малой лесной мыши на урбанизированных лесных участках городской черты в динамике.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводились в июне – июле 2007 – 2015 гг., в период наибольшей численности грызунов, в шести лесных массивах черты г. Екатеринбурга, подверженных разной степени антропогенного воздействия. Обследовали четыре лесопарка, расположенные в разном направлении розы ветров: Шuvaкишский (северо-запад), Калиновский (северо-восток), Лесоводов России (юго-восток) и Юго-юго-западный. Помимо лесопарков обследовали участки соснового леса, которые расположены внутри городской застройки и имеют высокую техногенную нагрузку: в Центральном парке культуры и отдыха им. Маяковского (ЦПКиО), где рекреационная нагрузка максимальна, и на закрытой территории дендрария Ботанического сада УрО РАН (далее – Дендрарий). Эта часть дендрария полностью лишена рекреационной нагрузки благодаря охране изолированной территории.

Мелких млекопитающих отлавливали стандартным методом ловушко-линий. В каждом локалитете расставляли по три линии ловушек. Первая линия всегда располагалась в наиболее рекреационно-нагруженных местах, приближенных к

ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ И ДЕМОГРАФИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ

застройке. Вторую и третью линии выставляли в глубине лесопарковых массивов на удаленных друг от друга участках. В Юго-юго-западном лесопарке (Ю-Ю-З) исследования начали с 2009 г., в Калиновском и Шувакишском не проводили отловы в 2013 г. Всего было отловлено 2874 особей грызунов и бурозубок, из них 1440 – малой лесной мыши.

Полученный материал обработали статистически с помощью программ Microsoft Office Excel 2007, Statistica.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Поскольку *A. uralensis* – самый многочисленный вид мелких млекопитающих во всех исследованных нами местообитаниях, кроме Калиновского и Шувакишского лесопарков, в которых преобладают лесные полёвки (хотя и здесь доля лесных мышей была достаточно высока), для этого вида мы проследили динамику численности и демографических показателей на протяжении девяти лет.

Сравнение динамики численности попарно каждого локалитета с помощью критерия Спирмена показало (табл. 1), что сходная динамика численности наблюдается между тремя лесопарками: ЦПКиО, Лесоводов России и Юго-юго-западным лесопарком. Высокое значение коэффициента корреляции между динамиками мышей в ЦПКиО и в лесопарке Лесоводов России, очевидно, следствие того, что они находятся фактически рядом и, скорее всего, связаны коридорами перемещения между животными.

Таблица 1

Коэффициенты корреляции Спирмена между динамиками численности
в различных локалитетах

Локалитеты		Лесопарки				ЦПКиО	Дендрарий
		Калиновский	Шувакишский	Лесоводов России	Ю-Ю-З		
Лесопарки	Калиновский		0.50	0.10	0.23	-0.07	-0.13
	Шувакишский	0.17		-0.03	0.35	-0.12	0.39
	Лесоводов России	0.95	0.80		0.74*	0.90**	0.40
	Ю-Ю-З	0.56	0.36	0.02		0.77*	0.63
ЦПКиО		0.86	0.76	0.0009	0.02		0.50
Дендрарий		0.73	0.29	0.29	0.07	0.17	

Примечание. В верхнем правом треугольнике приведены коэффициенты корреляции Спирмена, а в левом нижнем – уровни их значимости; * – $p < 0.05$, ** – $p \leq 0.001$.

Сходство динамик популяций *A. uralensis* Юго-юго-западного лесопарка и ЦПКиО, по-видимому, результат присутствия в обоих высокой рекреационной нагрузки и интродуцированного кустарникового яруса. Положение этих трех локалитетов в южной части города, сформированных исторически одним типом леса (Горчаковский, 1969), послужило причиной схождения их фитоценогических условий (Черноусова, Толкач, 2008; Черноусова и др., 2009), что и повлияло на динамику лесной мыши. Таким образом, для местообитаний со сходными растительными условиями нижних ярусов, а главное, расположенных в южных частях лесопарковой зоны и принадлежащих к Зауральской предгорной провинции южнота-

ежного округа (по лесорастительному районированию Б. П. Колесникова с соавторами (1973)), мы обнаружили сходство динамик численности малой лесной мыши. Однако в большинстве обследованных нами локалитетов динамика была своеобразной, не схожей с динамикой в других популяциях.

Наиболее выраженная динамика численности наблюдалась в ЦПКиО (рис. 1, а). За рассматриваемый период она колебалась от 9 особей на 100 ловушко-суток (л./с) в год минимальной численности (2007) до 41 – в год максимума (2013).

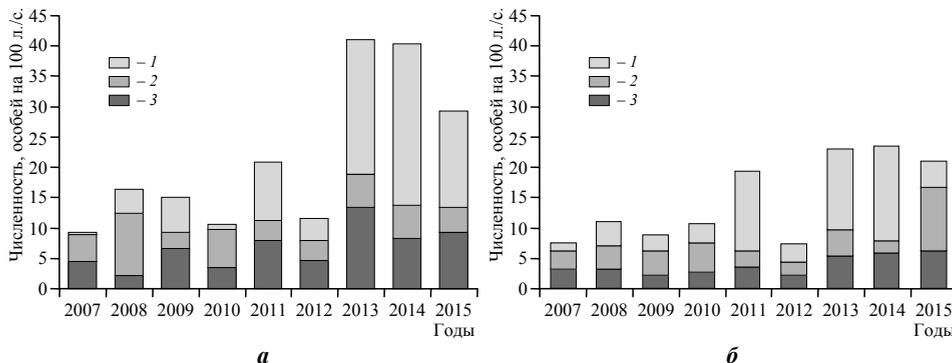


Рис. 1. Динамика численности и возрастной структуры *A. uralensis* в ЦПКиО (а) и лесопарке Лесоводов России (б): 1 – juvenis, 2 – subadultus, 3 – adultus

Положение парка внутри городской застройки и, следовательно, повышенная температура по сравнению с лесопарками, развитый и во многих случаях интродукционный кустарниковый ярус, а также обилие пищи (из-за характера использования ЦПКиО) создают благоприятные условия для малой лесной мыши (Черноусова и др., 2009, 2012, 2014; Chernousova, Tolkach, 2011). Именно поэтому в ЦПКиО мы отмечаем самую высокую долю этого вида в сообществе мелких млекопитающих.

Динамика численности особей различных возрастов *A. uralensis* в ЦПКиО также имеет свои особенности. В 2011 и 2013 – 2015 гг., т.е. в годы высокой численности, значительную часть особей составляют неполовозрелые сеголетки, например, в 2014 г. – 67%. Максимальная численность половозрелых сеголеток, 10 особей на 100 л./с., наблюдалась в 2008 г., а зимовавших особей, 13 особей на 100 л./с., – в 2013 г. (32%). Высокая доля зимовавших грызунов отмечается и в другие годы с высокой численностью, что и обуславливает ее поддержание в эти годы. Однако наименьшая доля половозрелых сеголеток (13% в 2013 г.) наблюдается в годы подъема численности, что может быть связано с более медленным созреванием поколения данного года из-за стресса, вызванного высокой плотностью популяции.

В лесопарке Лесоводов России (в прошлом, до создания ЦПКиО, составлявшем с ним единый массив) кустарниковый ярус на большей части естественный, а пресс рекреации значительно меньше. Здесь численность лесной мыши в годы

ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ И ДЕМОГРАФИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ

подъема также высока (см. рис. 1, б), хотя и не достигает таких значений, как в ЦПКиО. Неполовозрелые сеголетки в лесопарке Лесоводов России также составляют существенную долю в годы максимальной численности: 68% в 2011 г., 58% в 2013 г., 66% в 2014 г. Но в 2015 г., несмотря на то, что численность мышей была высокой, ювенильные особи составляли меньшую долю в популяции, 20% (4 особи на 100 л./с.). Минимальная доля неполовозрелых сеголеток, 1 особь на 100 л./с., отмечена в год депрессии *A. uralensis* в лесопарке Лесоводов России.

За весь рассматриваемый период, как относительная численность, так и доля половозрелых сеголеток была максимальной в 2015 г. (см. рис. 1, б) – 11 особей на 100 л./с. (50%), а минимальной в 2014 г. Наибольшая относительная численность зимовавших малых лесных мышей в лесопарке Лесоводов России была в годы высокой численности этого вида (2013 – 2015 гг.). Именно за счет этого благодаря наличию базы для размножения достигалась высокая численность в лесопарке в эти годы.

В Юго-юго-западном лесопарке наблюдается менее выраженная динамика численности (рис. 2, а). Данный лесопарк отличается от двух предыдущих локалитетов по лесорастительным условиям, но близок по составу подпологовой растительности к лесопарку Лесоводов России.

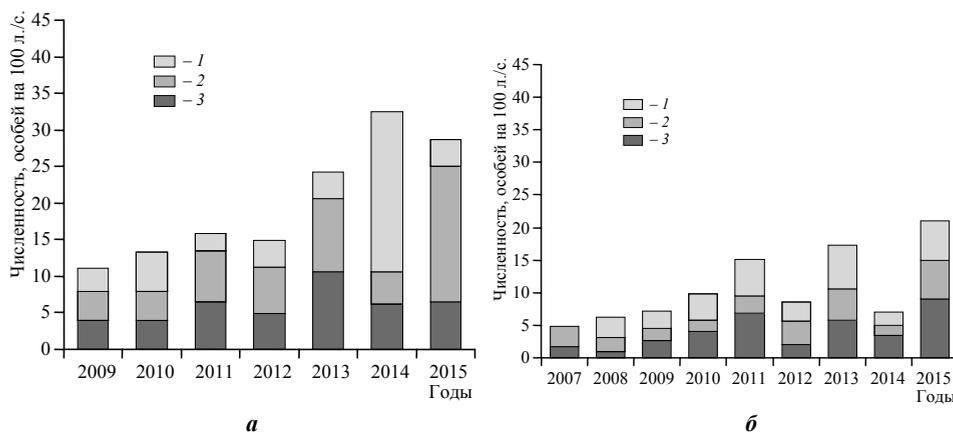


Рис. 2. Динамика численности и возрастной структуры *A. uralensis* в Юго-юго-западном лесопарке (а) и дендрарии Ботсада УрО РАН (б): 1 – juvenis, 2 – subadultus, 3 – adultus

Юго-юго-западный лесопарк расположен рядом с селитебной зоной, и, в связи со строительством новых многоэтажных домов, постепенно оказывается отделенным от основного Юго-Западного лесопарка (Черноусова и др., 2014). Он интенсивно используется жителями окрестных домов для рекреации и выгула собак, а также является местом локализации бомжей. Это приводит к высокой захламленности и наличию пищевых остатков, так как в отличие от ЦПКиО здесь не производится ежедневная уборка. В этом лесопарке во все годы мы отмечали особенно высокую численность белки из-за многочисленных искусственных столиков их

подкормки. В Юго-юго-западном лесопарке наблюдается постепенное увеличение численности *A. uralensis* с максимумом в последние годы. Для данного локалитета наблюдалась минимальная численность, 11 особей на 100 л./с., в 2009 г., а максимальная, 32 особи на 100 л./с., в 2014 г. Наибольшая численность и доля половозрелых сеголеток, 22 особи на 100 л./с. (69%), была отмечена в год максимума, а минимальная, 3 особи на 100 л./с. (27%), в год депрессии. Доля неполовозрелых особей в другие годы высокой численности (2013 и 2015 гг.) незначительна, 17 и 14% соответственно. Хотя максимальная доля перезимовавших животных в Юго-юго-западном лесопарке наблюдалась в 2013 г. (см. рис. 2, а), этот год не был годом пика численности (но она была достаточно высокой).

Наименее выраженная динамика численности из всех обследованных локалитетов наблюдалась на заповедной территории Дендрария (рис. 2, б), при выраженном доминировании в нем малой лесной мыши (Черноусова и др., 2009, 2012). Максимальная численность, 5 особей на 100 л./с., отмечена в 2007 г., а минимальная, 21 особь на 100 л./с., – в 2013 г. Небольшие размеры Дендрария (около 30 га) и отсутствие в нем рекреации как одного из самых значимых факторов для жизни диких видов грызунов в городе позволяют лесной мыши поддерживать постоянный уровень численности.

В Дендрарии наибольшая численность неполовозрелых сеголеток, 7 особей на 100 л./с. (40%), наблюдалась в 2013 г., половозрелых сеголеток, 6 особей на 100 л./с. (29%), и зимовавших животных, 9 особей на 100 л./с. (40%), отмечена в 2015 г. Численность зимовавших мышей была высокой и в другие годы (2011, 2013 и 2015). Минимальная численность неполовозрелых сеголеток, 2 особи на 100 л./с. (28%), наблюдалось в 2014 г., а в 2007 г. они полностью отсутствовали в отловах.

Несмотря на сходство лесорастительных условий в Калиновском и Шувакишском лесопарках (Черноусова и др., 2009, 2014), а также сходный уровень рекреации, динамика численности малой лесной мыши в них различается (см. табл. 1, рис. 3). Максимальная численность в Калиновском лесопарке (рис. 3, а), 9 особей на 100 л./с., отмечена в 2014 г., а в Шувакишском (рис. 3, б), 16 особей на 100 л./с., – в 2011 г., наименьшая численность в Калиновском – в 2007 г. (3 особи на 100 л./с.), а в Шувакишском – в 2008 и 2009 гг. (по 4 особи на 100 л./с.).

В Калиновском лесопарке наблюдается наибольшая численность и доля неполовозрелых сеголеток в 2010 г. (71%), половозрелых сеголеток – в 2014 г. (55%), а зимовавших особей – в 2015 г. (45%). Численность зимовавших особей колеблется около одного уровня (2 особи на 100 л./с.), кроме 2007 г. (1 особь на 100 л./с.), что может определять невысокую численность сеголеток.

В Шувакишском лесопарке (см. рис. 3, б) динамика половозрастных характеристик в популяции *A. uralensis* совершенно отличалась от Калиновского лесопарка (см. рис. 3, а).

Помимо анализа возрастного состава популяций малой лесной мыши, для оценки динамики демографических показателей мы также проанализировали соотношение полов в разные годы численности (табл. 2).

Известно, что антропогенные изменения среды обитания нередко имеют следствием весьма сложные эколого-эволюционные процессы в популяциях и сообще-

ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ И ДЕМОГРАФИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ

ствах организмов, которые протекают с большей интенсивностью (Большаков, Кубанцев, 1984). С изменением интенсивности и направленности микроэволюции организмов в результате антропогенных воздействий на среду их обитания суще-

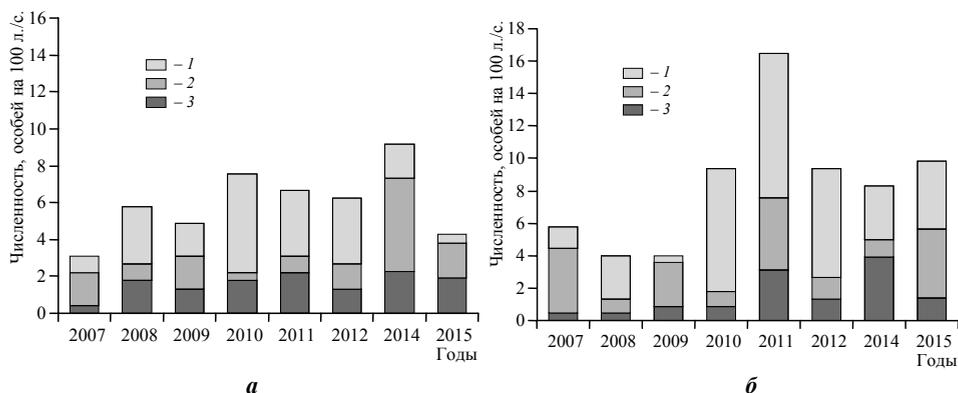


Рис. 3. Динамика численности и возрастной структуры *A. uralensis* в Калиновском (а) и Шувакишском (б) лесопарках: 1 – juvenis, 2 – subadultus, 3 – adultus

ственные перестройки должны испытывать и гомеостатические популяционные процессы, в том числе и половая структура популяции, – причем анализ динамики половой структуры популяций животных представляется наиболее сложным (Большаков, Кубанцев, 1984).

Таблица 2

Динамика соотношения полов в разных популяциях малой лесной мыши

Локалитеты		Годы								
		2007	2008	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015
		♂♂:♀♀	♂♂:♀♀	♂♂:♀♀	♂♂:♀♀	♂♂:♀♀	♂♂:♀♀	♂♂:♀♀	♂♂:♀♀	♂♂:♀♀
Лесопарки	Калиновский	1 : 2,5	1,6 : 1	1 : 1,6	1,8 : 1	1 : 1	1,1 : 1	–	2,3 : 1	2 : 1
	Шувакишский	2 : 1	1 : 4	1 : 1,2	1,4 : 1	1 : 1,4	1,8 : 1	–	2,8 : 1	1,8 : 1
	Лесоводов России	2,8 : 1	1,3 : 1	1,4 : 1	1,3 : 1	1 : 1,1	1,8 : 1	2,2 : 1	1,6 : 1	1,9 : 1
	Ю-Ю-З	–	–	1 : 1,1	1 : 1,1	1,4 : 1	1 : 1,2	1,3 : 1	1,3 : 1	1,4 : 1
	ЦПКиО	1,5 : 1	1,2 : 1	1,3 : 1	1,4 : 1	1,2 : 1	1,3 : 1	1 : 1,1	2,0 : 1	1,1 : 1
Дендрарий		1,8 : 1	1,3 : 1	1,7 : 1	1 : 1	1,6 : 1	2 : 1	1,4 : 1	1 : 2,5	1,8 : 1

В обследованных нами популяциях почти во все годы преобладали самцы (за редким исключением в отдельные годы). В Калиновском лесопарке (см. табл. 2) самцы преобладали кроме 2007 и 2009 гг. В эти годы численность мышей в лесопарке была низкой. Однако в другие годы сравнимой численности такой закономерности не отмечено. В годы максимальной численности в этом лесопарке (2010 и 2014) мы отмечали преобладание самцов, что, возможно, и послужило причиной снижения численности в последующие годы.

В Шувакишском лесопарке (см. табл. 2) на фоне постоянного доминирования самцов преобладание самок наблюдалось не только в годы с минимальной числен-

ностью мышей – 2008 и 2009 гг., но и в 2011 г. – год пика численности. Видимо, поэтому в данном локалитете после пика мы наблюдали не депрессию, а лишь снижение численности мышей. Здесь же в последующие годы после лет с преобладанием самок в популяции мы отмечаем повышение численности *A. uralensis*.

В лесопарке Лесоводов России незначительное преобладание самок отмечено только 2011 г. (см. табл. 2), когда численность *A. uralensis* была высока. Во все остальные годы самцы доминировали в популяции, хотя в этом лесопарке мы и наблюдаем относительно высокую численность малой лесной мыши.

В ЦПКиО также только в единственном, 2013 г., в популяции *A. uralensis* незначительно преобладали самки (см. табл. 2): в один из двух лет очень высокой численности. Именно здесь мы отмечаем самую высокую относительную численность мышей, сравнима с ней лишь численность в Юго-юго-западном лесопарке.

В Юго-юго-западном лесопарке (см. табл. 2) незначительное преобладание самок отмечено в годы низкой численности популяции: 2009, 2010 и 2012. Однако в 2011 г. при низкой численности *A. uralensis* заметно доминировали самцы, что более естественно с позиций популяционных процессов. Так как преобладание самок было незначительным, скорее всего это и не позволило популяции увеличить свою численность.

В Дендрарии (см. табл. 2) только в 2014 г. – году низкой численности, наблюдается преобладание самок. Однако также в годы низкой численности (2007, 2008, 2009) отмечена самая высокая доля самцов в популяции.

Таким образом, мы не обнаружили отчетливой связи динамики численности с динамикой соотношения полов в популяциях *A. uralensis* всех обследованных нами локалитетов, что подтверждается значениями коэффициентов корреляции, представленными в табл. 3. Возможно то, что в годы преобладания самок в популяциях в большинстве случаев не наблюдается подъем численности, которой зависит от воздействия внешних антропогенных факторов, лимитирующих их увеличение.

Таблица 3

Коэффициенты корреляции между динамикой численности и долей самок популяций *A. uralensis* и уровни их значимости

Показатель	Локалитеты					
	Лесопарки				ЦПКиО	Дендрарий
	Калиновский	Шувакишский	Лесоводов России	Ю-Ю-3		
Коэффициенты корреляции (r)	-0.55	-0.09	0.05	-0.61	0.52	-0.18
Уровни значимости (p)	0.16	0.83	0.90	0.14	0.15	0.64

Проанализировав динамику половозрастных соотношений в популяциях (табл. 4, 5), мы выявили, что лишь в некоторых случаях половозрелые самки (перезимовавшие и сеголетки) преобладают над самцами этих же возрастных групп. Доминирование самок в популяции не влияет на численность популяции в текущем году, даже в редких случаях их существенного преобладания. Среди ювенильных животных преобладание самок в популяциях встречается еще реже. Бо-

ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ И ДЕМОГРАФИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ

лее высокая доля ювенильных самцов в популяциях разных локалитетов с последующим снижением ее в старших возрастных группах подтверждает положение о более высокой смертности самцов во время их передвижений при расселении. Возможно, что изменение под влиянием урбанизационных процессов условий обитания популяций вызывает дифференцированную по полу гибель животных, причем в неодинаковой степени в разных возрастных группах. Следовательно, еще одним механизмом непосредственного влияния антропогенных изменений среды на половой состав популяции может быть стимуляция перемещения животных дифференцированно по полу.

Таблица 4

Динамика соотношения полов в разных возрастных группах в популяциях *A. uralensis*

Локалитеты		Возраст, соотношение полов								
		ad. ♂♂:♀♀	sad. ♂♂:♀♀	juv. ♂♂:♀♀	ad. ♂♂:♀♀	sad. ♂♂:♀♀	juv. ♂♂:♀♀	ad. ♂♂:♀♀	sad. ♂♂:♀♀	juv. ♂♂:♀♀
Годы		2007			2008			2009		
Лесопарки	Калиновский	1 : 0	0 : 1	1 : 1	6 : 1	1 : 2	1 : 1	2 : 1	1 : 1	1 : 5
	Шувакишский	1 : 0	1.5 : 1	3 : 1	1 : 0	0 : 2	1 : 6	1 : 1	1 : 1	0 : 1
	Лесоводов России	9 : 0	1.3 : 1	1 : 2	1 : 1.3	9 : 1	1 : 1.6	1.3 : 1	1.3 : 1	2 : 1
	Ю-Ю-З	–	–	–	–	–	–	1 : 1.5	1.5 : 1	1 : 1.3
	ЦПКиО	1.4 : 1	2 : 1	0 : 1	9 : 0	1 : 1.3	1 : 1.4	2 : 1	1 : 2	1.2 : 1
Дендрарий	1 : 1	2.5 : 1	–	0 : 2	4 : 1	1.3 : 1	1 : 1.3	5 : 0	1.3 : 1	
Годы		2010			2011			2012		
Лесопарки	Калиновский	3 : 1	1 : 0	1.4 : 1	4 : 1	0 : 2	1 : 1.2	0 : 4	0 : 4	8 : 1
	Шувакишский	0 : 2	1 : 1	1.9 : 1	1 : 3	0 : 3	1 : 1	1 : 2	2 : 1	4.7 : 1
	Лесоводов России	1 : 1.3	5.5 : 1	1 : 3	1.4 : 1	1 : 5	1 : 1	1.5 : 1	4 : 1	1.3 : 1
	Ю-Ю-З	1.3 : 1	1 : 1	1 : 1.3	1.4 : 1	1.2 : 1	3 : 1	1.2 : 1	1 : 3.1	2.5 : 1
	ЦПКиО	3 : 1	1 : 1	2 : 1	1.3 : 1	1 : 6	1.7 : 1	1.2 : 1	1.3 : 1	1.2 : 1
Дендрарий	1.3 : 1	1 : 3	1.1 : 1	1 : 1.2	1 : 1.5	9 : 1	1 : 1	1 : 1.5	5 : 0	
Годы		2013			2014			2015		
Лесопарки	Калиновский	–	–	–	1 : 1.5	4.5 : 1	3 : 1	3 : 1	1 : 1	1 : 0
	Шувакишский	–	–	–	1.3 : 1	1 : 1	6 : 0	0 : 2	1 : 2	1 : 1
	Лесоводов России	1 : 1	1.5 : 1	4 : 1	1 : 1	1 : 1	1.3 : 1	1.4 : 1	2.1 : 1	2 : 1
	Ю-Ю-З	1.2 : 1	1 : 1.1	6 : 1	1 : 1.4	1.3 : 1	1.5 : 1	1.3 : 1	1.4 : 1	1.7 : 1
	ЦПКиО	1 : 2.2	1 : 3	1.7 : 1	2 : 1	3 : 1	1.9 : 1	1 : 1.5	1 : 1.3	1.1 : 1
Дендрарий	3.5 : 1	1 : 7	3 : 1	1 : 2.5	1 : 2	1 : 3	1.3 : 1	3 : 1	2 : 1	

Соотношение полов по возрастам теоретически должно меняться в разные годы, так как самки на антропогенно измененных территориях развиваются быстрее самцов, а самцы более подвержены миграциям и, соответственно, большей смертности (Большаков, Кубанцев, 1984). В нашем случае эти изменения, в большей степени обусловленные внешними факторами, носят в основном случайный характер.

Таким образом, более высокая доля ювенильных самцов в популяции с последующим снижением ее в старших возрастных группах подтверждает положение о высокой смертности самцов во время их передвижений при расселении. Большая доля в популяциях половозрелых самок обеспечивает популяции базу для поддержания численности в стрессовых условиях урбаногенно-нарушенной среды.

Динамика соотношения полов у половозрелых и неполовозрелых особей
в популяциях *A. uralensis*

Локалитеты		Возраст, соотношение полов					
		ad. + sad. ♂♂:♀♀	juv. ♂♂:♀♀	ad. + sad. ♂♂:♀♀	juv. ♂♂:♀♀	ad. + sad. ♂♂:♀♀	juv. ♂♂:♀♀
Годы		2007	2008	2009	2007	2008	2009
Лесопарки	Калиновский	1 : 4	1 : 1	2.3 : 1	1 : 1	1.3 : 1	1 : 5
	Шувакишский	1.8 : 1	3 : 1	1 : 2	1 : 6	1 : 1	0 : 1
	Лесоводов России	4.3 : 1	1 : 2	2.2 : 1	1 : 1.6	1.3 : 1	2 : 1
	Ю-Ю-3	–	–	–	–	1 : 1	1 : 1.3
ЦПКиО		1.7 : 1	0 : 1	1.4 : 1	1 : 1.4	1.3 : 1	1.2 : 1
Дендрарий		1.8 : 1	-	1 : 1.3	1.3 : 1	2 : 1	1.3 : 1
Годы		2010		2011		2012	
Лесопарки	Калиновский	4 : 1	1.4 : 1	1.3 : 1	1 : 1.2	0 : 8	8 : 1
	Шувакишский	1 : 3	1.9 : 1	1 : 6	1 : 1	1 : 1	4.7 : 1
	Лесоводов России	2.3 : 1	1 : 3	1 : 1.3	1 : 1	2.3 : 1	1.3 : 1
	Ю-Ю-3	1.1 : 1	1 : 1.3	1.3 : 1	2.3 : 1	1 : 1.7	2.5 : 1
ЦПКиО		1.4 : 1	2 : 1	1 : 1.3	1.7 : 1	1.3 : 1	1.2 : 1
Дендрарий		1 : 1.2	1.1 : 1	1 : 1.3	9 : 1	1.3 : 1	5 : 0
Годы		2013		2014		2015	
Лесопарки	Калиновский	–	–	2.2 : 1	3 : 1	1.7 : 1	1 : 0
	Шувакишский	–	–	1.3 : 1	6 : 0	1 : 3	1 : 1
	Лесоводов России	1.2 : 1	4 : 1	1 : 1	1.3 : 1	1.8 : 1	2 : 1
	Ю-Ю-3	1.1 : 1	6 : 1	1 : 1.1	1.5 : 1	1.3 : 1	1.7 : 1
ЦПКиО		1 : 2.4	1.7 : 1	2.3 : 1	1.9 : 1	1 : 1.4	1.1 : 1
Дендрарий		1 : 1.1	3 : 1	1 : 2.3	1 : 2	1.7 : 1	2 : 1

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Для ряда местообитаний со сходными растительными условиями нижних ярусов, расположенных в южных частях лесопарковой зоны и принадлежащих к Зауральской предгорной провинции южнотаёжного округа (Колесников и др., 1973), мы обнаружили сходство динамик численности малой лесной мыши. Однако в большинстве обследованных нами локалитетов динамика была своеобразной, не схожей с динамикой в других популяциях. Скорее всего, это результат комплекса экологических факторов, таких как специфика рекреации и уровня тревожности для животных в каждом локалитете, а также внутривидовых процессов.

Отсутствие отчетливой связи динамики численности с динамикой соотношения полов (без учета возрастной принадлежности) в популяциях *A. uralensis* свидетельствует о независимости численности от полового состава, наблюдаемого в каждый конкретный год, а также косвенно может свидетельствовать о высокой гибели молодых животных в стрессовых условиях урбано-генно-нарушенной среды, так как все самки принимали участие в размножении. Более высокая доля ювенильных самцов в популяциях разных локалитетов с последующим снижением ее в старших возрастных группах подтверждает положение о более высокой смертности самцов во время их передвижений при расселении.

Итак, проведенные нами исследования свидетельствуют, что популяции *A. uralensis* в разных урбанизированных участках соснового леса г. Екатеринбурга

ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ И ДЕМОГРАФИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ

имеют свою собственную специфику динамики, определяемую в первую очередь растительно-рекреационными факторами, а также внутривселенскими процессами.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Большаков В. Н., Кубанцев Б. С. Половая структура популяций млекопитающих и ее динамика. М. : Наука, 1984. 233 с.

Горчаковский П. Л. Основные проблемы исторической фитогеографии Урала. Свердловск : УНЦ АН СССР, 1969. 286 с.

Колесников Б. П., Зубарева Р. С., Смолоногов Е. П. Лесорастительные условия и типы лесов Свердловской области. Практическое руководство. Свердловск : УНЦ АН СССР, 1973. 177 с.

Межжерин В. А., Емельянов И. Г., Михалевиц О. А. Комплексные подходы в изучении популяций мелких млекопитающих. Киев : Наук. думка, 1991. 204 с.

Тихонова Г. Н., Тихонов И. А., Сузов А. В., Богомолов П. Л., Котенкова Е. В. Экологические аспекты формирования мелких млекопитающих урбанистических территорий Средней полосы России. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2012. 372 с.

Цветкова А. А., Опарин М. Л., Опарина О. С., Емельянова Н. В. Особенности распространения и демографические показатели мелких млекопитающих в степных природных комплексах Саратовского Поволжья // Поволж. экол. журн. 2005. № 3. С. 305 – 315.

Черноусова Н. Ф. Динамика численности мелких млекопитающих на урбанизированных территориях // Сиб. экол. журн. 2010. № 1. С. 149 – 156.

Черноусова Н. Ф., Толкач О. В. Анализ изменений сообществ мелких млекопитающих в зависимости от трансформации лесорастительных условий лесопарков // Аграрный вестн. Урала. 2008. Т. 51, № 9. С. 72 – 76.

Черноусова Н. Ф., Толкач О. В., Толкачев О. В. Сообщества мелких млекопитающих в градиенте изменений лесного фитоценоза под влиянием урбанизации // Изв. Самар. науч. центра РАН. 2009. Т. 11, № 1(3). С. 531 – 536.

Черноусова Н. Ф., Толкач О. В., Толкачев О. В. Мелкие млекопитающие в трансформированных урбанизацией лесных экосистемах // Успехи современного естествознания. 2012. № 9. С. 41 – 46.

Черноусова Н. Ф., Толкач О. В., Добротворская О. Е. Сообщества мелких млекопитающих в урбаногенно нарушенных лесных экосистемах // Экология. 2014. № 6. С. 439 – 447.

Chernousova N. F., Tolkach O. V. Small mammal communities in forest site habitats transformed by urban environment // VI European Congress of Mammology : Abstract volume / Museum National d'Histoire Naturelle. Paris, 2011. P. 82.

Hansson L., Henttonen H. Rodent dynamics as community processes // Trends in Ecology and Evolution. 1988. Vol. 3, iss. 8. P. 195 – 200.

Krebs C. J., Myers J. H. Population cycles in small mammals // Advances in Ecological Research. 1974. Vol. 8. P. 267 – 399.

Редактор *И. Ю. Бучко*
Редактор английского текста *С. Л. Шмаков*
Обложка *В. Г. Табачишина*
Оригинал-макет подготовлен *В. Г. Табачишиным*
Корректор *Ю. И. Астахова*

Подписано в печать 28.12.2016.
Формат 70×100 1/16. Бумага офсетная. Гарнитура Таймс.
Печать офсетная. Объем 9.5 печ. л. Тираж 615 экз.

Свидетельство о регистрации ПИ №ФС77-23682 от 16.03.2006 г.
в Федеральной службе по надзору за соблюдением законодательства
в сфере массовых коммуникаций и охране культурного наследия
Учредители: Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН,
Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского

Издательство «Товарищество научных изданий КМК».
123100, Москва, а/я 16; mikhailov2000@gmail.com
Типография ООО «Галлея-Принт».
111024, Москва, 5-я Кабельная, 2а.

